



Université du Québec
à Rimouski

EFFETS DU RÉCHAUFFEMENT ET DE L'ACIDIFICATION SUR LES ORGANISMES DE MICROZOOPLANCTON DANS L'ESTUAIRE MARITIME 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

© **MOHAMED LEMLIH**

Février 2019

Composition du jury :

1. Youssouf Djibril SOUBANEH, président du jury, Université du Québec à Rimouski
2. Gustavo FERREYRA, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski
3. Gesche WINKLER, co-directrice de recherche, Université du Québec à Rimouski
4. Sébastien MOREAU, examinateur externe, Norwegian Polar Institute à Tromsø

Dépôt final février 2019

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Au terme de ce projet de maîtrise, qui n'aurait pas pu être menée à bon terme sans l'aide et le support de plusieurs personnes. Je veux premièrement citer en guise de remerciement mon directeur Gustavo FERREYRA pour m'avoir impliqué dans ses projets de recherche et son aide durant toutes les étapes depuis mes premières heures à Rimouski. Je ne crois pas que j'aurais pu avoir un meilleur directeur et je suis énormément reconnaissant pour cette opportunité qu'il m'a offerte.

Parmi les premiers, je veux également remercier ma co-directrice Gesche WINKLER. Sa passion pour la science et sa proximité à ses étudiants a toujours été une inspiration pour moi. Je voudrais remercier sincèrement les membres de mon comité d'évaluation qui ont accepté l'évaluation de ce travail. Je cite d'abord, Youssouf Djibril SOUBANEH d'avoir présidé ce comité et Sébastien MOREAU pour son rôle d'examineur externe.

Je voudrais également remercier sincèrement la Banque islamique de développement (BID) pour le financement de mes études à l'UQAR et l'Institut Mauritanien de Recherche Océanographiques et des pêches (IMROP) pour m'avoir accordé cette formation.

Je tiens à remercier sincèrement également toutes les personnes qui ont contribué à ce projet particulièrement M. Michel GOSSELIN, pour sa disponibilité pour éclaircir et expliquer certaines parties de ce travail. Je cite également Michel STARR, Souad ANNANE, Houssem GAALOUL pour la production de données biologiques et environnementales. Je remercie aussi les techniciens de l'IML pour l'expertise en taxonomie des espèces ainsi que les techniciens et techniciennes de laboratoire de l'ISMER.

Je veux aussi remercier tout le personnel administratif de l'ISMER, particulièrement Martine BELZILE pour nous avoir facilité toutes les démarches administratives.

Enfin, je ne s'aurais terminé sans remercier ma petite famille pour leur soutien et leur patience à mon retour aux études.

RÉSUMÉ

Le changement global du climat, intensifié par l'effet d'émission croissante du CO₂ par l'activité humaine depuis le début de l'ère industrielle, a accéléré le réchauffement de l'atmosphère et de l'eau, et a altéré la chimie de l'eau par le processus communément appelé « acidification des océans ». Ces tendances sont supposées augmenter d'ici la fin du siècle, avec plusieurs répercussions sur les organismes du réseau planctonique marin. C'est dans ce cadre qu'un projet d'étude des effets du réchauffement et de l'acidification sur les organismes du microzooplancton (MZP) a été mené dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent, en suivant une double stratégie : une étude in situ et une expérience en mésocosme.

L'étude in situ a consisté à un suivi de la distribution saisonnière des organismes de MZP et des paramètres environnementaux dans la couche de surface dans une station fixe (IML-4) de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL). L'étude temporelle du MZP a montré une communauté dynamique avec des assemblages taxonomiques distincts au printemps-été et à l'été-automne. Cette dynamique a été associée à des changements hydrographiques associés à la température, la salinité et le pH de l'eau. Une majorité d'espèces de cilié a été associée à quelques espèces de dinoflagellé durant les différentes saisons. Ainsi, deux pics de biomasse de MZP ont été observés en fin d'été à la suite de la floraison du phytoplancton au printemps et un pic en automne. La température et le pH ont été les principaux facteurs expliquant la variabilité saisonnière de ces organismes. Ces résultats ont conduit à la réalisation d'une expérience en mésocosme avec la communauté naturelle de l'EMSL.

L'expérience en mésocosme avait pour but d'étudier la combinaison des effets de deux facteurs de stress (pH et température) sur ces communautés de MZP et leurs conséquences sur le réseau trophique. Elle a été réalisée en incubant en mésocosmes la communauté naturelle de l'estuaire du Saint-Laurent durant l'automne. Deux régimes de température (10°C et 15°C) ont été combinés à une série décroissante de pH (8,0 ; 7,8 ; 7,6 ; 7,4 et 7,2) durant 18 jours. La biomasse de la communauté a été dominée durant l'expérience par les ciliés, principalement le genre *Rimostrombidium* spp. Ces organismes ont montré une augmentation significative avec la diminution du pH et l'augmentation de la température. Une réduction du délai de la croissance maximale entre les organismes autotrophes et les organismes hétérotrophes de 1,6 jour / °C a été constaté sous l'effet de la température.

Mot clés : Saint-Laurent, Estuaire, microzooplancton, pH, température, acidification et changement climatique

ABSTRACT

Global climate change, particularly intensified by the increasing CO₂ emissions from human activities since the beginning of the industrial age, has accelerated global warming and altered water chemistry by the process commonly called "ocean acidification". These trends are expected to increase by the end of the century, with several impacts on the organisms of the marine plankton foodweb. In this context was conducted a project to study the effects of warming and acidification on microzooplankton organisms (MZP) in the Lower St. Lawrence Estuary. Two approaches were used: an in situ and a mesocosm experiment.

The in-situ study consisted of monitoring the seasonal distribution of MZP community and associated environmental parameters in the surface layer at a fixed station (IML-4) in the Lower St. Lawrence Estuary (LSLE).

The temporal study of the MZP showed a dynamic community with distinct taxonomic assemblages in spring-summer and summer-autumn. This dynamic has been associated with hydrographic changes in a temperature, salinity and pH. Most ciliate species have been associated with some dinoflagellate species during the different seasons. Thus, two biomass peaks of MZP were observed in summer following the phytoplankton bloom in the spring, and in autumn as well. Temperature and pH were the main factors explaining the seasonal variability of these organisms. These results led to perform a mesocosms experiment using the natural plankton community of the LSLE.

The aim of this mesocosms experiment was to study the combination of the effects of two stressors (pH and temperature) on MZP communities and their consequences for the food web. The experiment was carried out by incubating the natural community present in the LSLE during the fall. Two temperature regimes (10°C and 15°C) were combined with a pH gradient (8.0, 7.8, 7.6, 7.4, 7.2) during 18 days. The biomass of the community was dominated by ciliates, mainly of the genus *Rimostrombidium* spp. These organisms showed a significant increase with decreasing pH and increasing temperature. A delay between autotrophic and heterotrophic max. growth of 1.6 days / °C was observed.

Key words: St. Lawrence, Estuary, microzooplankton, pH, temperature, Acidification and climate change

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	i
RÉSUMÉ	ii
ABSTRACT	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES FIGURES	ix
LISTE DES TABLEAUX	xii
LISTE DES ABRÉVIATIONS	xiii
CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 MISE EN CONTEXTE : LA PROBLÉMATIQUE DU CHANGEMENT GLOBAL	1
1.2 ÉQUILIBRE CHIMIQUE DU SYSTÈME DES CARBONATES DANS L'EAU DE MER	3
1.3 REVUE DE LA LITTÉRATURE SUR LE MICROZOOPLANCTON	4
1.3.1 Nature du microzooplancton (MZP)	4
1.3.2 Rôles du MZP dans l'écosystème pélagique	6
1.3.2.1 La prédation du phytoplancton, des flagellés et des bactéries	7
1.3.2.2 La régénération des éléments nutritifs par le MZP	9
1.3.2.3 MZP, proie des niveaux trophiques supérieurs	10
1.3.3 Les conditions environnementales des organismes du MZP	10

1.3.4	Les effets du réchauffement et de l'acidification sur les organismes du MZP	11
1.4	APPROCHE SCIENTIFIQUE DU PROJET	12
1.5	OBJECTIF GÉNÉRAL ET HYPOTHÈSES	13
CHAPITRE 2 : VARIABILITÉ SAISONNIÈRE DU MICROZOOPLANCTON DANS L'ESTUAIRE MARITIME DU SAINT-LAURENT (EMSL)		15
RÉSUMÉ		16
ABSTRACT		17
2.2	INTRODUCTION	18
2.3	MATÉRIEL ET MÉTHODES	19
2.3.1	Site d'échantillonnage	19
2.3.2	Protocole d'échantillonnage	20
2.3.3	Analyses chimiques et biologiques	21
	Les profils chimiques des masses d'eau	21
	Détermination des espèces	22
2.3.4	Analyses statistiques	22
2.4	RESULTATS	24
2.4.1	Conditions hydrographiques et biologiques à la station IML4	24
2.4.2	Composition et distribution saisonnière du phytoplancton et du MZP	28

2.4.3	Relation des communautés de MZP avec les paramètres environnementaux	31
2.5	DISCUSSION	34
2.5.1	Conditions hydrographiques et biologiques à la station IML4	34
2.5.2	Composition et distribution saisonnière du phytoplancton	35
2.5.3	Composition et distribution saisonnière du MZP	36
2.5.4	La relation de la communauté de MZP avec les paramètres environnementaux	38
2.6	CONCLUSION ET PERSPECTIVES	39
CHAPITRE 3 : LES EFFETS DU CHANGEMENT DE LA TEMPÉRATURE ET DU PH SUR LES ORGANISMES DU MICROZOOPLANCTON : UNE EXPERIENCE EN MÉSOCOSME		40
RÉSUMÉ		41
ABSTRACT		42
3.1	INTRODUCTION	43
3.2	MATÉRIEL ET MÉTHODES	45
3.2.1	Site d'étude et plan expérimental	45
3.2.2	Échantillonnage	47
3.2.3	Traitement et identification du MZP	48
3.2.4	Estimation de la productivité et de la mortalité du phytoplancton durant la phase de croissance	49

3.2.5	Taux potentiel d'ingestion maximal du MZP	49
3.2.6	Analyses statistiques	50
3.3	RESULTATS	51
3.3.1	Réponses du phytoplancton et du microzooplancton à l'acidification et au réchauffement	54
3.3.2	Variation de la production et de la biomasse du phytoplancton avec la température et le pH	57
3.3.3	Composition, abondance et biomasse du microzooplancton	58
3.3.4	La mortalité du phytoplancton et le taux d'ingestion potentiel du MZP	62
3.4	DISCUSSION	66
3.4.1	Dynamique des autotrophes en réponse à l'acidification et au réchauffement	66
3.4.2	Dynamique des hétérotrophes en réponse à l'acidification et au réchauffement	69
3.4.2.1	Effet de l'acidification	69
3.4.3	Effet combinée du pH et la température	71
3.4.4	Interactions trophiques des communautés dans les conditions d'acidification et de réchauffement	71
3.5	CONCLUSION	73
	CONCLUSION GENERALE	74
	ANNEXES	80

LISTE DES FIGURES

- Figure 1: : Les structures types des ciliés avec lorica (a) et sans lorica (b) d'après Montagnes (2003) et structures types des dinoflagellés nus (c) et avec thèque (d) d'après Taylor (1987) _____ 5
- Figure 2: : Représentation conceptuelle des flux organiques à travers un système microbien, modifié de Brêthes (2014). MOP : matière organique particulaire ; MOD : matière organique dissoute _____ 7
- Figure 3: Carte bathymétrique du Saint-Laurent à la station fixe de Rimouski (IML-4, d'après Annane et collab., 2015) _____ 20
- Figure 4: Les variations temporelles de la température (a), de la salinité (b) et du pH (b) avec la profondeur à la station IML-4 _____ 26
- Figure 5: La température moyenne in situ (\pm erreur-type), la salinité (\pm erreur-type), le pH (\pm erreur-type) et la concentration de la Chl-a pH (\pm erreur-type) dans la masse d'eau de surface durant les saisons. Les lettres au-dessus des barres indiquent une différence significative entre les saisons (Tukey différence significative test: $\alpha = 0,05$) _____ 27
- Figure 6: Distribution saisonnière de l'abondance du phytoplancton (aire), du MZP et autres hétérotrophes (i.e. choanoflagellés) durant le programme de surveillance hebdomadaire à la station IML-4. La 1^{er}, 2^e et 3^e ligne de l'axe des x signifie respectivement le jour, le mois et la saison de l'année _____ 28
- Figure 7: Principaux taxa observés durant le programme de surveillance hebdomadaire à la station IML-4. Ciliés : (a et b) Strombidium spp. ; (c) Helicostomella sp. ; (d) Tintinnopsis sp. Dinoflagellés : (e) Protoperidium sp. ; (f) Dynophysis sp. ; (g) _____ 29
- Figure 8: Distribution saisonnière de la biomasse (a) et contribution relative des différents groupes (b) du MZP à la station IML-4. (Les chiffres 139, 145...285 : Jour julien) _____ 31

Figure 9: Graphique des scores des espèces de MZP avec 3 variables environnementales dans les deux premiers axes RDA. (Temp : température ; Rimostom : Rimostrombidium ; Gymno : Gymnodium, Gyrodi : Gyrodium ; GymGyro : Gymnidium et Gyrodium ; Katodini	32
Figure 10: Protocole expérimental des mésocosmes	46
Figure 11: Variation du pH dans les mésocosmes à 10°C et 15°C	52
Figure 12: Variation des valeurs minimales et maximales des températures (ligne noire en pointillé) et la température moyenne à 10°C (ligne bleu) et la température à 15°C (ligne rouge) dans les mésocosmes	53
Figure 13: Variation temporelle de la Chl-a dans les mésocosmes à 10°C et 15°C pour les différents niveaux de pH	54
Figure 14: Variation de la concentration de Chl-a et de la biomasse totale intégrée du MZP durant l'expérience en mésocosme (jour 0 à 16) avec le pH et la température	56
Figure 15: Variation de la biomasse intégrée du phytoplancton estimée par cytométrie durant la phase de croissance du phytoplancton de l'expérience (jour 0 à 6)	58
Figure 16: Contribution de la biomasse totale intégrée (a et b) et de l'abondance totale intégrée (c et d) durant l'expérience (jour 0 à 16) des 6 taxa de MZP par rapport au pH à 10 et 15°C	60
Figure 17: Rimostrombidium spp. observés au microscope (a) et au FlowCAM (b et c) durant l'expérience en mésocosmes.	60
Figure 18: Variation de la biomasse totale intégrée du MZP et du Rimostrombidium spp. en fonction du pH pour les deux températures durant l'expérience (jour 0 à 16)	62

Figure 19: Variation du % de la mortalité intégrée du phytoplancton à 10°C et 15°C durant la phase de croissance (jour 0 à 6) du phytoplancton.	63
Figure 20: Variation du taux d'ingestion maximale du MZP durant la période de croissance du phytoplancton (jour 0 à 6)	64
Figure 21: Perte de biomasse totale de phytoplancton en fonction du taux d'ingestion maximum du MZP durant la phase de croissance de l'expérience (jour 0 à 6)	66
Figure 22: Variation du rapport de la production nette et de la biomasse du phytoplancton avec le pH à 10°C et 15°C durant la phase de croissance (jour 0 à 6)	68
Figure 23: Modèle conceptuel montrant synthétiquement les relations entre les organismes du phytoplancton et du microzooplancton avec la température et le pH ; signes en rond : effet positif ou négatif	77

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: : Pourcentage de phytoplancton brouté par le MZP dans différents habitats (\pm écart type) tiré de Calbet et Landry (2004)	9
Tableau 2: Les principaux taxa de MZP observés	29
Tableau 3: Composition, abondance (Abond) et biomasse (Biom) totale intégrée du microzooplancton dans les mésocosmes durant 18 jours de l'expérience	59
Tableau 4: Production primaire nette (PPN) intégrée, taux d'ingestion potentiel maximum intégré, taux de prédation du MZP, biomasse estimée du phytoplancton, perte de biomasse intégrée du phytoplancton et taux de perte du phytoplancton durant la phase	65

LISTE DES ABRÉVIATIONS

- Abond** : abondance
- ANCOVA** : analyse de la covariance
- AZMP** : Programme de surveillance de la zone atlantique
- Biom** : biomasse
- B_{IT}** : biomasse intégrale totale
- Chl-*a*** : chlorophylle-*a*
- CI** : couche inférieure
- CIF** : couche intermédiaire froide
- COD** : carbone organique dissout
- COP** : carbone organique particulaire
- CS** : couche superficielle
- CTD** : Conductivity Temperature Depth
- EGSL** : estuaire et golfe du Saint-Laurent
- EMSL** : Estuaire Maritime Saint-Laurent
- IML** : Institut Maurice-Lamontagne
- MOD** : matière organique dissoute
- MOP** : matière organique particulaire
- MZP** : Microzooplancton
- NBS**: National Bureau of Standards pH
- NOP** : Nitrate/Nitrite Organique Particulaire
- PVC** : chlorure de polyvinyle
- RAP** : Rayonnement Actif Photosynthétiquement
- TRIS** : hydroxyméthyl-aminométhane

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 MISE EN CONTEXTE : LA PROBLÉMATIQUE DU CHANGEMENT GLOBAL

Tout au long de l'histoire de la planète, les changements climatiques ont influencé les estuaires et les systèmes côtiers de diverses manières. Il est supposé que les changements futurs influencent encore plus ces milieux, peut-être à un rythme plus accéléré, avec des effets sur la biogéochimie marine (salinité, température, concentrations en oxygène dissous, nutriments, flux de sédiments, etc.), ainsi que sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers (Cronin, 2016). Ainsi, les changements biogéochimiques associés à l'acidification des océans (AO) sont parmi des sujets de recherche récemment introduites par Broecker et collab. (2001), ce qui s'avère comme un des impacts les plus importants associés au climat au cours des prochaines années. En effet, depuis la révolution industrielle, la concentration de CO₂ (ppm) dans l'atmosphère résultant de l'activité humaine a augmenté à un rythme sans précédent dans l'atmosphère, en passant de 280 à des teneurs supérieurs à 400 ppm à nos jours (Mélières et Maréchal, 2015). Comme résultat, la concentration de CO₂ dissous augmente régulièrement dans la couche de surface marine à un rythme élevé (1,6 – 1,9 ppm/an). À la suite de cette augmentation, le pH de l'eau a diminué progressivement en acidifiant les eaux (Schulz et collab., 2013). On estime que le pH moyen de l'océan global a été abaissé de 0,1 unités depuis 1750 et peut diminuer de 0,3 à 0,4 unités (8,2 à 7,6) d'ici 2100 (Pelejero et collab., 2010 ; IPCC, 2014) si les concentrations planétaires de CO₂ atmosphérique continuent à s'incrémenter au même rythme qu'aujourd'hui (Dufour et collab., 2010). Ce phénomène est communément connu comme " acidification des océans " (AO), ou « l'autre problème du CO₂ », en raison de ses impacts complexes et spécifiques sur de nombreux taxa marins (Doney et collab., 2009 ; Kroeker et collab., 2013). Les milieux côtiers et estuariens sont particulièrement vulnérables en raison de l'effet sur la vie des organismes du plancton avec des conséquences sur la réduction d'ions carbonates [CO₃²⁻] et de l'augmentation d'ions protons [H⁺] (Doney et collab., 2009). Ceci aura particulièrement pour conséquence la dissolution des carbonates nécessaires à la construction des coquilles et des

squelettes de plusieurs organismes calcifiants (Caron et Hutchins, 2012) tels que les coccolithophores, le zooplancton (ptéropodes, foraminifères), les échinodermes, les mollusques, les coraux etc... (Dufour et collab., 2010 ; Wisshak et collab., 2012). Néanmoins, d'autres organismes tels que les organismes du MZP peuvent être affectés dans leur métabolisme et leur croissance en liaison avec la régulation du pH intracellulaire (Falkowski et collab., 2011), le potentiel membranaire et l'activité enzymatique (Nielsen et collab., 2010). Bien que d'autres types d'effets directe de l'acidification sur les organismes du MZP ne sont généralement pas remarqués, il existe un manque d'informations permettant d'appuyer ou de réfuter cette hypothèse (Caron et Hutchins, 2012). Néanmoins, l'ensemble de ces effets avérés ou supposés peut affecter directement ou indirectement ces organismes en concomitance avec l'augmentation de la température (Calbet et collab., 2014).

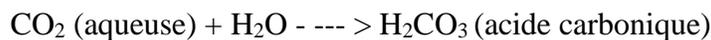
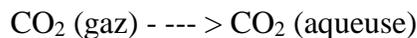
Dans l'Estuaire Maritime du Saint-Laurent (EMSL), les facteurs environnementaux tels que la température et le pH ont été surveillés et étudiés depuis quelques décennies (Gilbert et collab., 2005 ; Mucci et collab., 2011 ; Dufour et collab., 2010). Les récentes données ont révélé une tendance à l'augmentation des températures des eaux de surface de 2°C entre mai et novembre depuis 1985 (Dufour et collab., 2010). Les eaux profondes ont connu une diminution du pH de 7,98 à 7,72 (soit 0,2 à 0,3 unité de pH) entre 1934 et 2010, soit une augmentation de l'acidité d'environ de 100 % (Mucci et collab., 2011 ; Galbraith et collab., 2014). Cette acidité équivalente à celle prédite pour l'océan global d'ici la fin de siècle n'est pas liée seulement aux flux de CO₂ entre l'atmosphère et la mer (Feely et collab., 2010). Elle a été attribuée à deux autres sources principales. D'une part, l'effet des eaux chaudes et pauvres en oxygène entrant par le détroit de Cabot (Gilbert et collab., 2007), et d'autre part, l'augmentation des teneurs en CO₂ d'origine métabolique des organismes vivant dans le fond (Mucci et collab., 2011). En raison d'un faible pouvoir tampon des eaux estuariennes (Spilling et collab., 2016), ces changements risquent d'influencer les eaux de surface où prolifèrent des nombreux organismes du plancton, incluant le microzooplancton d'où l'objet principale de cette étude de la diminution du pH des eaux de surface dans l'EMSL.

À date, plusieurs expériences ont été réalisées sur ces organismes dans plusieurs écosystèmes tempérés (Suffrian et collab., 2008 ; Rose et collab., 2009 ; Horn et collab., 2016). Cependant, aucune étude systématique de la dynamique de la température et du CO₂ n'a été réalisée sur ces organisme dans l'EMSL. Par conséquent, la présente étude fournit une première description du genre de l'effet de l'acidification et du réchauffement sur les organismes du MZP.

1.2 ÉQUILIBRE CHIMIQUE DU SYSTÈME DES CARBONATES DANS L'EAU DE MER

En océanographie on considère que les différents gaz de l'atmosphère se dissolvent dans l'eau de l'océan en équilibrant leur pression partielle (Mélières et Maréchal, 2015). Dans ces conditions d'équilibre avec l'atmosphère, le CO₂ se trouve dissous dans l'eau de mer à des concentrations inférieures à 0,001 mol.kg⁻¹ suivant la loi de Henry (Copin-Montégut, 1996), en fonction de la température et de la salinité.

À la différence d'autres gaz comme l'oxygène qui sont dissouts dans l'eau, le CO₂ se combine chimiquement avec l'eau de mer en produisant diverses espèces chimiques de carbone inorganique dissous (DIC), ou le total des ions aqueux de CO₂ : acide carbonique (H₂CO₃), bicarbonate (HCO₃⁻) et carbonate (CO₃²⁻) comme dans les réactions suivantes (Turley et Findlay, 2016) :



La dissolution et la réaction du CO₂ avec l'eau de mer réduisent davantage les ions carbonate en faveur des ions bicarbonates (HCO₃⁻) et des protons (H⁺). L'augmentation de la concentration de protons conduit à la diminution du pH et l'augmentation de la pression du CO₂. Cet équilibre permet la régulation du pH de l'eau de mer et le contrôle des flux du CO₂ entre l'atmosphère et l'océan (Millero, 2013).

1.3 REVUE DE LA LITTÉRATURE SUR LE MICROZOOPLANCTON

Depuis les premiers travaux d'Azam et collaborateurs (1983) décrivant la boucle microbienne, les organismes du MZP ont reçu d'avantage d'intérêt dans les études océanographiques. Ces organismes, notamment les ciliés, jouent un rôle clé dans le réseau trophique pélagique.

1.3.1 Nature du microzooplancton (MZP)

Le MZP est un groupe d'organismes planctoniques hétérotrophes de taille comprise entre 20-200µm (Sieburth et collab., 1978) incluant principalement (96%) les protistes hétérotrophes, comme les ciliés et les dinoflagellés (Gauns et collab., 2015) et certaines larves de métazoaires (McManus et Santoferrara, 2013). Le MZP peut être divisé en quatre grands groupes correspondant à peu près à des niveaux de phylum: (1) les ciliés, y compris les tintinnides; (2) les dinoflagellés et d'autres grandes flagellés (i.e. choanoflagellés); (3) les rotifères; et (4) les larves de microcrustacés, principalement les nauplii des copépodes (McManus et Santoferrara, 2013). Cette recherche s'est limitée à l'étude des ciliés et des dinoflagellés hétérotrophes.

Les ciliés et les dinoflagellés sont des groupes généralement hétérotrophes et/ou autotrophes cosmopolites marins et d'eau douce, occupant des habitats benthique et planctonique. Certaines espèces sont mixotrophes, avec la possibilité d'ingérer les chloroplastes de leurs proies (appelés cleptochloroplastes) et d'utiliser ceux-ci pour la photosynthèse (Du Yoo et Lee, 2009, Johnson et Stoecker, 2005).

Les ciliés sont considérés comme le groupe principal du MZP dans les milieux marins et estuariens en raison de leur importante biomasse (Jyothibabu et collab., 2006) et de leurs taux physiologiques spécifiquement élevés (l'alimentation, la respiration, l'excrétion et la croissance) par rapport aux grands métazoaires (Fenchel, 1987). Jusqu'à présent, 7500 espèces vivantes ont été répertoriées dans des différents habitats (sols terrestres, benthiques et les habitats aquatiques pélagiques). Les ciliés sont en majorité hétérotrophes, avec peu d'espèces comme le *Mesodinium rubrum*, étant une espèce mixotrophe grâce l'ingestion des chloroplastes de leur proies (Gustafson et collab., 2000, Johnson 2006).

Les ciliés sont constitués par deux groupes principaux : les loricates (tintinnides) avec une coquille à paroi de nature protéique (Entz 1909, Agatha et Simon, 2012) avec ou sans particules agglutinées (i.e. *Favella* spp., *Tintinnopsis* spp.) et les ciliés sans lorica (i.e. *Strombidium* spp.) (Fig.1). La biologie des ciliés est particulièrement caractérisée par la rapidité de leur mouvement avec les cils et une reproduction rapide. La fission binaire est le mode de reproduction asexué normal chez la plupart des ciliés (Laybourn-Parry, 1992) et le taux de croissance varie généralement de 0,86 à >2 (d^{-1}) (Laybourn-Parry, 1992, Montagnes, 1996). Les Oligotrichia et les Choreotrichia sont les groupes dominants (Fenchel 1988, Montagnes et Lynn 1991) en milieu marin.

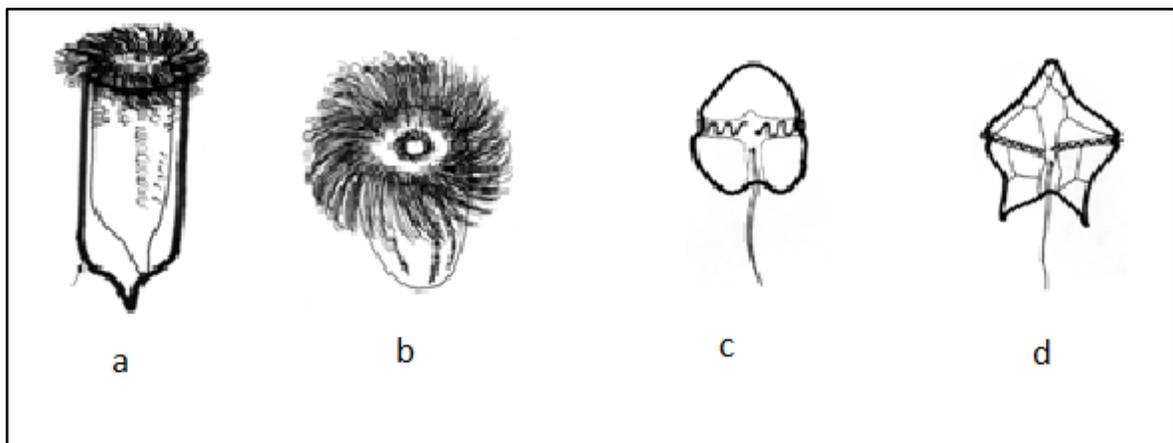


Figure 1 : Les structures types des ciliés avec lorica (a) et sans lorica (b) d'après Montagnes (2003) et structures types des dinoflagellés nus (c) et avec thèque (d) d'après Taylor (1987)

Les dinoflagellés caractérisent un groupe très complexe de MZP en raison du manque de connaissances sur le rôle trophique de certaines espèces (Lessard 1986, McManus et Santoferrara, 2013). Parmi les 2500 espèces de dinoflagellés décrites jusqu'à présent, on distingue principalement les dinoflagellés nus avec des cellules sans thèque (i.e. *Gyrodinium* spp. *Gymnodinium* spp.) et les dinoflagellés à thèque composés des plaques en cellulose (i.e. *Protoperidinium* spp., *Ceratium* spp., *Dinophysis* spp.) (Fig.1). Les plaques chez ces derniers permettent d'identifier les espèces (Dodge, 1982, Kraberg, 2010). La plupart des dinoflagellés sont strictement hétérotrophes (Stoecker 1999). De leur côté, parmi les espèces photosynthétiques environ 40 - 60% sont mixotrophes (Du Yoo et Lee, 2009). Selon l'espèce, la biologie des dinoflagellés est caractérisée par une vitesse de croissance lente ($0,5 \text{ d}^{-1}$) (Taylor, 1987) avec des valeurs maximales allant jusqu'à 2 d^{-1} . Le mouvement des dinoflagellés s'effectue au moyen d'un flagelle longitudinal et d'un flagelle équatorial. Certaines espèces de dinoflagellés sont capables de synthétiser des toxines, liées à la défense contre la prédation par les ciliés et les métazoaires (Turrieff et collab., 1995 ; Colin et Dam, 2003).

1.3.2 Rôles du MZP dans l'écosystème pélagique

Le MZP, notamment les ciliés, constituent un groupe intermédiaire important dans le réseau trophique planctonique. Ils jouent des rôles essentiels dans le réseau trophique planctonique en tant que prédateurs, proies et dans la régénération de la matière organique (Fig. 2).

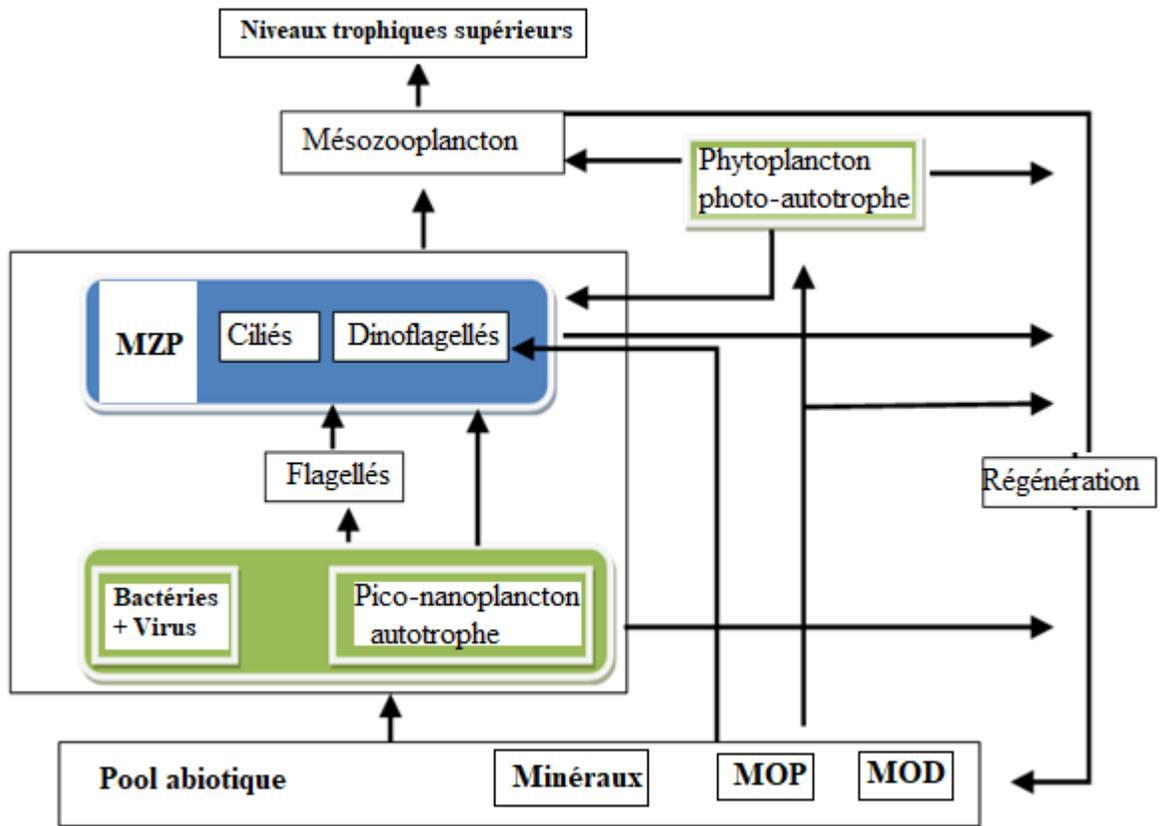


Figure 2 : Représentation conceptuelle des flux organiques à travers un système microbien, modifié de Brêthes (2014). MOP : matière organique particulaire ; MOD : matière organique dissoute

1.3.2.1 La prédation du phytoplancton, des flagellés et des bactéries

L'importance du MZO dans le réseau trophique pélagique est liée à la consommation d'une large variété de proies, incluant le phytoplancton (Laybourn-Parry, 1992), des bactéries et d'autres organismes hétérotrophes. Ils peuvent ingérer des proies aussi petites et utilisent ces ressources plus rapidement et plus efficacement que le mésozooplancton (Montagnes et Lynn, 1993).

Selon l'écosystème, les organismes du MZO sont responsables de la prédation environ de deux-tiers de la production du phytoplancton (Cf. tableau 1). Récemment, les organismes hétérotrophes de MZO ont été considérés comme les consommateurs dominants des bactéries

(Sherr et Sherr, 1994), du pico et nanoplancton (Bernard et Rassoulzadegan, 1993), des nanoflagellés hétérotrophes (Jürgens et collab., 1996), les diatomées (Sime-Ngando et collab., 1995) et d'autres ciliés et dinoflagellés (Stoecker et collab., 1984 ; Dupuy et collab., 2011) dans les zones marines tempérées (Aberle et collab., 2007 ; Sherr et Sherr, 2009, Seuthe et collab., 2010). Grâce à leur taux métabolique élevé, ces organismes peuvent brouter environ 60 % des petites cellules du phytoplancton dans les zones côtières et estuariennes, et se développer au même rythme de croissance que leur proie (Calbet et Landry, 2004). Ils sont également capables d'éviter l'accumulation de la biomasse (floraisons) du picophytoplancton, grâce à leur croissance aussi rapide que leur proie (Sherr et Sherr, 1994). Ce processus est important pour le flux organique vers le niveau supérieur de la chaîne trophique et contribue fortement à la régénération biogéochimique des sels minéraux.

Tableau 1: : Pourcentage de phytoplancton brouté par le MZP dans différents habitats (\pm écart type) tiré de Calbet et Landry (2004)

Région	Production Primaire broutée (%)
Océanique	69,66 (\pm 1,5)
Côtière	59,96 (\pm 3,3)
Estuarienne	59,76 (\pm 2,7)
Tropicale	74,56 (\pm 2)
Tempérée	60,86 (\pm 1,8)
Polaire	59,26 (\pm 3,3)

En outre, les organismes du MZP et du mésozooplancton, sont également responsables de la prédation des flagellés hétérotrophes. Dans la zone euphotique, ces organismes constituent des proies et des compétiteurs des ciliés dans la prédation des bactéries et des cellules picoplanctoniques (Leadbeater, 2015).

1.3.2.2 La régénération des éléments nutritifs par le MZP

L'implication du MZP dans la régénération biogéochimique des nutriments (NH_4^+ et PO_4^{3-}) a été proposée pour la première fois par Joannes (1965) sur la base du taux d'excrétion de ces organismes. Les récents travaux de McManus et Santoferrara (2013) ont révélé que les organismes du MZP unicellulaire tel que les ciliés et les dinoflagellés peuvent régénérer environ 70% des aliments ingérés en composante dissoute pour une réutilisation par le phytoplancton.

En effet, il existe deux voies de régénération de la matière organique. D'une part, le MZP consomme le carbone organique particulaire (COP) et contribuent à la régénération à travers l'excrétion. D'autre part, les bactéries décomposent autant le COP et que le carbone

organique dissout (COD) en régénérant des sels nutritifs. La consommation de ces derniers par les MZP et la régénération des sels nutritifs constituent la boucle microbienne (Azam et collab., 1983).

En effet, la matière organique dissoute (MOD) libérée par le phytoplancton est utilisée par les bactéries hétérotrophes qui sont à leur tour consommés par les nanoflagellés hétérotrophes. La consommation de ces derniers par les MZP et la régénération des sels nutritifs constituent la boucle microbienne (Azam et collab., 1983). Par conséquent, ils peuvent influencer les flux d'énergie des producteurs primaires et secondaires en jouant aussi un rôle important dans le recyclage rapide des sels nutritifs (Calbet et Saiz, 2005).

1.3.2.3 MZP, proie des niveaux trophiques supérieurs

Le MZP est un maillon essentiel dans le réseau trophique planctonique, notamment dans son rôle de transfert d'énergie en particulier lorsque l'assemblage du phytoplancton est dominé par les algues de petites tailles non accessibles au mésozooplancton (Stibor et collab., 2004 ; Sundt-Hansen et collab., 2006). Ils constituent les proies préférées des copépodes (63%) (Franze et Modigh, 2013) dans les écosystèmes oligotrophes (Saiz et Calbet, 2010). Selon d'autres études le MZP constitue près de 30% en moyenne de la ration alimentaire journalière des copépodes pendant la période de floraisons de phytoplancton (Calbet et Saiz, 2005) et 70% dans les conditions de non floraison (Liu et collab., 2005). Ce choix est surtout orienté vers les ciliés en raison de leur qualité alimentaire. Par exemple en considérant un cilié du genre *Strombidium sp.*, son teneur en carbone organique est 4 fois celui d'une diatomée et 1,8 fois celui d'un dinoflagellé du même biovolume (Stathmann, 1967 ; Ohman et Snyder, 1991).

1.3.3 Les conditions environnementales des organismes du MZP

Les ciliés vivent dans conditions environnementales très variables d'eau douce saumâtre et salée. Le genre *Strombidium*, qui contribue de manière significative à la communauté du MZP, a été décrit dans les environnements côtiers saumâtres avec un maximum de biomasse dans des conditions de température et de salinité variant entre 7 et 11°C et 5-25 psu

respectivement (Agatha et Riedel-Lorjé, 1998). Dans ces environnements le pH peut influencer de nombreux processus physiologiques essentiels tels que les réactions enzymatiques et d'autres réactions biochimiques (Fabry et collab., 2008). Cependant les effets physiologiques du pH sur les organismes du MZP sont peu documentés (Pedersen et Hansen, 2003 ; Nielsen et collab., 2012).

1.3.4 Les effets du réchauffement et de l'acidification sur les organismes du MZP

Actuellement dans l'écosystème du Saint-Laurent, la réponse des espèces de MZP aux effets directs de la température et de l'acidification est mal caractérisée. Malgré qu'on puisse s'attendre à un effet direct des océans sur les organismes de MZP dans cette région, en partie parce que les informations actuelles indiquent le réchauffement est le plus important dans les écosystèmes froids (Caron et Hutchins, 2012). Puisque, dans les milieux froids, les températures extrêmement basses exercent une forte contrainte sur les activités trophiques, les activités métaboliques et les taux de croissance du microzooplancton (Hansen et collab., 2006 ; Caron et Hutchins, 2012). La raison principale de cette relation de la température avec les organismes du MZP a été reconnu comme un composant de la théorie métabolique de l'écologie (Brown et collab., 2004 ; Lopez-Urrutia, 2008). Des observations ont démontré que les taux maximaux de croissance des protistes herbivores augmentent aux températures ambiantes chaudes ($>10^{\circ}\text{C}$) (Rose et Caron, 2007). Les observations en milieu naturel restent rares et les mises en doute de ces conclusions (Sherr et Sherr, 2009) laisse des questions supplémentaires qui doivent être abordées (Caron et Hutchins, 2012).

Les effets directs de la diminution du pH et de l'augmentation du CO_2 dans l'océan sur le MZP n'ont pas non plus été suffisamment pris en compte jusqu'à présent. Si les modifications de la chimie des océans peuvent avoir des effets négatifs sur la calcification de certaines espèces de foraminifères planctoniques (Lombard et collab., 2010), les mesures des effets de l'acidification parmi les autres espèces de MZP non calcifiants sont inexistantes dans l'EMSL. Certains auteurs ont avancé l'incidence négative de l'acidification sur l'activité flagellaire de certains protistes en liaison avec le gradient de proton transmembranaire

(Manson et collab., 1977). Des concentrations de protons plus variables induites par l'acidification future pourrait également affecter de nombreux processus cellulaires en liaison avec les pompes à protons. La question centrale est de savoir si de tels effets physiologiques directs de la modification du pH sera importante pour le MZP est une question ouverte qui nécessitera davantage de recherche (Caron et Hutchins, 2012).

1.4 APPROCHE SCIENTIFIQUE DU PROJET

Le réchauffement et l'acidification des océans (AO) sont devenus récemment des préoccupations scientifiques majeures. En effet, les investigations sur les conséquences de l'AO sur la dynamique et le fonctionnement du réseau trophique ont pris de l'ampleur depuis quelques années démontrant des effets sur les organismes autotrophes et /ou hétérotrophes du plancton pouvant être positifs (Engel et collab., 2008 ; Newbold et collab., 2012 ; Calbet et collab., 2014 ; Brussaard et collab., 2013), négatifs (Paulino et collab., 2008 ; Calbet et collab., 2014) et même contradictoires (Rose et collab., 2009 ; Aberle et collab., 2013 ; Sala et collab., 2015). À l'heure actuelle, il est difficile de savoir si l'ensemble des effets directs et indirects se traduiront par des résultats additifs synergiques ou antagonistes sur la croissance et le fonctionnement du MZP (Caron et Hutchins, 2012). Néanmoins, pour arriver à des réponses à nos questionnements et hypothèses, trois approches générales d'étude des effets du changement climatique ont été proposés (Caron et Hutchins, 2012) :

- 1) L'expérimentation sur des espèces individuelles et des expériences de manipulation avec les communautés naturelles (Caron et Hutchins, 2012).
- 2) L'établissement des relations empiriques corrélatives avec le changement climatique grâce à des observations à court terme dans la nature et les efforts de surveillance écologique à long terme (Caron et Hutchins, 2012).
- 3) Les efforts de modélisation incorporant des informations d'effets du changement climatique sur la structure et la fonction des écosystèmes existants afin de prédire des réponses futures et d'identifier les principales lacunes dans notre compréhension (Kearney et Porter, 2004 ; Caron et Hutchins, 2012).

Ce projet s'insère dans ces différentes approches scientifiques plus particulièrement l'approche expérimentale en mésocosmes. Cette approche a été la plus utilisée (70%) ces dernières années sur les communautés naturelles dans plusieurs écosystème marine (Duarte et collab., 1997).

1.5 OBJECTIF GÉNÉRAL ET HYPOTHÈSES

La composition et la dynamique de la communauté du MZP en milieu pélagique sont associées à des facteurs hydrographiques locaux (masses d'eau) et aux propriétés de la colonne d'eau (pH et température, entre autres) qui sont eux-mêmes influencés par la variabilité climatique saisonnière et globale. Dans ce contexte ce projet de maîtrise s'insère dans le cadre du Projet en Équipe FRQNT « Acidification du Saint-Laurent : biogéochimie plancton et climat », qui s'intéresse à étudier l'acidification du Saint-Laurent et ses effets sur les organismes planctoniques.

L'objectif général de mon projet est d'étudier les organismes du MZP dans l'EMSL et d'évaluer les impacts potentiels des changements globaux tels que l'augmentation de la température et de l'acidification *de* l'océan sur la composition, l'abondance et la croissance des organismes du MZP. Pour atteindre cet objectif nous posons deux sous-objectifs, en utilisant deux méthodologies complémentaires, comprenant une approche de terrain de suivi saisonnier des communautés et une approche expérimentale en mésocosme.

Sous-objectif 1 : Caractériser la variabilité saisonnière du MZP en milieu naturel de l'EMSL en évaluant l'abondance et la biomasse des principaux groupes taxonomiques et leurs relations avec les conditions physiques, chimiques et biologiques dans la colonne d'eau.

Sous-objectif 2 : Étudier les réponses du MZP par rapport aux variations des deux facteurs de stress (acidification et hausse de la température), en évaluant les réponses en termes de l'abondance et de la biomasse des principaux groupes taxonomiques en conditions expérimentales (mésocosmes).

Pour tester les effets du changement global et les extrapoler en milieu naturel de l'EMSL, il s'avère important de vérifier si les conditions de confinement des communautés dans l'expérience en mésocosme modifient significativement la composition et l'abondance du MZP. Dans ce contexte, nous proposons deux hypothèses basées sur le travail expérimental :

H₁) l'augmentation de la température affectera positivement la composition, la densité et la biomasse des organismes du MZP.

H₂) la diminution du pH affectera positivement la croissance et l'accumulation de la biomasse des organismes autotrophes. Par conséquent, la disponibilité du phytoplancton affectera indirectement et positivement les organismes du MZP. En conséquence la densité et la biomasse des MZP augmentera avec la diminution du pH.

**CHAPITRE 2 : VARIABILITÉ SAISONNIÈRE DU
MICROZOOPLANCTON DANS L'ESTUAIRE MARITIME
DU SAINT-LAURENT (EMSL)**

RÉSUMÉ

L'étude temporelle *in situ* de la communauté des organismes du microzooplancton (MZP) dans la zone mésopélagique avec les paramètres de l'environnement a été réalisée à une station fixe (IML-4) située dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. L'abondance, la biomasse et la composition en espèces de ces organismes ont été analysées durant trois saisons consécutives (printemps-été-automne : d'avril 2011 à octobre 2011).

L'analyse des paramètres de l'environnement dans la couche de surface, a montré des températures moyennes de $5,23 \pm 0,78$; $6,83 \pm 0,62$ et $5,88 \pm 0,57^{\circ}\text{C}$ respectivement au printemps, en été et en automne. Ces températures n'ont montré aucune différence significative entre les saisons. Cependant, la salinité et le pH ont respectivement montré une augmentation et une diminution significative avec les saisons.

Les valeurs moyennes saisonnières de la Chl-*a* intégrées sur 10 m de profondeur de $22,6 \pm 6,01$; $11,16 \pm 1,54$ et $12,11 \pm 2,09 \mu\text{gC m}^{-2}$ n'ont montré aucune différence significative entre le printemps, l'été et l'automne, respectivement.

Dans la zone euphotique, la saison printanière est caractérisée par une augmentation de la biomasse des organismes autotrophes. La floraison du phytoplancton dominé par les diatomées a montré par un pic principal au printemps et deux floraisons secondaires en été et en automne. La dynamique des ciliés et des dinoflagellés hétérotrophes a été stimulée lorsqu'un maximum de chlorophylle-*a* est atteint. Ainsi, la communauté de MZP a montré des assemblages distincts au printemps-été et à l'été-automne. La variation temporelle de l'abondance du MZP a été marquée par un pic principal en fin d'été et deux pics secondaires précédant et suivant la floraison phytoplanctonique du printemps. La biomasse du microzooplancton, largement dominée par les ciliés, a été maximale en été. La température et le pH ont été les seules variables environnementales qui ont significativement expliqué la variation dans l'abondance du MZP à la station IML-4.

Mots clefs : Microzooplancton, Saint-Laurent, cilié, dinoflagellé, saison, température et pH

ABSTRACT

A temporal study of the community of microzooplankton organisms (MZP) and key environmental parameters was performed in surface waters at a fixed station (IML-4) located in the Lower St. Lawrence Estuary (LSLE). Abundance, biomass, and species composition of these organisms were analyzed for three consecutive seasons (spring-summer-autumn: from April 2011 to October 2011).

Average temperatures of 5.23 ± 0.78 ; 6.83 ± 0.62 and $5.88 \pm 0.57^\circ\text{C}$ were observed respectively in the spring, summer and autumn. These temperatures showed no significant difference between seasons. On the other hand, salinity and pH respectively showed a significant increase and decrease with the seasons. The seasonal mean values of Chl-*a* integrated over 10 m depth of 22.6 ± 6.01 ; 11.16 ± 1.54 and $12.11 \pm 2.09 \mu\text{gC m}^{-2}$ showed no significant difference between spring, summer and fall, respectively.

In the euphotic zone, the spring season is characterized by an increase of the autotrophic organism's biomass. Diatom-dominated phytoplankton biomass accumulation showed a main peak blooming in spring and two secondary peaks in summer and autumn, respectively. The dynamics of ciliates and heterotrophic dinoflagellates was stimulated when a maximum of chlorophyll-*a* was reached. Thus, the MZP community showed distinct assemblages during the spring-summer and summer-fall periods. The temporal variation in MZP abundance was marked by a main peak in late summer and two secondary peaks preceding and following respectively the phytoplankton spring bloom. The biomass of microzooplankton, largely dominated by ciliates, peaked in summer. Temperature and pH were the only environmental variables that significantly explained the variation in MZP abundance at IML-4.

Key words: Microzooplankton, St. Lawrence, ciliate, dinoflagellate, season, temperature and pH

2.2 INTRODUCTION

Dans les écosystèmes estuariens, les organismes du microzooplancton (MZP) dominent les interactions des réseaux trophiques pélagiques (Azam et collab., 1983) et les processus biogéochimiques (Caron et Hutchins, 2012). Jusqu'à la moitié du 20^e siècle, plusieurs de ces organismes n'étaient pas bien connus, sinon considérablement sous échantillonnés (Riebesell et Tortell, 2011 ; Sherr et collab., 2011). La diversité et la répartition spatio-temporelle de ces prédateurs et proies ont été peu étudiées malgré leurs rôles centraux dans les réseaux alimentaires microbiens marins (Löder, 2010 ; Grattepanche et collab., 2015). En effet, les organismes du MZP, notamment les ciliés, sont les consommateurs dominants d'une grande variété de cellules planctoniques (Bernard et Rassoulzadegan, 1993 ; Sherr et Sherr, 1994 ; Sime-Ngandol et collab., 1995 ; Jürgens et collab., 1996 ; Dupuy et collab., 2011) et consommés à leur tour par les copépodes dans les écosystèmes marins (Aberle et collab., 2007) et estuariens (Calbet et Landry, 2004).

Situé à la limite inférieure de la région subarctique de l'est du Canada, l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL) est le plus vaste système estuarien au monde. Il se caractérise par une richesse exceptionnelle en diversité biologique et environnementale (Dufour et collab., 2010). Les premiers travaux sur l'importance du MZP, notamment les ciliés, ont été rapportés par Sime-Ngandol et collab. (1995) ; Ohman et Snyder (1991) ; Ohman (1994). Leurs observations ont permis de connaître davantage l'abondance, la composition des espèces, ainsi que les facteurs biotiques et abiotiques qui influencent leur distribution saisonnière et leurs schémas de succession. À ce jour, aucune étude complète n'a examiné les effets de certains paramètres liés aux changements climatiques sur les organismes du MZP. Par conséquent, ce projet vient à point nommé pour mieux comprendre le rôle écologique de ces organismes en liaison avec les changements rapides des écosystèmes en raison des changements globaux et locaux.

Récemment, la plupart des connaissances du MZP sont basées sur des expériences de laboratoire portant sur des espèces isolées dans des conditions artificielles limitées (Taucher et collab., 2017). Les études sur les communautés naturelles de MZP de l'EMSL sont relativement rares (Sime-Ngandol et collab., 1995). De plus, il n'existe pas d'études

examinant la réponse de ces communautés par rapport au réchauffement et à l'augmentation du CO₂.

Contrairement à ses eaux profondes, l'acidification de ses eaux de surface est en relation directe avec le flux naturel de CO₂ entre l'atmosphère et l'océan en plus des effets anthropiques. Celle-ci pourrait rapidement être influencée par les valeurs d'acidité dans les eaux profondes. Par conséquent, les observations de terrain permettront d'évaluer les conditions extrêmes et futures dans le scénario global. La surveillance des perturbations environnementales (Underwood et Chapman, 2016) et les analyses de microscopie constituent généralement des preuves de mise en relation entre l'abondance des espèces et les paramètres environnementaux (Grattepanche et collab., 2015). Dans ce contexte, nous examinons ici l'importance relative du MZP dans des conditions environnementales actuelles en milieu marin. Sachant que, l'étude du MZP sur une seule année ne peut en aucun cas permettre de déterminer l'effet du changement climatique sur ces organismes.

L'objectif de ce travail a été donc d'étudier comment les communautés du MZP répondent à la variabilité des facteurs environnementaux clés (Salinité, température et pH) à partir d'un suivi saisonnier réalisé à une station de monitoring de l'estuaire du Saint-Laurent.

2.3 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.3.1 Site d'échantillonnage

Dans le cadre du Programme de surveillance de la zone atlantique (AZMP : Atlantic Zone Monitoring Program) des échantillonnages d'eau et des mesures des paramètres physiques et chimiques du milieu naturel de l'EMSL ont été réalisés de mai à octobre de façon hebdomadaire en 2011, lorsque les conditions météorologiques ont été favorables. L'échantillonnage a été effectué à la station IML-4 (48°40'N 68°35'W) où est 2-déployée une bouée scientifique Viking associée aux sondes de température et salinité (*Seabird 49*) au large de Rimouski (Fig. 3), afin d'étudier les communautés planctoniques incluant le MZP et les organismes du phytoplancton. L'échantillonnage a été effectué en raison de 6 prélèvements au printemps (mai et juin), 5 en été (juillet et août) et 3 en automne (septembre et octobre).

2.3.2 Protocole d'échantillonnage

L'échantillonnage d'eau de mer, a été réalisé à l'aide de bouteilles Niskin (5 L) à plusieurs profondeurs, de la surface à 320 m de profondeur, et les échantillons ont été stockés dans des conteneurs isothermes en obscurité et transportés au laboratoire de l'IML pour être analysés ultérieurement. Dans ce travail, l'analyse biologique s'est intéressée uniquement aux données de la couche de surface (0,5m à 10 m), englobant habituellement la profondeur du maximum de Chl-*a*. Pour l'identification et le dénombrement des organismes du phytoplancton et du MZP, des échantillons de 250 ml ont été recueillis puis conservés dans une solution acide de Lugol (Parsons, 1984) et conservés au froid et à l'obscurité jusqu'à l'analyse.

Les profils verticaux de la salinité et de la température ont été mesurés en utilisant un CTD (conductivité température densité) *Seabird 19 Plus*. Des échantillons d'eau pour mesurer le pH et la fluorescence de Chl-*a* ont été recueillis de la rosette associée au CTD.

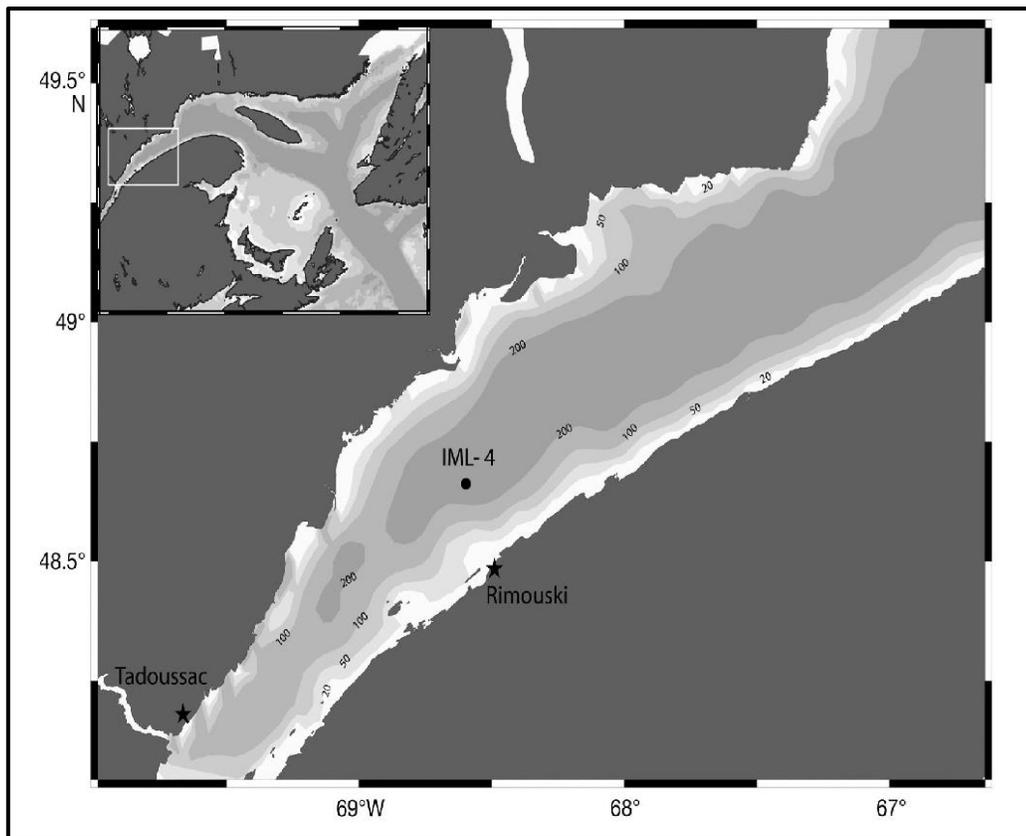


Figure 3: Carte bathymétrique du Saint-Laurent à la station fixe de Rimouski (IML-4, d'après Annane et collab., 2015)

2.3.3 Analyses chimiques et biologiques

Les résultats d'analyse environnementale de ce chapitre ont été obtenus des travaux de Annane et collab. (2015).

Les profils chimiques des masses d'eau

Les conditions hydrologiques de l'EMSL à la station IML-4, ont été déterminées en analysant les paramètres incluant la température, la salinité, le pH et la Chl-*a*. Les échantillons d'eau de mer ont été collectés à l'aide de bouteilles Niskin (5 L) à différentes profondeurs (de 0,5 à 320) puis stockés dans des conteneurs isothermes à l'obscurité et renvoyés au laboratoire pour le traitement (< 2 h). Les détails des méthodes sont décrits dans Annane et collab. (2015).

Au laboratoire, la mesure du pH a été réalisée selon la méthode de Dickson et collab. (2007). Les échantillons ont été collectés avec des bouteilles de verre de 300 ml dans les conditions d'absence de bulles pour être traités au laboratoire de l'IML. Une ou deux heures après l'échantillonnage, le pH a été mesuré avec un spectromètre Perkin Elmer (*Lambda 2S*) et une cellule de quartz de 10 cm en utilisant le colorant indicateur m-crésol violet (*Sigma-Aldrich*). À 25°C, l'absorbance a été mesurée à 730, 578 et 434 nm avant et après avoir ajouté un colorant (Clayton et Byrne, 1993). Une procédure similaire a été effectuée avant et après chaque série de mesures d'échantillons à l'aide d'un tampon TRIS (tris (hydroxyméthyl-aminométhane) préparé à une valeur de salinité pratique de 30 psu environ suivant la méthode de Millero (1986). Les pH mesurés ont été par la suite converties en pH total (pH_T) en utilisant la salinité mesurée de chaque échantillon et les constantes d'association HSO₄ de Dickson (1990). La précision des mesures du tampon TRIS a été de l'ordre de 0,005 unités de pH. La conversion du pH mesuré en pH_T a été par la suite corrigée avec la pression et la température in situ au moyen du programme *CO2SYS* (Lewis et Wallace, 1998) avec les concentrations des réactifs solubles de phosphate et de silicate en tant que paramètres d'entrée.

La mesure de la Chl-*a* a été réalisée en utilisant la méthode de Parsons et collab. (1984). Des échantillons en double ont été filtrés sur des filtres de *Whatman GF / F* de 25 mm et extrait durant la nuit dans 10 ml d'acétone (90%) à 4°C à l'obscurité. Les extraits ont été analysés

avec un fluorimètre *TD-700 Turner Designs*. Les valeurs de Chl-*a* ont été intégrées sur la colonne d'eau correspondant à la couche euphotique variant de 0,5 m à 50 m selon la saison

Détermination des espèces

Les organismes du MZP et du phytoplancton ont été déterminés à partir de la sédimentation d'échantillon de 100 ml pendant 24 h dans une chambre de sédimentation *Hydrobios*. Les cellules ont été identifiées et énumérées par la méthode d'Utermohl (1958) à l'aide d'un microscope inversé, *Olympus IX*. Les cellules de MZP et du phytoplancton ont été comptées sur des surfaces de transect variables (6 à 16) selon l'abondance au grossissement X 200. Les organismes ont été identifiés au niveau taxonomique le plus bas possible (espèce ou genre). Pour chaque échantillon, au moins 300 cellules phytoplanctons et 100 cellules de MZP ont été comptées à l'aide des clés d'identification relatives à la zone du Saint-Laurent (Sime-
Ngandol et collab., 1995 ; Agatha et Riedel-Lorjé, 1998 ; Bérard-Therriault, 1999). Approximativement, la totalité de la surface de la chambre de sédimentation a été analysée réduisant au maximum l'erreur induite par des espèces rares (Löder et collab., 2012). Les dimensions linéaires (longueur, largeur et diamètre) des cellules du MZP ont été mesurées sur les images à l'aide de la règle du microscope et le biovolume de chaque taxon a été calculé en utilisant les modèles géométriques décrits par Hillebrand et collab. (1999). Le biovolume a été par la suite converti en biomasse de carbone en utilisant les facteurs de conversion de 0,19 ; 0,553 et 0,76 respectivement pour les ciliés (Putt et Stoecker, 1989), les tintinnides (Verity et Langdon, 1984 ; Thompson et collab., 1999) et les dinoflagellés (Menden - Deuer et Lessard, 2000). Les organismes du microzooplancton ont été regroupés en : dinoflagellés sans et avec thèque, des ciliés nus et des tintinnides. La densité totale est la somme des densités intégrées sur toute la colonne de 0 m à 10 m.

2.3.4 Analyses statistiques

Afin d'identifier les effets écologiques potentiels de la température et du pH sur la composition de la communauté du MZP, nous avons effectué 2 types d'analyses statistiques : Une ANOVA à un facteur (saison) a été utilisée pour tester les différences significatives entre les variables environnementales (température, salinité et pH) et la concentration de Chl-*a*. Avant l'analyse de la variance, toutes les variables ont été testées pour la normalité,

homogénéité des variances et l'indépendance des résidus. Un test à posteriori des différences significatives de Tukey a été utilisé pour comparer les variables entre les trois saisons lorsqu'une différence significative ($p < 0,05$) a été détectée pour le principal effet.

Une analyse canonique des redondances (RDA) a été utilisée pour mettre en relation l'abondance de la composition de la communauté de MZP (ciliés et dinoflagellés) avec les facteurs environnementaux. L'analyse canonique des redondances est la version canonique de l'analyse en composantes principales (PCA) (Legendre et Legendre, 1998).

La RDA est une méthode de moyenne pondérée qui établit un lien direct entre les données communautaires et les variables environnementales en limitant l'ordination des espèces à un modèle qui correspond le plus possible aux variables environnementales. Ceci permet d'identifier les groupes d'échantillons portant une composition similaire (32 espèces sur 18 échantillons). Les facteurs environnementaux (température, pH et salinité) sont alors liés aux axes d'ordination en utilisant des vecteurs superposés issus des mesures correspondantes des caractéristiques physiques et chimiques de l'eau. Les matrices des distances euclidiennes peuvent par la suite être calculées entre les axes de la RDA, les espèces de MZP et les variables physicochimiques. Une transformation d'Hellinger a été utilisée pour les données d'abondances des espèces de MZP. Les méthodes RDA emploient l'analyse des valeurs propres (Eigen) et les vecteurs propres.

L'ensemble des analyses statistiques a été effectué en utilisant le logiciel R (Version R 3.2.4) (Team, 2014). L'interpolation des distributions temporelles des paramètres physicochimiques a été représentée à l'aide du logiciel Math Works *MatLab R2014a*.

2.4 RESULTATS

2.4.1 Conditions hydrographiques et biologiques à la station IML4

Le profil de la température a permis d'identifier les trois couches dans la colonne d'eau typique à l'EMSL durant cette période à savoir la couche superficielle (CS), la couche intermédiaire froide (CIF) et la couche inférieure (CI). La couche de fond au-delà de 130 m a montré des températures stables durant les différentes saisons (Fig. 4a). En revanche, dans la couche intermédiaire et la couche de surface, les températures ont fortement fluctué. Dans la couche de surface (30 m), les températures de l'eau ont varié de 10°C à 8°C entre juillet et septembre et stable autour de 3 et 5°C en juin et octobre. Les températures moyennes de surface ont été de $5,23 \pm 0,78$; $6,83 \pm 0,62$ et $5,88 \pm 0,57$ °C respectivement au printemps, en été et en automne. Dans la couche de surface, la température n'a pas varié significativement entre les saisons ($F_{2, 49} = 1,41$; $p = 0,254$).

La couche de surface a été caractérisée par une stratification bien marquée avec une augmentation de la salinité avec la profondeur (Fig. 4b). Au printemps la salinité de la couche de surface a varié d'un minimum de 20,33 psu au mois de mai à un maximum de 28,74 psu en juin. En été, elle a varié de 23,62 à 30,47 psu au cours du mois de juillet, tandis qu'en automne ces valeurs ont été entre 24,35 à 31,23 psu durant le mois de septembre. Les salinités moyennes ont été de $25,35 \pm 0,61$; $27,25 \pm 0,63$ et $27,79 \pm 0,52$ psu respectivement au printemps, en été et en automne. La salinité dans la couche de surface, a montré une augmentation significative avec les saisons ($F_{2, 46} = 4,63$; $p = 0,01$) spécifiquement entre la saison du printemps et l'automne (Fig. 5b).

La distribution du pH caractérisée par des pH très basiques en surface, a montré une décroissance progressive avec la profondeur vers des pH moins basiques ($\leq 7,6$) à environ 200m (Fig. 4c et Fig. 5c). Les valeurs moyennes de pH dans la couche de surface ont été de $8,03 \pm 0,04$; $7,84 \pm 0,02$ et $7,91 \pm 0,03$ respectivement au printemps, en été et en automne. Dans la couche de surface, le pH a montré une diminution entre le printemps et l'automne et une différence marquée de pH a été observée entre les saisons ($F_{2, 46} = 3,552$; $p = 0,04$) (Fig. 5c).

Dans la couche d'eau de surface, la concentration de la Chl-*a* a varié de 0,55 à 157,27 $\mu\text{g m}^{-2}$ au printemps, de 0,7 à 44,4 $\mu\text{g m}^{-2}$ en été et de 1,33 à 43,5 $\mu\text{g m}^{-2}$ en automne avec des valeurs moyennes de $22,6 \pm 6,01$; $11,16 \pm 1,54$ et $12,11 \pm 2,09 \mu\text{g m}^{-2}$ respectivement au printemps, été et automne (fig. 5d). La tendance globale montre que la concentration de la Chl-*a* a été plus élevée au printemps qu'en été et en automne. Néanmoins, l'analyse statistique n'a montré aucune différence significative des concentrations de la Chl-*a* entre les saisons ($F_{2, 94} = 3,077$ $p = 0,051$).

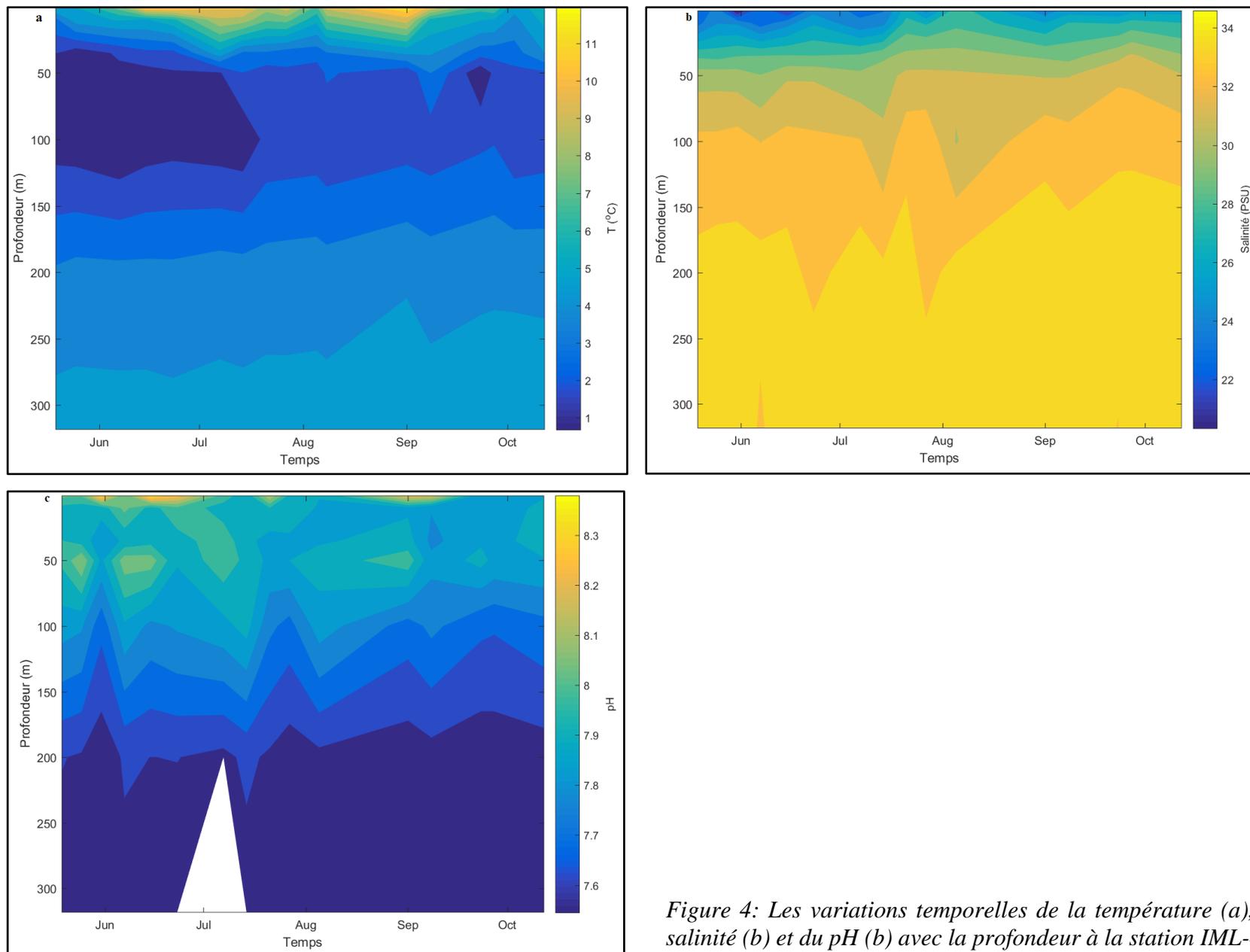


Figure 4: Les variations temporelles de la température (a), de la salinité (b) et du pH (b) avec la profondeur à la station IML-4

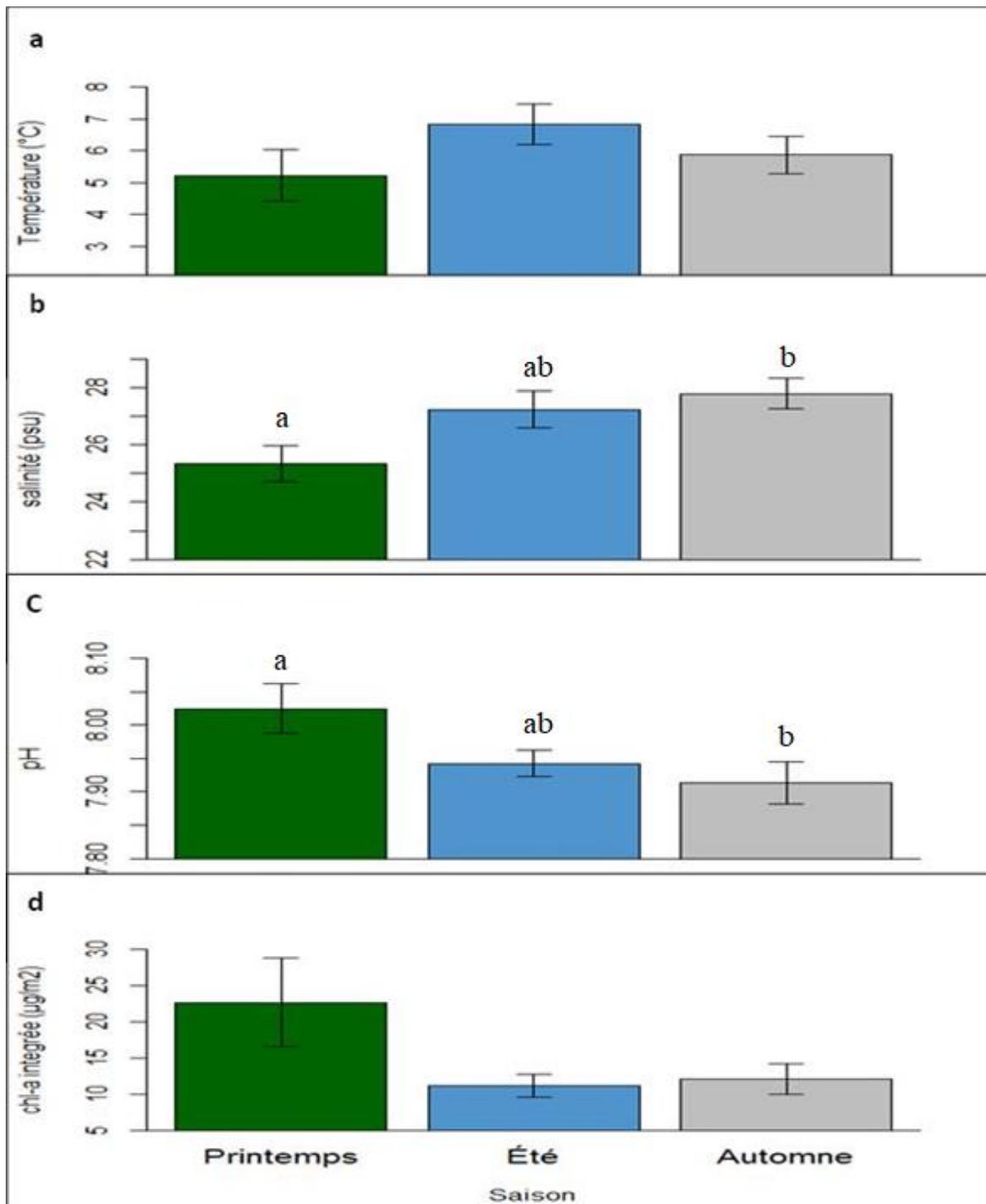


Figure 5: La température moyenne in situ (\pm erreur-type), la salinité (\pm erreur-type), le pH (\pm erreur-type) et la concentration de la Chl-a pH (\pm erreur-type) dans la masse d'eau de surface durant les saisons. Les lettres au-dessus des barres indiquent une différence significative entre les saisons (Tukey différence significative test: $\alpha = 0,05$)

2.4.2 Composition et distribution saisonnière du phytoplancton et du MZP

Dans la couche de surface, la densité totale du phytoplancton a montré des variations temporelles marquées le long des saisons (Fig. 6) avec trois principaux pics : un pic principal au printemps et deux pics secondaires en été et en automne. Durant ces floraisons, la communauté phytoplanctonique a été composée en moyenne de 57 ± 10 , 59 ± 8 et $50 \pm 8\%$ de diatomées ; 28 ± 6 , 23 ± 4 et $35 \pm 6\%$ de flagellés et 14 ± 5 , 18 ± 5 et $15 \pm 3\%$ de microflagellés durant le printemps, l'été et l'automne respectivement.

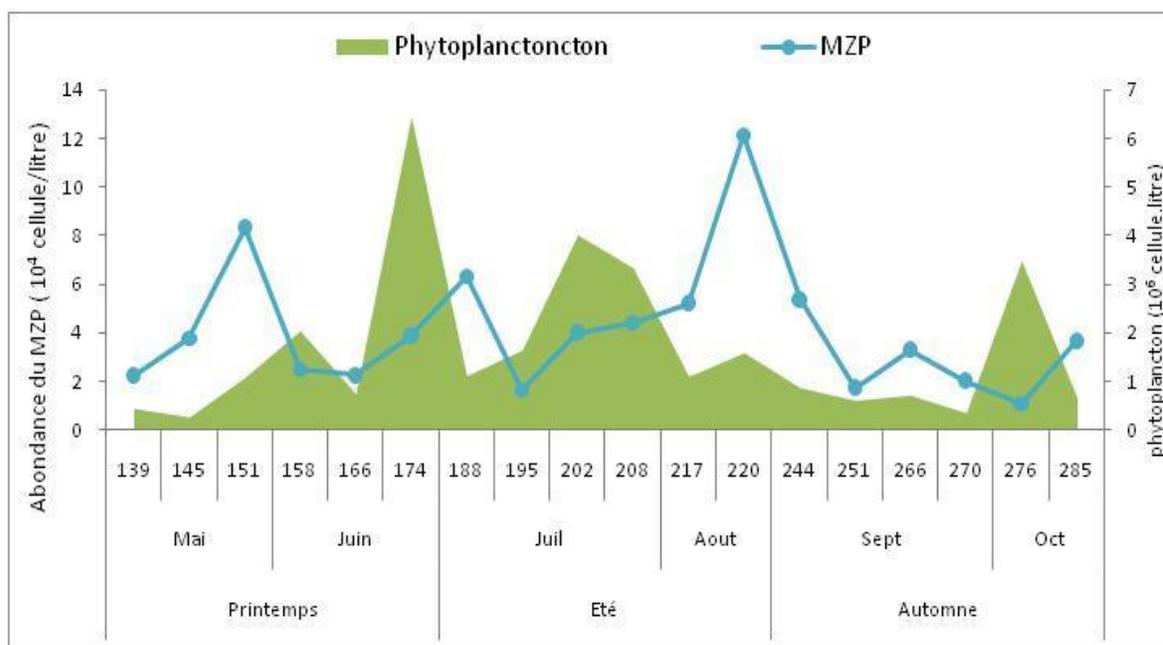


Figure 6: Distribution saisonnière de l'abondance du phytoplancton (aire), du MZP et autres hétérotrophes (i.e. choanoflagellés) durant le programme de surveillance hebdomadaire à la station IML-4. La 1^{er}, 2^e et 3^e ligne de l'axe des x signifie respectivement le jour, le mois et la saison de l'année

L'analyse microscopique a permis d'identifier en plus des groupes de MZP, les groupes d'organismes autotrophes (diatomées, flagellés et microflagellés). Dans l'assemblage du MZP, on a observé deux groupes principaux : les ciliés et les dinoflagellés (Fig. 7). Ces deux grands groupes de MZP sont composés d'une part de ciliés nus et des tintinnides et d'autre part de dinoflagellés nus et des dinoflagellés avec thèque. La composition taxonomique de chaque groupe de taxa est donnée au tableau 2.

Tableau 2: Les principaux taxa de MZP observés

Ciliés (Fig. 6a-d)		Dinoflagellés (Fig. 6e-f)	
Nu	Tintinnides	Sans thèque	À thèque
<i>Rimostrombidium</i> spp. <i>Strombidium</i> spp. <i>Mesodinium rubrum</i> <i>Uronema marinum</i>	<i>Eutintinnus inquilinus</i> <i>Helicostomella</i> sp. <i>Acanthostomella</i> sp. <i>Ptychocylis obtusa</i> <i>Stenosemella</i> sp. <i>Coxiella</i> sp. <i>Tintinnopsis beroidea</i>	<i>Gyrodinium spirale</i> G. <i>fusiforme</i> G. sp. <i>Gymnodinium</i> sp. <i>Amphisolenia</i> sp.	<i>Prorocentrum minimum</i> <i>P. micans</i> , <i>P. compressum</i> <i>Gonyaulax</i> sp., <i>Dynophysis acuta</i> , <i>Dynophysis caudate</i> , <i>Protoperidinium depressum</i> , <i>Protoperidinium pentagonum</i> , <i>Alexandrium ostenfeldii</i> , <i>Heterocapsa</i> sp. , <i>Gonyaulax polygramma</i> , <i>Scrippsiella trochoidea</i> , <i>Ceratium bucephalum</i> , <i>C. fusus</i> .

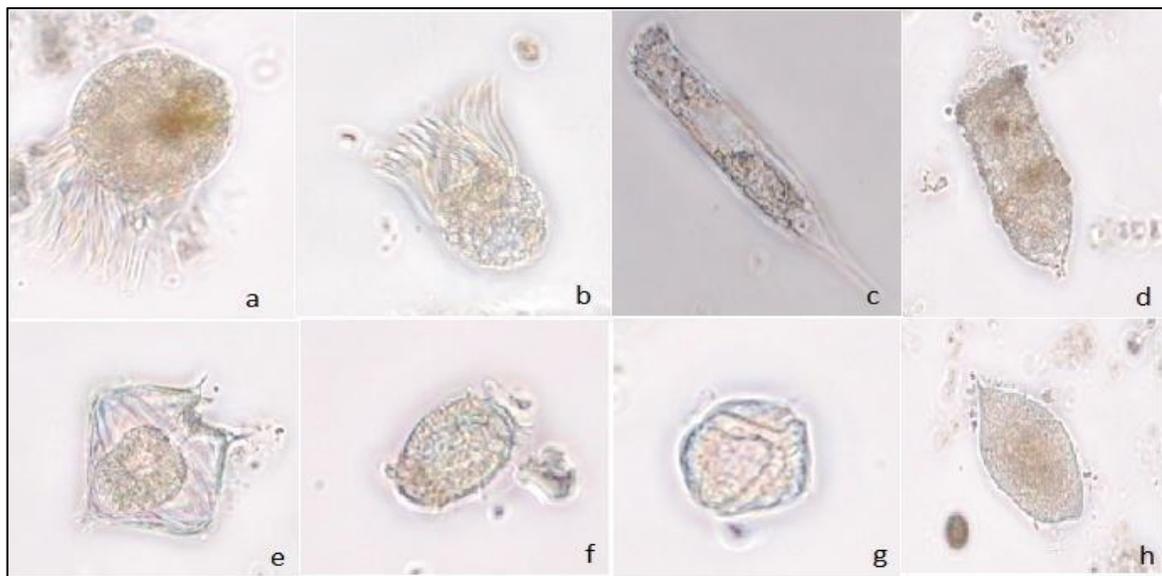


Figure 7: Principaux taxa observés durant le programme de surveillance hebdomadaire à la station IML-4. Ciliés : (a et b) *Strombidium* spp. ; (c) *Helicostomella* sp. ; (d) *Tintinnopsis* sp. Dinoflagellés : (e) *Protoperidium* sp. ; (f) *Dynophysis* sp. ; (g)

La succession de l'abondance totale du MZP suite de la floraison phytoplanctonique, a montré également trois pics : un pic principal en fin d'été et deux pics secondaires avant et après la floraison phytoplanctonique du printemps (fig. 7). La contribution moyenne à

l'abondance totale du MZP a été dominée par les dinoflagellés avec $82 \pm 1\%$, $85 \pm 2\%$ et $83 \pm 2\%$ contre $18 \pm 1\%$, $15 \pm 2\%$ et $17 \pm 2\%$ des ciliés respectivement au printemps, en été et en automne.

L'abondance des dinoflagellés a varié d'un minimum de $8,8 \cdot 10^3$ cellules L^{-1} en automne à un maximum de $96,5 \cdot 10^3$ cellules L^{-1} en été. En revanche, l'abondance des ciliés, fortement dominée par les ciliés nus, a varié d'une concentration minimale de $1,24 \cdot 10^3$ cellules L^{-1} en automne à un maximum de $24,8 \cdot 10^3$ cellules L^{-1} en été.

La biomasse totale du MZP a varié de $6,6$ à $24,6 \mu gC L^{-1}$ au printemps, de $9,8$ à $109,7 \mu gC L^{-1}$ en été et de $6,1$ à $56,7 \mu gC L^{-1}$ en automne. Les dinoflagellés ont peu contribué à la biomasse des MZP avec 23 ± 5 , 31 ± 4 et $33 \pm 7\%$ respectivement au printemps, en été et en automne. En revanche, cette biomasse du MZP est largement dominée par les ciliés notamment les ciliés nus durant toutes les saisons (Fig. 8a). La contribution moyenne relative des ciliés à la biomasse a été de $77 \pm 5\%$, $69 \pm 4\%$ et $67 \pm 7\%$ respectivement au printemps, en été et en automne.

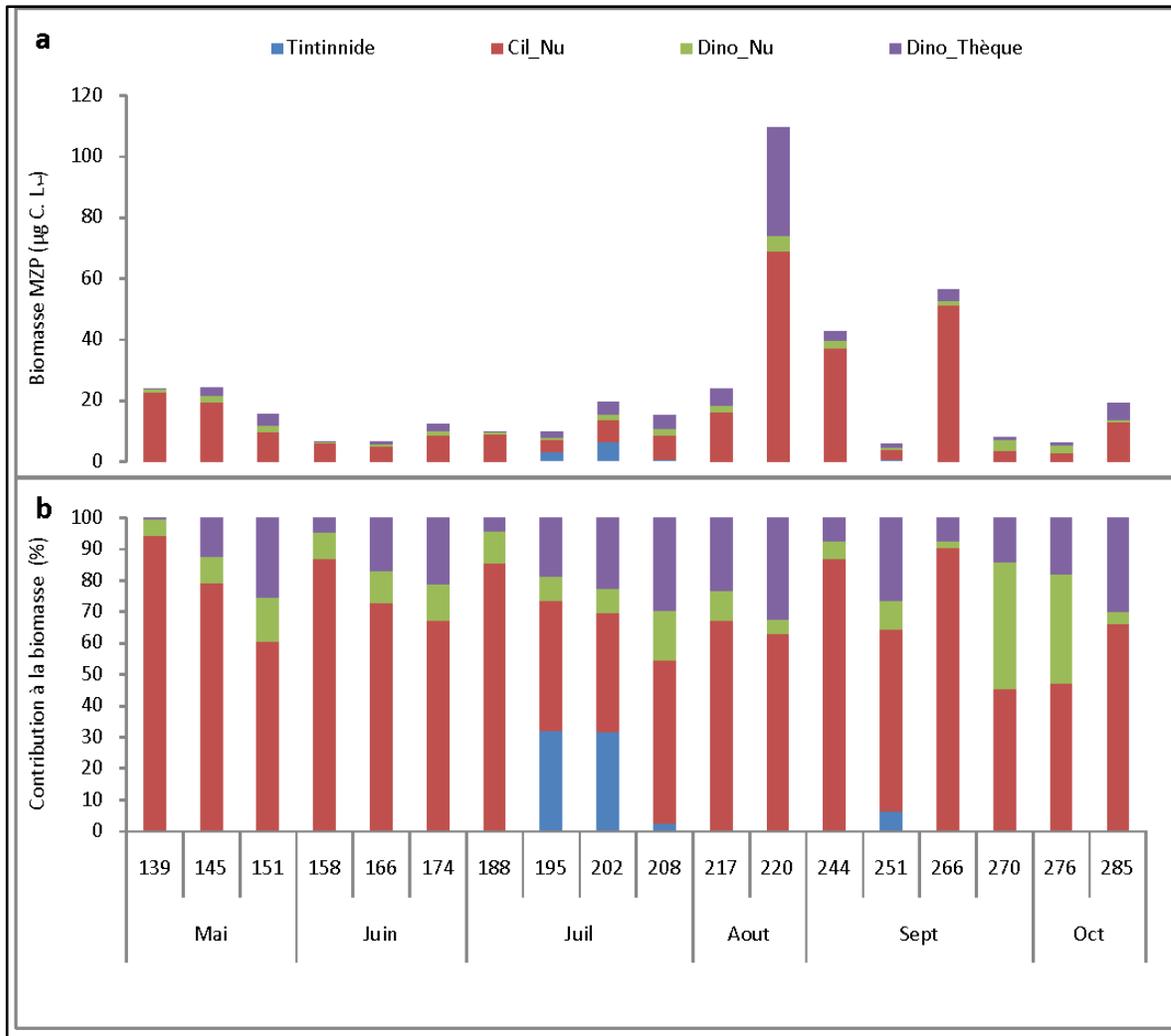


Figure 8: Distribution saisonnière de la biomasse (a) et contribution relative des différents groupes (b) du MZP à la station IML-4. (Les chiffres 139, 145...285 : Jour julien)

2.4.3 Relation des communautés de MZP avec les paramètres environnementaux

La figure 9 montre l'association entre l'abondance des espèces de MZP et les paramètres environnementaux considérés, obtenue à partir des deux premiers axes. Les valeurs propres de l'analyse RDA des deux premiers axes multivariés étaient de 4,64 (RDA1) et 2,44 (RDA2). La variance cumulative en pourcentage des espèces pour les deux premiers axes a été de 22 et 13 (14,51 % et 7,62 %). Seul l'axe 1 a expliqué la variation d'abondance des espèces de façon significative ($F_{1; 14} = 2,76$; $p \leq 0,01$).

L'analyse RDA de l'abondance des espèces de MZP contraintes par les variables environnementales, a montré que l'ensemble des variables introduites dans la matrice

environnementale a expliqué de façon significative la variation de la communauté du MZP ($F_{3, 14} = 1,69$; $p = 0,01$). Parmi les variables environnementales explicatives de l'analyse RDA, la température ($F_{1, 14} = 2,14$; $p = 0,02$) et le pH ($F_{1, 14} = 1,69$; $p = 0,05$) ont été significativement impliqués à la variation des espèces de MZP. La longueur du vecteur d'une variable donnée sur les diagrammes RDA indique le poids de cette variable. La température est significativement corrélée avec le premier axe (4,64%), qui explique de façon significative la variation des espèces ($F_{1, 14} = 2,76$; $p = 0,008$). En revanche, le pH est plus corrélé avec l'axe 2 mais celui-ci (2,4382%) n'explique pas de façon significative de la variation des espèces ($F_{1, 14} = 1,45$; $p = 0,124$). La salinité, qui avait le vecteur le plus long était aussi significativement corrélée avec l'axe 2 ($F_{1, 14} = 1,19$; $p = 0,249$).

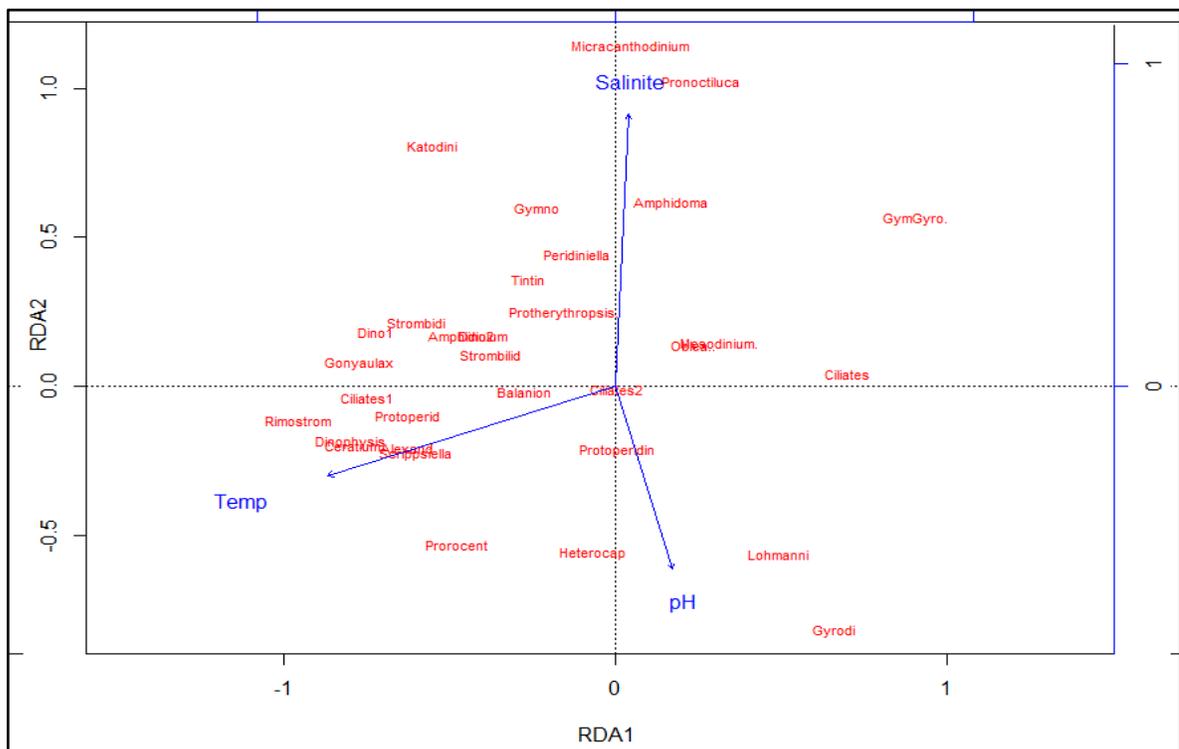


Figure 9: Graphique des scores des espèces de MZP avec 3 variables environnementales dans les deux premiers axes RDA. (Temp : température ; Rimostom : Rimostrombidium ; Gymno : Gymnodium, Gyrodi : Gyrodium ; GymGyro : Gymnidium et Gyrodium ; Katodini

La représentation graphique montre que certaines espèces plus rapprochées du facteur environnemental ont de forte relation avec celui-ci. En revanche, d'autres espèces ont eu des relations plus fortes avec elles (Fig. 9). Les espèces proches de l'origine, ne montrent pas de

forte relation avec les variables où elles se trouvent à la moyenne des variables environnementales (Marshall et Elliott, 1998).

Ainsi, l'abondance de ciliés tels que *Rimostrombidium* spp., *Balanion* sp., cilié 1, *Strombidium* spp. et certaines espèces de dinoflagellés (*Ceratium* sp., *Protoperidinium* sp., *scripsiella* sp.) indiquent une forte relation positive avec la température. Cependant, seul *Lohmanniella* sp., *Protoperidinium* spp. et *Heterocapsa* sp. sont bien corrélées au pH élevé. Cette dernière espèce est aussi corrélée aux faibles salinités.

2.5 DISCUSSION

2.5.1 Conditions hydrographiques et biologiques à la station IML4

La variabilité des paramètres environnementaux durant les 3 saisons considérées dans cette étude, a été menée à la station fixe (IML-4). Durant notre période d'étude, l'hydrographie globale observée à cette station, a suivi des variations saisonnières typiques tel que décrit par Gilbert et Pettigrew (1997), Smith (2005) et récemment par Galbraith (2013). Une forte fluctuation de la température (Fig. 5a) a été mise en évidence en raison des variations saisonnières (El-Sabh et Silverberg, 1990 ; Galbraith, 2015). En effet, la température de l'eau a augmenté sous l'effet des plus fortes températures atmosphériques et du rayonnement solaire en été. Cependant cette variabilité n'avait pas une différence significative entre les saisons en raison probablement de la dispersion des valeurs autour de la moyenne, induite par la grande variabilité hydrographique locale (i.e. cycles de marée, vents, etc.). Néanmoins, la température est une variable clef dans cette étude et sa variabilité est importante du fait de son implication dans les activités trophiques, les activités métaboliques et les taux de croissance des organismes du MZP (Rose et Caron, 2007 ; Caron et Hutchins, 2012) et leur interaction dans le réseau trophique (Feng et al., 2009 ; Hare et al., 2007 ; Rose et al., 2009a) en synergie avec la salinité (Martinez, 1975). En revanche, la variabilité de la salinité a significativement augmenté surtout entre le printemps et l'automne (Fig. 5b). La fonte des glaces de mer et le ruissellement des eaux continentales en fin d'hiver (Fig. 5) a été le moteur principal de diminution de la salinité dans la couche de surface au printemps. Par conséquent, la stratification de la colonne d'eau conduit à l'accumulation de la biomasse du phytoplancton (Levasseur et collab., 1984 ; Le Fouest et collab., 2010 ; Mei, 2010). Enfin, l'étude du pH à cette station implique spécifiquement la couche de surface où le pH pourrait être influencé par les eaux profondes très acides (Feely et collab., 2010 ; Mucci et collab., 2011). C'est qui pourrait se passer avec la résurgence des masses d'eau profonde riches en CO₂ à la tête du Chenal Laurentien (Bruaux et collab., 2003). En effet, une diminution significative de pH de la couche de surface bien marqué entre le printemps et l'automne a été observée dans cette étude. Cependant, les pH moyens étaient proches du normal ($8,03 \pm 0,04$; $7,84 \pm 0,02$ et $7,91 \pm 0,03$ respectivement au printemps, en été et en automne) ce qui pourrait diminuer son influence sur la variabilité des espèces. La couches d'eau profonde acide, le mélange des marées, l'échange gazeux avec l'atmosphère, la respiration bactérienne et l'absorption du

CO₂ par le processus de photosynthèse sont autant de facteurs pouvant influencer le pH de la couche de surface du Saint-Laurent (Mucci et collab., 2017). D'ailleurs, durant le printemps le pH a été le plus élevé pouvant être relié à la consommation de CO₂ par le phytoplancton. D'après Mucci et collaborateurs dans une récente étude (2017), l'upwelling d'eau à partir de 100 m de profondeur de L'EMSL, ne diminuerait pas le pH au- Puisque de 7,75. Or, durant la période d'étude, le pH dans la couche de surface a montré de fortes fluctuations saisonnières (Fig. 5b) suite probablement aux processus respiratoires et photosynthétiques et en raison d'événements hydrographiques (Matson et collab., 2014). Il a été démontré que les fluctuations saisonnières et diurnes du pH des eaux côtières peuvent s'étendent de 7,5 à 9,6 (Macedo et collab., 2001, Hansen, 2002), et cela peut être relié aux floraisons du phytoplancton durant la période de croissance, où les niveaux de pH ont tendance à augmenter (Michael, 2016). Notre étude a démontré une variation saisonnière importante du pH des eaux de surface entre le printemps et l'automne avec une amplitude (0,16) supérieure à celle (0,08) qui a été observée récemment à court terme dans l'EMSL (Mucci et collab., 2017). Puisque la diminution du pH en milieu estuarienne est principalement attribuée à la dégradation microbienne in situ du carbone organique interne et externe et au transport latéral du carbone inorganique des rivières, des terres humides côtières et des eaux souterraines (Bauer et collab., 2013). Ceci est probablement ce qui a été observé en automne où le pH des eaux de surface a été le plus faible Figure 5c. Compte tenu que les pH observés ne sont pas assez acides nous verrons plus loin dans notre discussion si cela devrait avoir de conséquences sur la communauté.

2.5.2 Composition et distribution saisonnière du phytoplancton

Dans cette étude, l'accumulation maximale de biomasse exprimée par la Chl-*a* en fin du printemps (juin-juillet) a été marqué par des pics secondaires de biomasse en été et au printemps. Les concentrations maximales de Chl-*a* (fig. 5d) ont montré une correspondance avec les pics de biomasse de phytoplancton (fig. 7). Ces tendances, suivent un cycle typique des régions tempérées avec des blooms au printemps et en automne (Levasseur et collab., 1984). Cependant, aucune différence significative de la concentration de Chl-*a* entre saisons n'a été observée durant notre étude. Cela peut s'expliquer par la grande variabilité que montre le phytoplancton entre les échantillons. Néanmoins, nos résultats sont cohérents aux

observations précédemment rapportées dans l'estuaire du Saint-Laurent (Fig. 7) (Levasseur et collab., 1984 ; Starr, 2003 ; Plourde et collab., 2014). Cette biomasse a été surtout caractérisée par la dominance régulière des diatomées dans la communauté. Ces niveaux élevés de biomasse dans notre site d'étude peuvent être attribués aux conditions de lumière favorables coïncidant avec le développement de la pycnocline près de la surface (Nishino et collab., 2015), et à la fertilisation par éléments nutritifs provenant de l'upwelling à la tête du chenal Laurentien (Cyr et collab., 2015). Ceci explique pourquoi les eaux de l'estuaire maritime sont plus froides et plus riches en éléments nutritifs (Bruaux et collab., 2003) que les eaux du golfe. Cette haute productivité printanière est à l'origine de la prolifération d'abondance et de la biomasse des organismes herbivores du MZP en été (Fig. 7).

2.5.3 Composition et distribution saisonnière du MZP

La dynamique des hétérotrophes dans cette étude a été étroitement liée à l'accumulation de la biomasse phytoplanctonique conditionnée par le recyclage des nutriments et au contrôle top-down (Runge et collab., 2005). Bien que nous ne disposions pas de données suffisantes pour lier l'ensemble des relations du phytoplancton aux différents organismes herbivores, il est quand même intéressant de discuter de l'importance des organismes du MZP en tenant compte des connaissances de la dynamique des brouteurs dans l'EMSL et dans les milieux côtiers tempérés et d'hautes latitudes.

La biomasse maximale du MZP coïncidant avec le maximum d'abondance, a répondu plus à la floraison phytoplanctonique d'été que celle du printemps (fig. 7 et 8). Ceci peut s'expliquer par une forte prédation des organismes du mésozooplancton (Plourde, 2001) sur le MZP après la floraison du printemps. Néanmoins, la réponse de ces derniers a permis de souligner l'importance des différents groupes d'organismes du MZP dans l'EMSL numériquement qu'en proportion par rapport à la biomasse totale (Fig. 8). Ces groupes sont fortement dominés par les ciliés nus notamment les genres *Rimostrombidium* et *Strombidium*. Cette observation a été rapportée par une étude antérieure (Sime-Ngandol et collab., 1995). Dans cette étude, ces organismes en particulier, ont montré une réponse à la disponibilité de nourriture. Ces assemblages saisonniers de MZP observés dans notre étude présentent le même schéma général que celui décrit dans la plupart des systèmes estuariens tempérés (Löder et collab., 2012) avec deux pics d'abondance principaux succédant la floraison des

diatomées au printemps et en automne et un pic secondaire en été (Fig. 7). Néanmoins, un pic de MZP a été observé avant la floraison du printemps composé essentiellement d'organismes de dinoflagellé (84%). Les dinoflagellés hétérotrophes sont généralement liés à la disponibilité de grandes proies phytoplanctoniques (Löder, 2010), durant les floraisons de diatomées (Sherr et Sherr, 2007). Ceci est cohérent avec nos résultats puisque les diatomées ont contribué en moyenne à plus de 50% de l'abondance du phytoplancton durant les périodes d'accumulation de biomasse. Dans cette étude, le MZP a été dominé numériquement par les dinoflagellés. Ces organismes hétérotrophes constituent généralement une fraction variable mais souvent d'abondance élevée parmi les protistes du MZP (Sherr et Sherr, 2009). L'ensemble de ces observations suggèrent l'importance et la stabilité de la contribution des dinoflagellés à l'abondance du MZP dans nos résultats. Dans l'environnement naturel, cette importante contribution peut s'expliquer par ailleurs par l'alimentation sélective des copépodes sur les ciliés par rapport aux dinoflagellés (Calbet et Saiz, 2005 ; Sherr et Sherr, 2007).

La compréhension de la structure et la dynamique des réseaux alimentaires microbiens pélagiques suggèrent que les organismes de MZP pourraient constituer une ressource importante pour les métazoaires (Ohman, 1994). En effet, Castellani et collab. (2008) ont démontré une corrélation positive entre l'ingestion des copépodes et la biomasse du MZP, en raison d'une proportion plus grande de ciliés dans le régime des *Calanus finmarchicus* et *Oithona similis* par rapport aux dinoflagellés hétérotrophes. Dans cette étude à la suite de la succession du phytoplancton, les organismes du MZP, notamment les ciliés, ont répondu numériquement et rapidement à la disponibilité de la nourriture (Aberle et collab., 2007). Bien que l'abondance des ciliés soit inférieure aux dinoflagellés, leur biomasse a été fortement plus élevée durant toutes les saisons dans notre milieu d'étude. La biomasse globale de MZP, composée en moyenne saisonnière de 71% de ciliés, a varié de 6,6 à 24,6 $\mu\text{gC L}^{-1}$, de 9,8 à 109,7 $\mu\text{gC L}^{-1}$ et de 6,1 à 56,7 $\mu\text{gC L}^{-1}$ respectivement au printemps, en été et en automne (Fig. 8a). Or, la limite supérieure de la biomasse de MZP dans les systèmes marins trouvés à date est de 50-100 $\mu\text{gC L}^{-1}$ (Irigoien et collab., 2004 ; Sherr et Sherr, 2009) ce qui est cohérent à nos résultats compte tenu des sous-estimations de l'abondance réelle des ciliés en raison de leur conservation. Ceci peut être relié à la conservation dans le glutaraldéhyde, qui peut occasionner des pertes de 33,2% des ciliés par rapport à la

conservation au Lugol acide (Ohman, 1994). Nos résultats sont par conséquent cohérents aux observations de Sime-Ngandol et collab. (1995) dans la même zone d'étude, ainsi que ceux obtenus dans des systèmes estuariens similaires (Sun et collab., 2007). Cependant, en raison de rareté d'étude sur les ciliés dans l'estuaire du Saint-Laurent, l'importance de leur biomasse demeure dans la plupart des régions du Saint-Laurent peu documenté. Cependant, compte tenu de leur importance trophique, les ciliés constituent les proies préférées des copépodes durant le période de faible biomasse de phytoplancton (Ohman, 1994 ; Sherr et Sherr, 2009) et nécessaires à la synthèse lipidique des œufs des *Calanus finmarchicus* (Ohman, 1994). C'est pourquoi, dans cette zone de l'estuaire maritime, la reproduction des copépodes a été étroitement liée à l'abondance du MZP notamment les ciliés durant la floraison printanière du phytoplancton (Ohman, 1994 ; Plourde, 2001) observée dans cette étude. Cette importante contribution des ciliés à la biomasse du MZP appuie l'hypothèse de la fécondité élevée (Ohman, 1994) et la stabilité des stocks des copépodes (Sime-Ngando et collab., 1995) dans l'estuaire du Saint-Laurent. Par conséquent, le MZP joue un rôle clé dans les flux de carbone de l'écosystème de l'EMSL.

2.5.4 La relation de la communauté de MZP avec les paramètres environnementaux

Les études de mise en relation des paramètres de l'environnement du Saint-Laurent avec les communautés de MZP sont rares (Sime-Ngandol et collab., 1995). Dans les milieux estuariens, certains nombres de facteurs tels que la température, la salinité, le pH et les nutriments définissent le rôle du phytoplancton et par conséquent gouvernent la distribution, l'abondance et la composition des protistes hétérotrophes (Sanders, 1987 ; Dupuy et collab., 2011). C'est dans cette optique qu'on s'interroge sur les paramètres les plus susceptibles de varier la structure de la communauté du MZP dans l'estuaire du Saint-Laurent. Dans cette étude, les relations entre l'abondance de la communauté du MZP avec les facteurs environnementaux ont été résumées par l'analyse des redondances (RDA) (Legendre et Legendre, 1998). Malgré l'implication significativement de l'ensemble des variables environnementaux dans la variabilité temporelle des espèces de MZP, l'effet de la température ($F_{1, 14} = 2,14$; $p \leq 0,01$) a été le plus marqué. La plupart des espèces de ciliés et de dinoflagellés ont été fortement corrélées avec la température alors qu'une seule espèce de cilié a été liée au pH (Fig. 9). Tel que mis en évidence par le RDA, l'influence de la

température a été significative avec la distribution de la plupart des espèces de ciliés (*Rimostrombidium* spp., *Balanion* sp., *Strombidium* spp. etc.) et certaines espèces de dinoflagellés (*Ceratium* sp. et *Protoperidinium* sp., *Scrippsiella* sp.). Ceci est cohérent à plusieurs observations démontrant l'influence de la température à la croissance des organismes de MZP (Sherr et collab., 1988). En revanche, la communauté du MZP est soumise à variabilité significative du pH sur ce site d'étude englobant des pH moyen proches de la normale. Compte tenu que les pH observés ne sont pas assez acides cela devrait avoir des conséquences très modeste sur la communauté MZP. Ces observations ne permettent pas de mettre en évidence les conséquences du pH sur le MZP. En revanche, l'expérience en mésocosme permettra de donner un début de réponse à cette question.

2.6 CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Les impacts directs du changement climatique sur la composition taxonomique et les activités du MZP sont la somme des réponses physiologiques de ces espèces à divers paramètres chimiques et physiques, notamment la température, le pH et la salinité. Les conditions environnementales observées au cours de notre étude (mai – octobre) ont typiquement caractérisé le milieu de l'EMSL. Ces conditions ont entraîné des périodes de pré-bloom, bloom et post-bloom reflétant un réseau trophique qui évolue vers une plus grande prépondérance de ciliés hétérotrophes en termes de biomasse et de dinoflagellés hétérotrophes en termes d'abondance. Dans de telles conditions, les facteurs environnementaux (température et pH) ont joué un rôle significatif dans la variation saisonnière des communautés de MZP. De plus, cette étude a révélé la variation en surface d'une communauté de microzooplancton estuarienne plus soumise à la variation de la température qu'aux changements de pH. Ces deux facteurs ont eu des effets, mais la température semble être plus important. Ces résultats soulignent la nécessité d'une meilleure connaissance de la réponse de ces communautés de protistes par rapport à ces facteurs de stress dans la gamme prévue pour la fin du siècle. Ceci justifie la réalisation de notre expérience en mésocosmes sous contrôle de ces facteurs sur les communautés naturelles.

**CHAPITRE 3 : LES EFFETS DU CHANGEMENT DE LA
TEMPÉRATURE ET DU PH SUR LES ORGANISMES DU
MICROZOOPLANCTON : UNE EXPERIENCE EN
MÉSOCOSME**

RÉSUMÉ

Les effets combinés de l'acidification et du réchauffement sur les communautés du microzooplancton (MZP) et leurs conséquences sur ces organismes ont été étudiés à l'aide d'un système de mésocosmes remplis d'eau de l'estuaire du Saint-Laurent durant 18 jours en automne 2014. Deux régimes de température (10°C et 15°C) ont été combinés à une série décroissante de pH (8,0 ; 7,8 ; 7,6 ; 7,4 et 7,2) durant l'expérience.

La biomasse du phytoplancton a significativement augmenté avec la diminution du pH de nos mésocosmes. Nous présentons l'hypothèse soutenant que l'augmentation de la concentration alimentaire induite par la disponibilité accrue du CO₂, aurait donc stimulé indirectement la croissance des organismes du MZP, notamment dans les températures élevées. Une réponse numérique significative de la biomasse des organismes de MZP, notamment les ciliés du genre *Rimostrombidium* spp., a été mise en évidence sous l'effet de la température.

En outre, l'augmentation de la température aurait réduit le délai de la croissance maximale entre les organismes autotrophes et les organismes hétérotrophes de 1,6 jour par degré. Cet effet significatif à 15°C a favorisé la prolifération élevée de la biomasse des organismes de MZP en absence du contrôle top-down des copépodes.

Mots clefs : *Estuaire maritime du Saint-Laurent, Microzooplancton (MZP), Rimostrombidium, acidification, pH, température et mésocosme.*

ABSTRACT

The combined effects of acidification and warming on microzooplankton (MZP) communities and their consequences for these organisms were studied using a mesocosm system filled with water of the St. Lawrence Estuary during 18 days in autumn 2014. Two temperature regimes (10°C and 15°C) were combined with a decreasing pH series (8.0, 7.8, 7.6, 7.4 and 7.2) during the experiment.

The biomass of phytoplankton has significantly increased with the decrease of the pH in our mesocosms. We hypothesize that the increase in food availability induced by the increased CO₂ availability would have indirectly stimulated the growth of MZP, especially at high temperatures. A significant numerical response of the MZP biomass, particularly the ciliate *Rimostrombidium* spp., was observed under the effect of increased temperatures.

In addition, the effect of temperature would have reduced the time lapse between maximal growth of autotrophic organisms versus heterotrophic organisms by 1.6 days per degree. This significant effect at 15°C favored the high biomass proliferation of MZP organisms in the absence of top-down control by copepods.

Key words: *St. Lawrence Estuary*, *Microzooplankton* (MZP), *pH*, *temperature* and *mesocosm*.

3.1 INTRODUCTION

Pour la première fois depuis le début de l'ère industrielle, les concentrations de CO₂ dans l'atmosphère ont excédé 400 ppm (Le Quéré et collab., 2013) et ces concentrations sont supposées atteindre 1000 ppm d'ici la fin du siècle (Stocker, 2014). Ce gaz à effet de serre est le plus important en terme du volume injecté dans l'atmosphère par l'activité humaine, Il faut noter que les incidences associées à l'augmentation du CO₂ auraient pu être plus sévères, dès que ~30% de ces émissions ont été absorbés par les océans (Canadell et collab., 2007). Ce processus d'incorporation croissante du CO₂ dans l'océan a rendu les eaux de surface plus acides (Schulz et collab., 2013). Ce mécanisme communément dénommé « acidification des océans » (Stumm, 1996) est supposé s'accroître si les émissions continuent avec le même rythme qu'aujourd'hui (Alley et collab., 2007 ; IPCC et collab., 2014). L'augmentation des températures aura également un impact sur les océans, en affectant le régime lumineux de l'eau de surface et l'apport de nutriments provenant des couches plus profondes (Sarmiento et collab., 2004). Ces changements environnementaux ont des effets sur plusieurs niveaux du réseau trophique marin (Rost et collab., 2008).

De tels changements modifiant les conditions physico-chimiques affecteront le phytoplancton en général et certains processus en particulier les organismes à squelettes calcaires (Schulz et collab., 2007). Ils peuvent aussi altérer la productivité de plusieurs autres organismes avec une rétroaction sur les cycles biogéochimiques (Rost et collab., 2008). L'étude des effets de l'acidification sur les communautés du plancton ont fait l'objet de nombreuses recherches dans les écosystèmes océaniques, mais très peu se sont penchés sur son effet potentiel sur les organismes du microzooplancton (MZP) (Caron et Hutchins, 2012). L'étude d'impact de l'acidification sur ces organismes a vu le jour avec les premiers travaux de Broecker et collab. (2001). En raison de leur importance écologique, ces organismes intermédiaires jouent un rôle central dans le transfert du carbone vers les niveaux trophiques supérieurs (Lischka et collab., 2015). Cependant, il n'est toujours pas clair comment l'acidification affecte ces organismes, ni sur le phytoplancton ni sur l'interaction par la prédation (Suffrian et collab., 2008).

Néanmoins, les preuves d'effets directs de la diminution du pH sur ces organismes du MZP restent encore très limitées (Fu et collab., 2008 ; Suffrian et collab., 2008 ; Rose et collab.,

2009 ; Aberle et collab., 2013 ; Brussaard et collab., 2013). Malgré une forte tolérance physiologique au pH élevé (Pedersen et Hansen, 2003), des effets sur le pH interne et le potentiel membranaire sont fortement supposés avec la diminution du pH (Nielsen et collab., 2010). Récemment, Rossel et collab. (2012) et Löw-Decarie (2014) ont étudié l'effet indirect de l'acidification sur les organismes de MZP en raison du bénéfice qu'engendre l'augmentation du CO₂ dans la production et le changement de la composition du phytoplancton (Rossel et collab., 2012 ; Löw-Decarie, 2014).

La plupart des études d'impacts sur le MZP ont été obtenus en étudiant séparément l'acidification (Aberle et collab., 2013 ; Sala et collab., 2015) ou bien la température (Aberle et collab., 2007 ; Rose et Caron, 2007 ; Franze et Laventie, 2014), en considérant juste un nombre réduit d'espèces. Cependant, comme l'acidification et le réchauffement se produisent ensemble (Coello-Camba et collab., 2014), l'effet direct de la température sur l'activité trophique et l'activité métabolique du MZP (Rose et collab., 2008 ; Franze et Laventie, 2014) est suggéré d'être plus important que celui de l'acidification seule (Whittle, 2011). Les études combinant ces deux facteurs de stress sont encore plus rares (Rose et collab., 2009 ; Caron et Hutchins, 2012 ; Calbet et collab., 2014 ; Horn et collab., 2016). Ces résultats font état d'un taux de prédation et de l'abondance du MZP significativement plus élevés.

Nous rapportons ici la dynamique temporelle des communautés du phytoplancton et du MZP sous l'influence du réchauffement et de l'acidification dans les eaux de surface de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL) durant le printemps. Notre objectif est d'étudier si les changements de pH et de température prévus au 21^e siècle, affecteront la composition, l'abondance et la biomasse des espèces des communautés de plancton. Le but de cette étude en mésocosme enrichis en CO₂ a été de déterminer si le pH modifie de quelque façon les processus biologiques qui se produisent dans le système. En outre, déterminer l'effet de la température et la combinaison avec le pH sur ces organismes. Nous supposons que l'augmentation de l'acidification favorise la croissance et la disponibilité du phytoplancton. Nos hypothèses soutiennent que cela va conduire à (i) l'augmentation par voie indirecte de la biomasse du MZP dans nos mésocosmes, et (ii) l'effet de la température et son interaction avec l'acidification affectera positivement la croissance et la biomasse des MZP hétérotrophes.

3.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'approche scientifique de cette expérimentation s'est basée sur l'observation de l'évolution des communautés planctoniques des eaux de l'EMSL soumises expérimentalement à différents scénarios de réchauffement et d'acidification (pH).

3.2.1 Site d'étude et plan expérimental

La présente étude a été réalisée durant l'automne 2014 (28 septembre au 15 octobre), à la station aquicole de l'UQAR, située à 12 kilomètres de Rimouski (Canada). Les échantillons d'eau de surface (3-5m) ont été pompés au quai de Rimouski (48°26'N43.96"N ; 68°32'23.46"W) dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Les échantillons ont été transportés jusqu'au site d'expérimentation à l'aide d'une citerne à cuves en acier inoxydable préalablement nettoyées avec un détergent organique et rincées plusieurs fois avec de l'eau de mer fraîche. À la station aquicole de Pointe au Père (ISMER-UQAR), l'expérience a été réalisée dans un système de 10 mésocosmes avec un système de contrôle de la température, le pH et le mélange (*Aquabiotech*[®]) d'une capacité de 2,5 m³ chacun (pour plus de détails, voir Bénard et collab. (2018)). Ces 10 mésocosmes sont installés dans deux conteneurs standards de 12 m (cf. annexe 1). Tous les mésocosmes ont été remplis par gravité de façon homogène à partir d'un même réservoir pour s'assurer des mêmes conditions de départ (Moreau et collab., 2014). À l'entrée au réservoir, l'eau a été filtrée à l'aide d'un filet de 165 µm de maille afin d'éliminer les organismes du mésozooplancton (> 200 µm).

Le plan expérimental considéré dans cette étude comprenait deux traitements : pH et Température. Le traitement *pH* a été défini incluant 5 niveaux avec un pas de 0,2 unités de pH : pH 8 ; 7,8 ; 7,6 ; 7,4 et 7,2. Pour le cas du traitement *Température* nous avons considéré deux niveaux : 10°C et 15°C (Fig. 10). Le premier de ces niveaux correspond approximativement avec les conditions actuelles de température dans les eaux de surface du St-Laurent en été, tandis que le deuxième niveau est la température prédite d'ici 100 ans plus 2°C, considérée en tant que scénario extrême. Cette configuration expérimentale a été utilisée afin de permettre l'application d'un modèle de régression linéaire ainsi que d'établir des comparaisons à l'aide d'outils statistiques d'analyse de la variance comportant une régression (voir section Analyses statistiques).

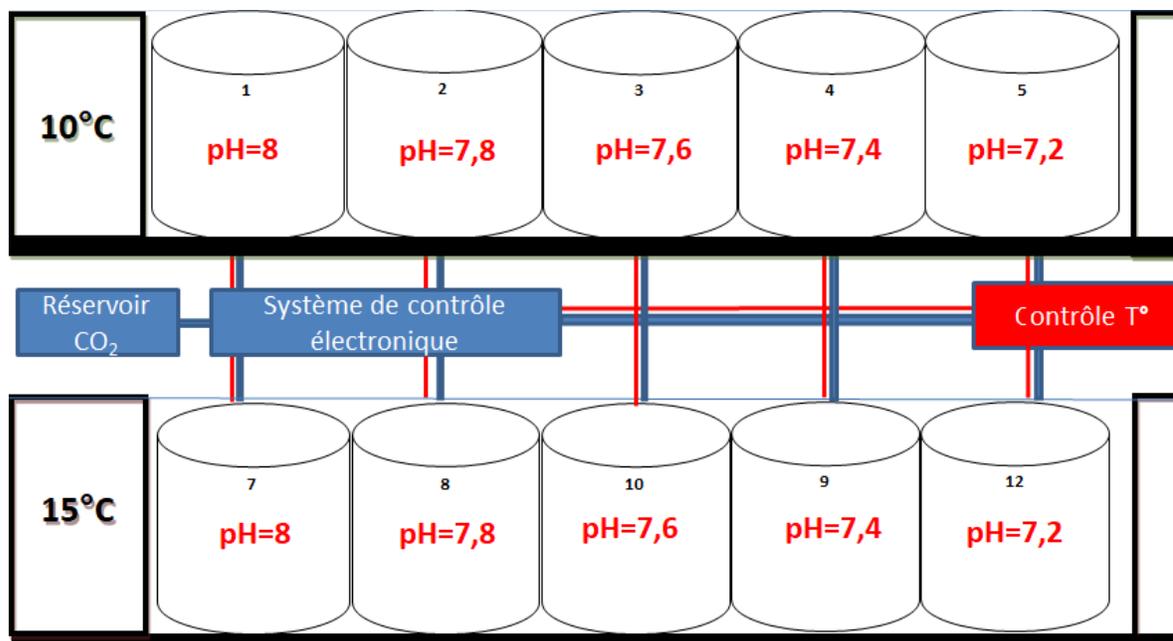


Figure 10: Protocole expérimental des mésocosmes

Les mésocosmes ont été exposés à la lumière naturelle à travers leurs couvercles en plastique transparent par-dessus permettant la transmission de 90% du rayonnement photosynthétiquement actif (RAP, 400-700 nm), 50-85% des UVB solaires (280-315 nm) et 85-90% des UVA (315-400 nm). Un dispositif d'hélice a permis d'homogénéiser la colonne d'eau à l'intérieur des mésocosmes afin de minimiser la sédimentation. La stabilité de l'acidité a été contrôlée le long de l'expérience avec des systèmes de contrôle automatisé (*Monitron*®, *Aquabiotech Inc.*) de pH (*Hach*, précision $\pm 0,02$ unité pH) à l'aide de capteurs immergés effectuant des enregistrements toutes les 15 minutes dans chaque mésocosme. Les niveaux de pH ont été contrôlés par écoulement d'eau de mer synthétique ($\text{NaCl} \geq 99\%$, *S5886 Sigma-Aldrich*) saturé en CO_2 , à l'aide des pompes péristaltiques connectées à un système de contrôle électronique. La manipulation du pH a été effectuée durant la nuit des jours 2 et 3, et le jour 3 a été le point de départ d'échantillonnage lorsque les niveaux de traitement appropriés ont été atteints dans tous les mésocosmes. Tel que suggéré par Dickson et collab. (2007), le pH a été régulièrement mesuré par spectrophotométrie. La valeur moyenne de pH a été de $7,64 \pm 0,02$ (NBS) dans l'ensemble des mésocosmes.

Les mesures du pH ont été couplées à un système de capteurs de température (*S-TMB-MOXX 12-Bit Temperature Smart Sensor*, précision $\pm 0,2^\circ\text{C}$) effectuant également des

enregistrements toutes les 15 minutes. La température était ajustée avec une résistance immergée (*Process Technology TTA1.8215*) et un système de réfrigération au glycol.

Enfin, à l'aide d'un capteur submersible (*Cyclops-7, 2100-000/2108-00*), les concentrations de Chl-*a* ont été régulièrement mesurées. En synthèse, chaque mésocosme était muni de capteurs de pH, de température et de Chl-*a* (Fig. 10).

3.2.2 Échantillonnage

L'échantillonnage a été effectué en utilisant des échantillonneurs d'eau intégrés avec des mesures de la température, du pH et de la Chl-*a* entre 8h et 9h du matin durant 18 jours. Au total, 216 échantillons ont été collectés dans des bidons (20 L) durant cette expérience et répartis en plusieurs sous-échantillons pour l'analyse du phytoplancton, du microzooplancton et des paramètres physico-chimiques de l'eau :

Des échantillons d'eau ont aussi été prélevés pour mesurer les paramètres biologiques et chimiques (Chl-*a*, nutriments, carbone organique particulaire ou COP).

- Des échantillons de 5 ml ont été fixés au glutaraldéhyde (concentration finale de 1%) puis stockés au froid (- 80°C) et à l'obscurité pour l'analyse par cytométrie en flux du phytoplancton (pico, nano, et microphytoplancton). Les détails de cette méthode sont décrits dans un article provenant de la même expérience (Bénard et collab., 2018).

- Des échantillons d'eau de 250 ml ont été fixés au Lugol (0,5 %) puis stockés à 4°C à l'obscurité pour l'analyse ultérieure par microscopie optique est inversée du MZP (Thronsdén, 1978).

- Pour la détermination de la chlorophylle-*a* (Chl-*a*), des sous-échantillons de 100 ml d'eau de mer ont été filtrés en duplicata sur des filtres en fibres de verre, *Whatman GF/F*. Les concentrations de la Chl-*a* ont été mesurées à l'aide d'un fluoromètre *Turner Designs 10-AU* après 18 à 24 h d'extraction dans 10 ml d'acétone 90% à 4°C et à l'obscurité (Parsons et collab., 1984).

- Le COP a été déterminé à partir de sous échantillons en duplicata de 250 ml à 500 ml d'eau de mer ont été filtrés sur des filtres *Whatman GF/F* (25 mm) pré-brûlés à 450°C durant

4 h. Par la suite, les filtres ont été conservés à -20°C jusqu'à analyse. Au laboratoire, les filtres ont été lyophilisés puis encapsulés dans des capsules en feuille d'étain. Les concentrations de carbone organique particulaire (COP) ont été mesurées à l'aide d'un système d'analyse élémentaire *COSTECH 4010*. Ce système est équipé d'une ébauche neutre auto-échantillonneur connectée au spectromètre de masse *DeltaPlus XP ThermoScientific*. Les normes ont été analysées sur chaque séquence des 36 échantillons ou moins et ont été pesées avec une microbalance *Mettler Toledo (Mx5 model, Dispersion Laboratory)*.

3.2.3 Traitement et identification du MZP

La composition taxonomique et l'abondance du MZP dans les échantillons fixés ont été effectuées avec la méthode Utermöhl (1958), révisée par Lund et collab. (1958), à l'aide d'un microscope inversé, *Olympus IX* au grossissement X200, après avoir sédimenté 100 ml d'échantillon dans des chambres de sédimentation *Hydrobios*. Les organismes ont été identifiés au niveau taxonomique le plus bas possible (espèce ou genre), avec une clé d'identification relative à la zone du Saint-Laurent (Bérard-Therriault, 1999). Approximativement, la totalité de la surface de la chambre de sédimentation a été analysée, réduisant au maximum l'erreur sur le comptage des espèces rares. Des images ont été prises des spécimens de chaque espèce en utilisant une caméra (5 méga pixels) attachée au microscope. Les dimensions linéaires des cellules ont été mesurées sur les images à l'aide de la règle du microscope. Le biovolume de chaque taxon a été calculé en supposant la forme géométrique la plus proche décrits par Hillebrand et collab. (1999) puis converti en biomasse de carbone en utilisant un facteur de conversion de 0,19 pour les ciliés (Putt et Stoecker, 1989), 0,553 pour les tintinnides (Verity et Langdon, 1984 ; Thompson et collab., 1999) et $0,760 \times \text{volume}^{0,819} \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3}$ pour les dinoflagellés (Stoecker, 1994). En outre, un analyseur d'image avec une cytométrie (FlowCAM^R) a été utilisé pour estimer le biovolume des taxa de *Rimostrombidium* spp. et *Strombidium* spp. à partir de l'analyse de 100ml d'échantillons vivants (Buskey et Hyatt, 2006). Le biovolume a ensuite été converti en biomasse de carbone en utilisant les facteurs de conversion de Putt et Stoecker (1989).

3.2.4 Estimation de la productivité et de la mortalité du phytoplancton durant la phase de croissance

La production nette journalière du phytoplancton a été estimée comme suit (Mei et collab., 2005) :

$$P = \text{TCN} * \frac{\text{RC/Chl-a}}{\text{RN/Chl-a}} \quad \text{Où}$$

P = Production primaire nette journalière ($\mu\text{gC.L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)

TCN = Taux de consommation du nitrate ($\mu\text{mol. L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$) durant la phase de croissance du phytoplancton

RC/Chl-a = Ratio COP /Chl-a ($\mu\text{g} / \mu\text{g}$)

RN/Chl-a = Ratio NOP/Chl-a ($\mu\text{g} / \mu\text{g}$)

Durant la phase de croissance du phytoplancton, la mortalité ou la perte du phytoplancton est supposée égale à l'ensemble des pertes incluant la prédation, la mortalité bactérienne et virale et la sédimentation. Or, la sédimentation est supposée négligeable (Mei et collab., 2005).

L'estimation de cette biomasse phytoplanctonique perdue a été réalisée par la différence entre la biomasse théorique (Q_c) estimée à partir de la consommation des nutriments et la biomasse observée ($B_{\text{cellulaire}}$).

3.2.5 Taux potentiel d'ingestion maximal du MZP

Les taux potentiels d'ingestion maximal (I_{max}) de carbone des organismes du MZP ont été calculés en utilisant l'équation allométrique donnée par Moloney et Field (1989) pour les organismes planctoniques et utilisés pour les organismes prédateurs par Vézina et collab. (1997) et Nozais et collab. (2001) comme suit :

$$I_{\text{max}} = 63 \cdot M^{-0,25} \cdot e^{[0,0693 * (T-20)] * B} \quad \text{Où}$$

I_{max} est le taux d'ingestion potentiel maximum ($\text{pg C L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)

63 ($\text{pg C}^{0,25} \text{d}^{-1}$), coefficient allométrique calculé par régression à partir de l'équation allométrique de Moloney et Field (1989) pour les organismes hétérotrophes et standardisé à la température de 20°C.

M est la biomasse d'un individu donné (pg C)

B est la biomasse de carbone du compartiment équivalent à la somme des biomasses des individus (pg C L⁻¹)

T est la température du mésocosme (en °C).

3.2.6 Analyses statistiques

Des analyses de régression linéaire ont été utilisées afin de tester la signifiante des corrélations des différentes variables mesurées avec la diminution du pH dans les mésocosmes exposés à 10 et 15°C. La signification des différences observées entre ces deux traitements a été vérifiée à l'aide d'une analyse de la covariance (ANCOVA) (Legendre et Legendre, 1998). Cette méthode a été recommandée spécifiquement pour les expériences en mésocosmes (Riebesell et collab., 2010). Les conditions d'application de ce type d'analyse ont été respectées (normalité et homogénéité de la variance), et toutes les analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel R (Version R-3.3.2) (Team, 2014).

NB : L'ensemble des paramètres utilisés dans ce chapitre (la biomasse totale intégrée (B_{TI}), la concentration de la Chl-*a*, la biomasse des MZP, la production nette journalière du phytoplancton (P) et le taux potentiel d'ingestion maximal (I_{max}) du MZP ont été obtenus en intégrant leurs valeurs partielles par la méthode d'intégration du trapèze entre les jours t_{-1} et t_n . La biomasse totale intégrale (B_{TI}), la concentration de la Chl-*a*, la biomasse des MZP ont été obtenues en considérant toute la période de l'expérience (18 jours) alors que la production nette journalière du phytoplancton (P) et le taux potentiel d'ingestion maximal (I_{max}) du MZP ont été obtenus en considérant seulement la période de croissance du phytoplancton (8 jours : t_0 à t_7)

3.3 RESULTATS

Après avoir atteint les valeurs cibles de pH durant les 3 premiers jours, les valeurs fixées du pH dans la colonne d'eau sont restées approximativement stables durant le reste de l'expérience (Fig. 11). Globalement, les valeurs de pH ont varié de 7,39 à 7,87 (NBS) dans les mésocosmes de 10°C et de 7,41 à 7,89 dans les mésocosme de 15°C.

Les températures moyennes ont été relativement constantes aux environ de 9,94°C ($\pm 0,21$) dans les mésocosmes de 10°C et aux environ de 14,94°C ($\pm 0,18$) dans les mésocosmes de 15°C durant l'expérience (Fig. 12).

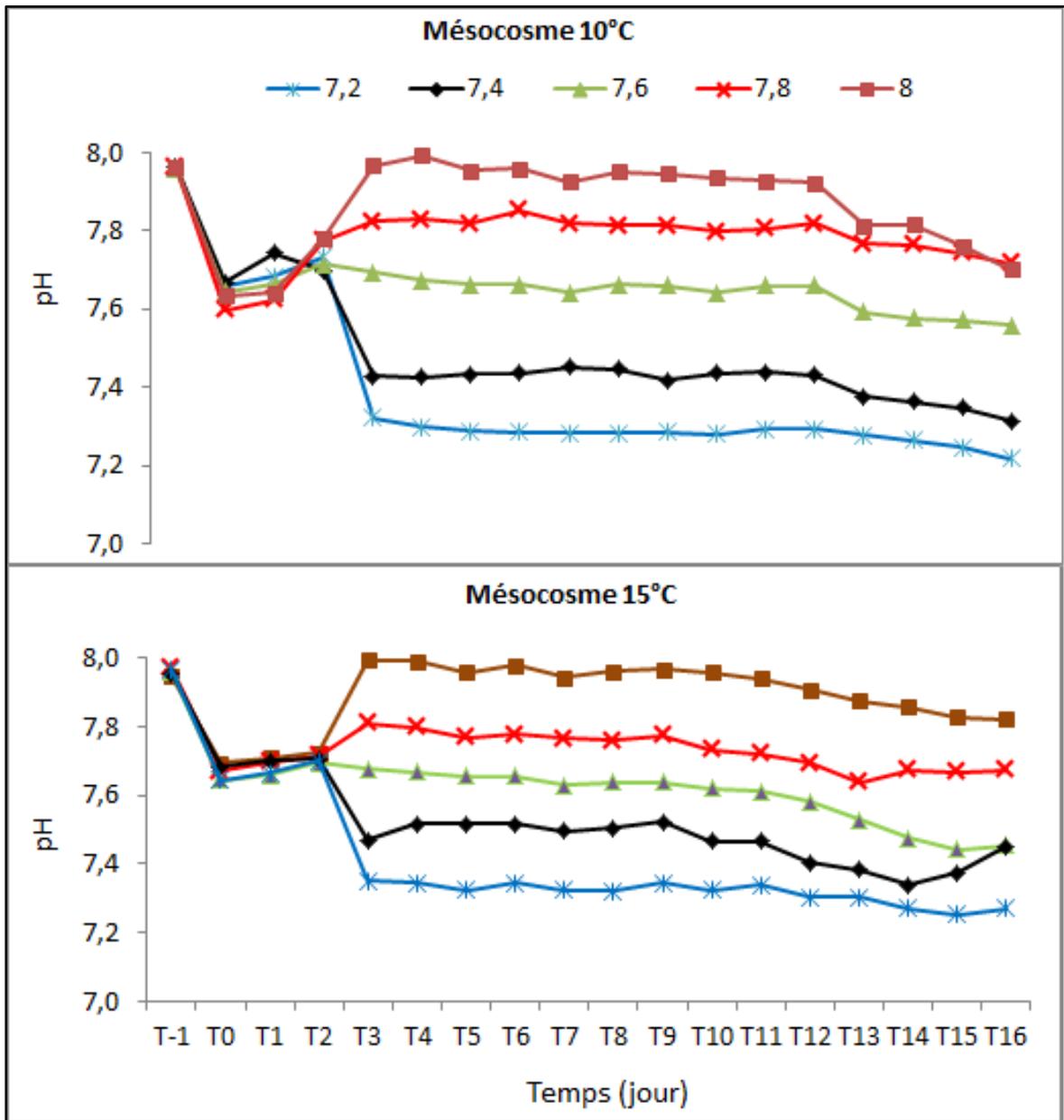


Figure 11: Variation du pH dans les mésocosmes à 10°C et 15°C

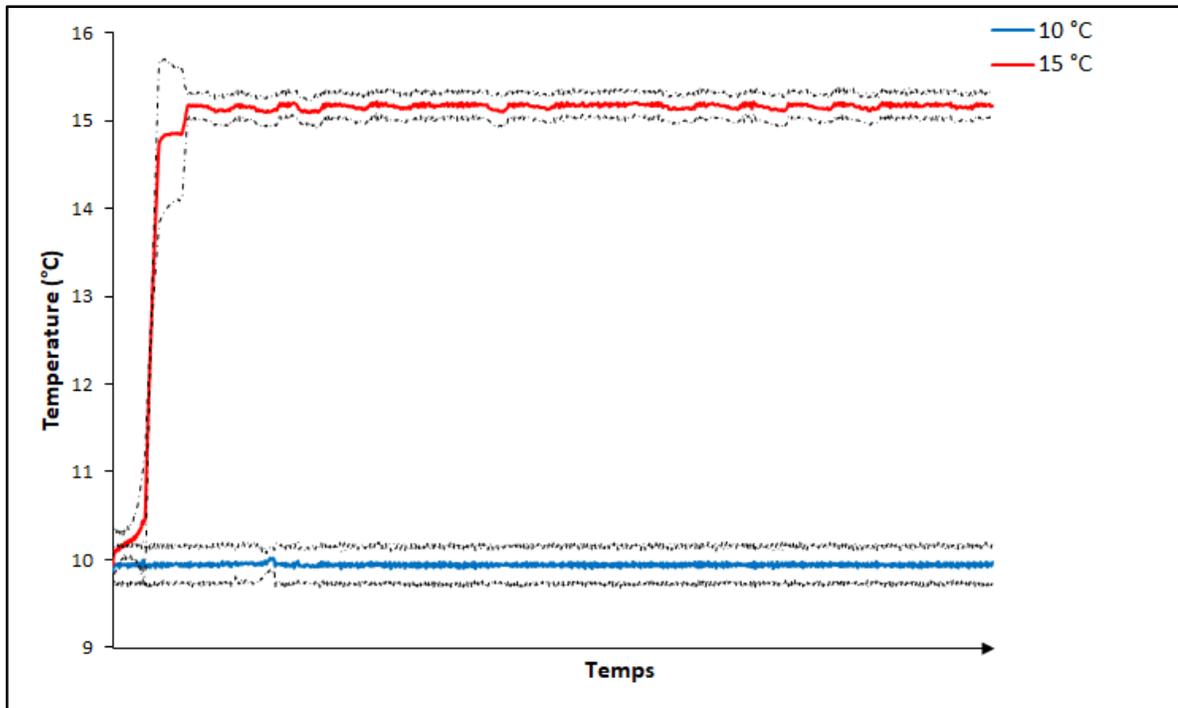


Figure 12: Variation des valeurs minimales et maximales des températures (ligne noire en pointillé) et la température moyenne à 10°C (ligne bleu) et la température à 15°C (ligne rouge) dans les mésocosmes

La figure 13 montre la variation temporelle de la Chl-*a* durant l'expérience dans l'ensemble des mésocosmes. Juste après le remplissage des mésocosmes, les concentrations de Chl-*a* ont rapidement augmenté en moyenne de 0,90 $\mu\text{g L}^{-1}$ au jour 0 pour atteindre les concentrations maximales autour de $26,48 \pm 0,89 \mu\text{g L}^{-1}$ au jour $8 \pm 0,6$ en moyenne dans les 10 mésocosmes.

Les concentrations maximales de Chl-*a* ont varié à 10°C de 21,42 à 29,37 $\mu\text{g L}^{-1}$ respectivement aux pH 7,6 et 8 et de 26,36 à 30,36 $\mu\text{g L}^{-1}$ respectivement aux pH 7,4 et 7,8 à 15°C. Dans le traitement des températures de 10°C, les concentrations de la Chl-*a* ont atteint leurs valeurs maximales aux jours 11, pour les pH 7,2 et 7,6 et durant le jour 8, pour les pH 7,4 et 8. Dans le traitement chaud (15°C), le pic de Chl-*a* a été atteint au jour 7 environ aux pH 7,6 et 7,8 et au jour 6 au pH 7,2 et 8 (Fig. 13).

L'analyse statistique de régression de la concentration maximale de Chl-*a* en fonction du pH a montré un effet significatif ($F_{1,6} = 7,48$; $p = 0,034$). La tendance globale est à la baisse dans les 2 températures entre le pH 8 et 7,2. Les concentrations maximales ont été observées

au pH 8 et au pH 7,8 respectivement à 10 et 15°C. Les pics de concentration de Chl-*a* ont été plus précoces dans les mésocosmes à 15°C, et l'effet de la température a été peu significatif ($F_{1;6} = 5,60$; $p = 0,056$). Aucune corrélation significative des régressions de la Chl-*a* maximale en fonction du pH n'a été observée pour les 2 niveaux de température.

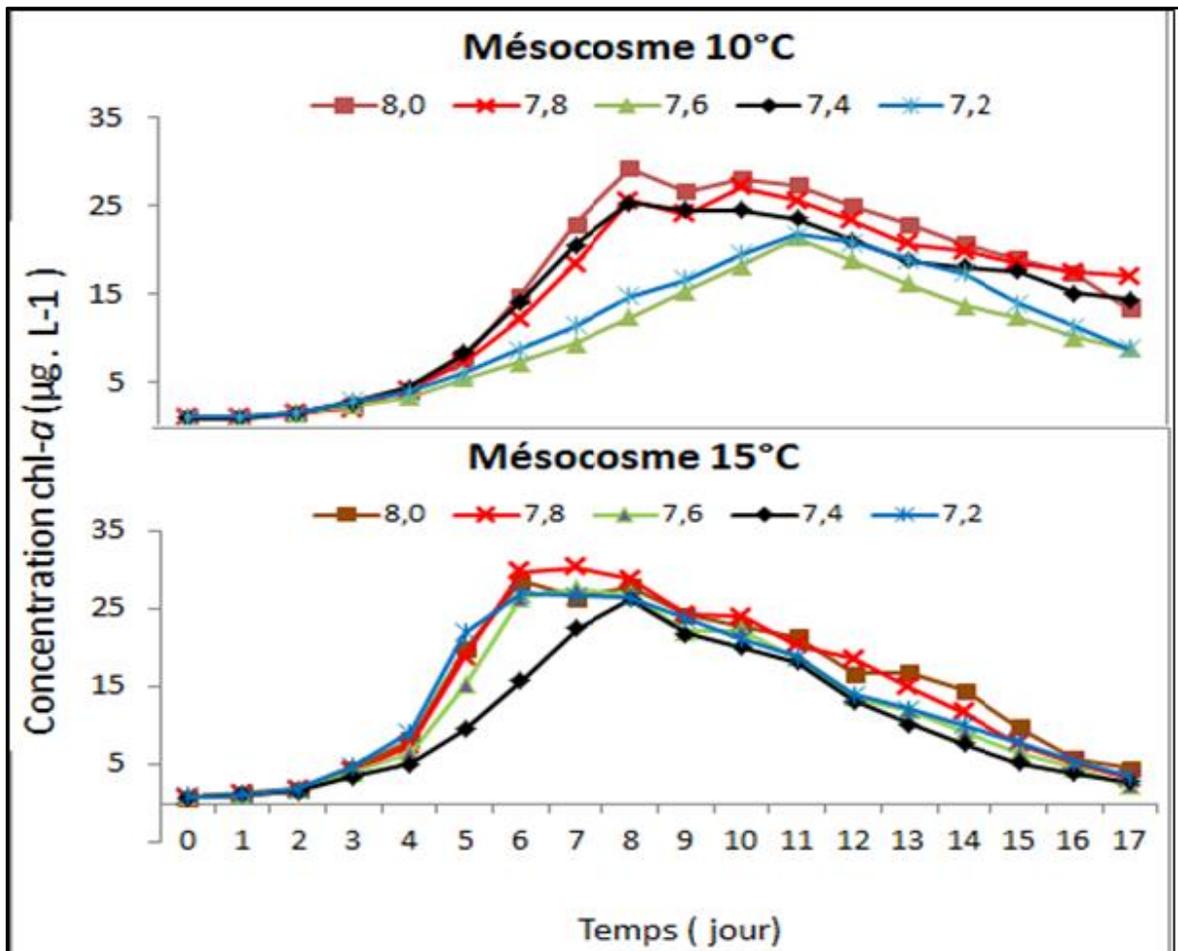


Figure 13: Variation temporelle de la Chl-*a* dans les mésocosmes à 10°C et 15°C pour les différents niveaux de pH

3.3.1 Réponses du phytoplancton et du microzooplancton à l'acidification et au réchauffement

La figure 14 montre la variation de la Chl-*a* et de la biomasse du MZP durant l'expérience dans l'ensemble des mésocosmes. En réponse aux blooms du phytoplancton, la biomasse intégrale totale (B_{IT}) du MZP a été très fluctuante, avec des pics nettement différents en

réponse aux 2 températures et aux différents pH. Par exemple au pH 7,2, la biomasse intégrée maximale (B_{\max}) a été de $152 \mu\text{gC L}^{-1}$ à 10°C et $517 \mu\text{gC L}^{-1}$ à 15°C , soit 3 fois plus importante. Au pH 7,4, la B_{\max} du MZP a été de 120 et $1000 \mu\text{gC L}^{-1}$ aux températures de 10°C et 15°C , respectivement, soit presque 10 fois de plus à 15°C . Au pH 7,6, la B_{\max} a été de $129 \mu\text{gC L}^{-1}$ à 10°C et $422 \mu\text{gC L}^{-1}$ à 15°C , soit 3 fois plus importante. Au pH 7,8, la B_{\max} a été de $54 \mu\text{gC L}^{-1}$ à 10°C et $428 \mu\text{gC L}^{-1}$ à 15°C , soit 8 fois plus importante. Globalement, le pic de la biomasse du MZP (B_{\max}) a été atteint au jour 15 dans la plupart des mésocosmes (Fig. 14).

L'analyse statistique a mis en évidence un effet significatif du moment (jour) de la concentration maximale de la Chl-*a* et de la concentration maximale de MZP ($F_{1,6} = 10,11$; $p = 0,019$). Cependant, la variation de la biomasse maximale de *Rimostrombidium* avec le temps (jour) n'a mis en évidence que l'effet de la température ($F_{1,6} = 6,46$; $p = 0,044$).

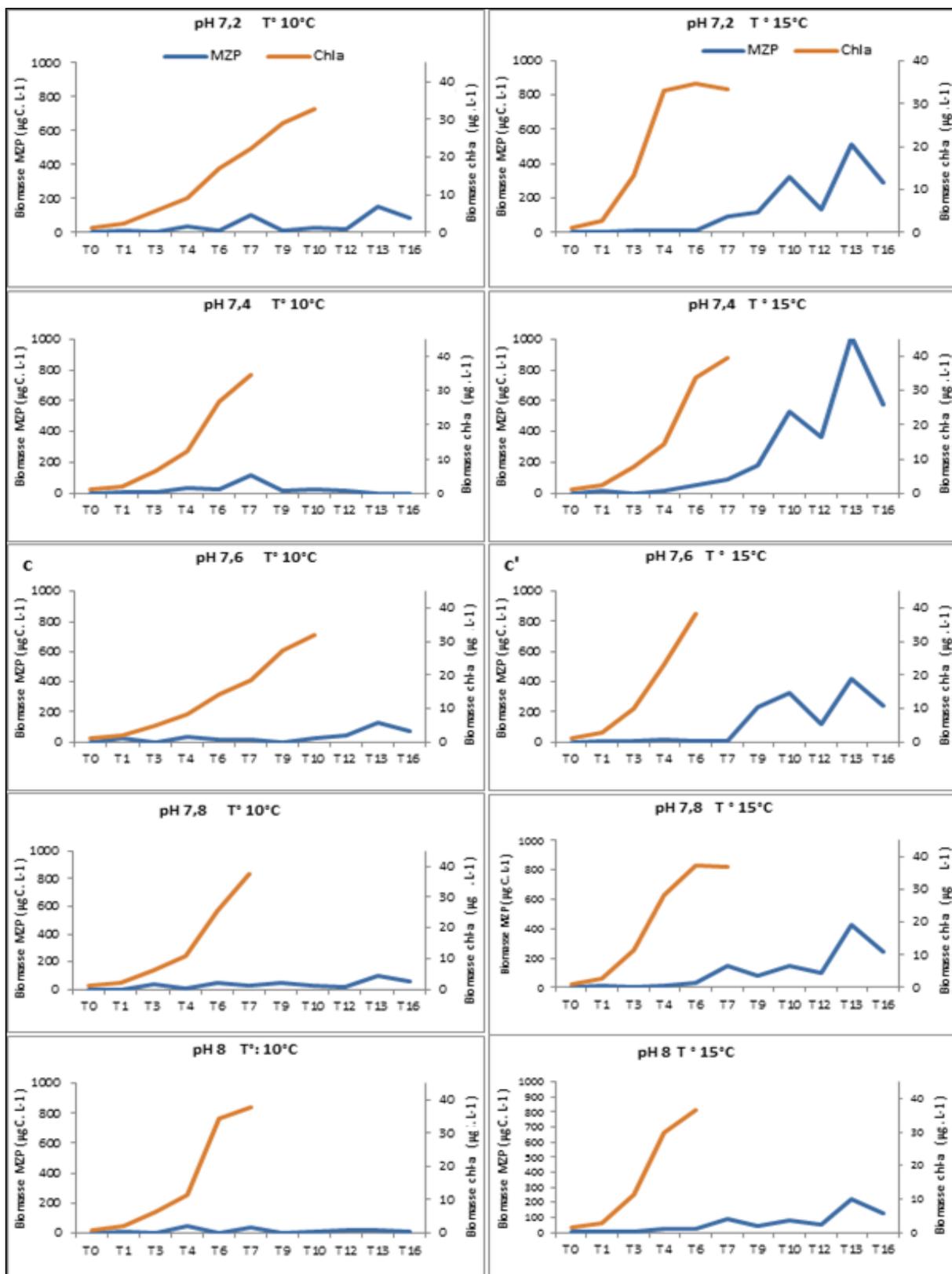


Figure 14: Variation de la concentration de Chl-a et de la biomasse totale intégrée du MZP durant l'expérience en mésocosme (jour 0 à 16) avec le pH et la température

3.3.2 Variation de la production et de la biomasse du phytoplancton avec la température et le pH

La production nette du carbone phytoplanctonique a été estimée durant la phase de croissance à partir de la consommation des nitrates. La production intégrée sur 6 jours, a varié de 900 à 3159 $\mu\text{gC L}^{-1}$ (moyenne = 2048 ± 339) à 10°C et de 861 à 3060 $\mu\text{gC L}^{-1}$ (moyenne = 2244 ± 411) à 15°C.

Durant la phase de croissance du phytoplancton (jour 0 à 6), une diminution significative ($F_{1;6} = 8,20$, $p = 0,028$) de la biomasse du phytoplancton avec le pH a été observée à partir d'analyse ANCOVA (Fig. 15).

Une tendance linéaire claire des droites de régression de la biomasse de phytoplancton en fonction du pH a été observée à 10 et à 15°C. Cependant, cette tendance n'a pas été pas significative ($F_{1;6} = 3,88$, $p = 0,07$).

La production normalisée par la biomasse est le rapport entre la production et la biomasse du phytoplancton (P/B_{phy}). Cette production normalisée a montré une augmentation avec la diminution du pH aux deux températures. Cette production normalisée a été significativement affectée par le pH ($F_{1;6} = 6,56$, $p = 0,042$). Malgré la présence d'une tendance claire, l'ajustement n'a été significatif qu'à 15°C ($R^2 = 0,87$, $p = 0,012$).

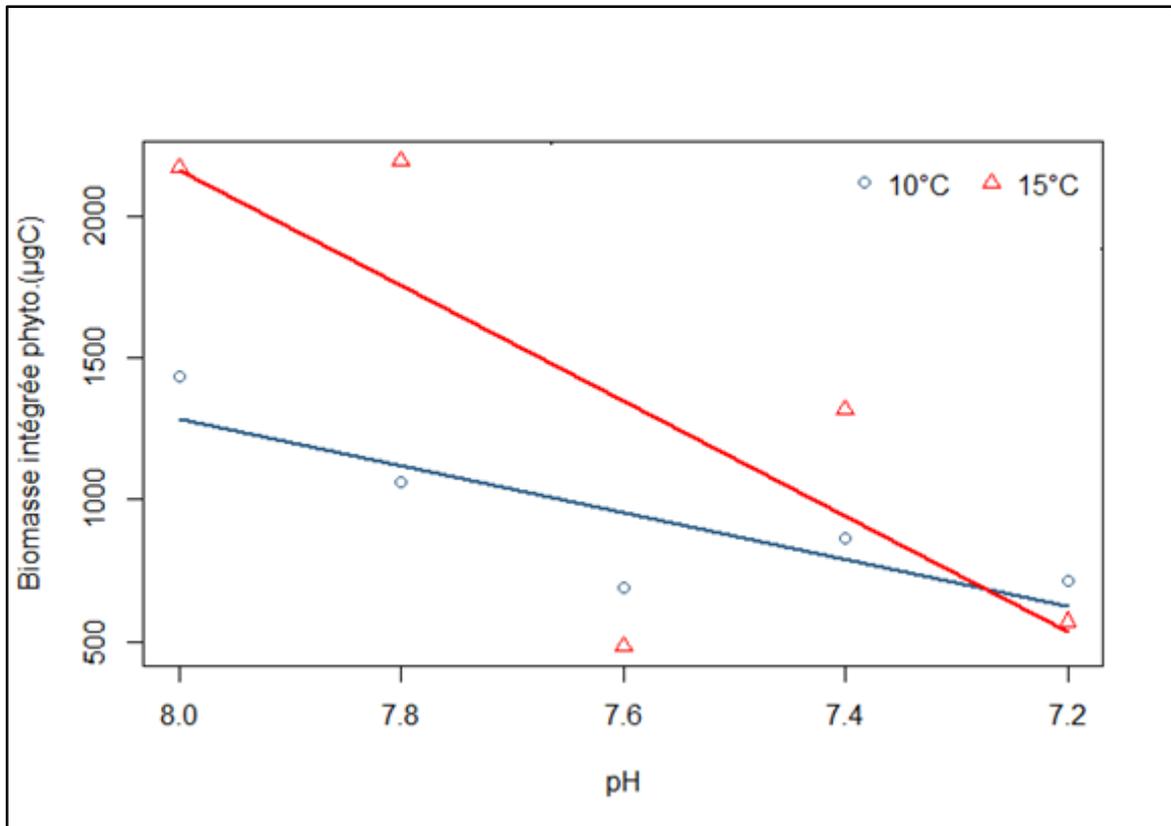


Figure 15: Variation de la biomasse intégrée du phytoplancton estimée par cytométrie durant la phase de croissance du phytoplancton de l'expérience (jour 0 à 6)

3.3.3 Composition, abondance et biomasse du microzooplancton

Durant l'expérience, 40 espèces de MZP ont été identifiées dans les mésocosmes. L'ensemble de ces espèces ont été répertoriées en 6 groupes différents (Fig. 16). Ces groupes avaient une différence mesurable dans la composition taxonomique de la communauté du MZP entre les différents traitements de pH et des températures. Le tableau 3 montre l'abondance et la biomasse intégrée des principaux groupes taxonomiques de MZP.

Tableau 3: Composition, abondance (Abond) et biomasse (Biom) totale intégrée du microzooplancton dans les mésocosmes durant 18 jours de l'expérience

Températures	Mésocosmes	pH	<i>Rimostrombidium</i> spp.		<i>Strombidium</i> spp.		Tintinnides		Autres ciliés		Dinoflagellés Sans thèque		Dinoflagellés à thèque	
			Abond	Biom.	Abond	Biom								
			10 ³ Individ. L ⁻¹	µgC L ⁻¹	10 ³ Individ. L ⁻¹	µgC L ⁻¹	10 ³ Individ. L ⁻¹	µgC L ⁻¹	10 ³ Individ. L ⁻¹	µgC L ⁻¹	10 ³ Individ. L ⁻¹	µgC L ⁻¹	10 ³ Individ. L ⁻¹	µgC L ⁻¹
10°C	M5	7,2	78,0	221	13,1	18	0,8	7	0,6	7	28,6	77	1,3	6
	M1	7,4	14,3	21	7,1	11	1,3	5	1,3	17	29,2	68	1,1	5
	M3	7,6	60,8	180	9,4	19	0,2	39	5,4	0	21,1	44	1,6	11
	M4	7,8	11,4	42	11,2	94	0,1	4	1,8	8	33,7	77	0,6	2
	M2	8	3,9	17	6,9	19	0,5	5	2,5	22	13,5	31	3,7	20
15°C	M8	7,2	205,2	924	89,0	328	0,9	67	7,8	13	23,7	54	2,9	29
	M7	7,4	323,6	1444	270,8	692	0,4	163	16,5	21	57,2	120	8,5	136
	M10	7,6	162,4	657	81,2	270	0,1	29	6,3	0	61,3	141	3,2	40
	M12	7,8	125,6	606	51,0	224	0,4	66	6,7	4	30,0	71	6,1	74
	M9	8	34,9	159	54,2	227	0,7	32	10,5	15	25,2	64	4,2	40

Les espèces de MZP observés dans cette étude ont été constituées par 4 principaux groupes de ciliés (*Rimostrombidium* spp., *Strombidium* spp., les tintinnides et autres ciliés (non identifiés) et 2 principaux groupes de dinoflagellés (avec et sans thèque).

Les ciliés des grandes tailles (l = 57-65µm) notamment les *Rimostrombidium* spp. (Fig. 17), ont initialement présenté une faible densité, mais ils ont rapidement augmenté dans tous les traitements. À part le pH 8, ce groupe d'espèce a contribué à +50% de la biomasse totale de MZP dans l'ensemble des pH à 15°C. La réponse des *Rimostrombidium* spp. à 10°C ne montre pas un patron clair. À 15°C, elles montrent une tendance à la diminution de biomasse dans les pH élevés (Tableau 3).

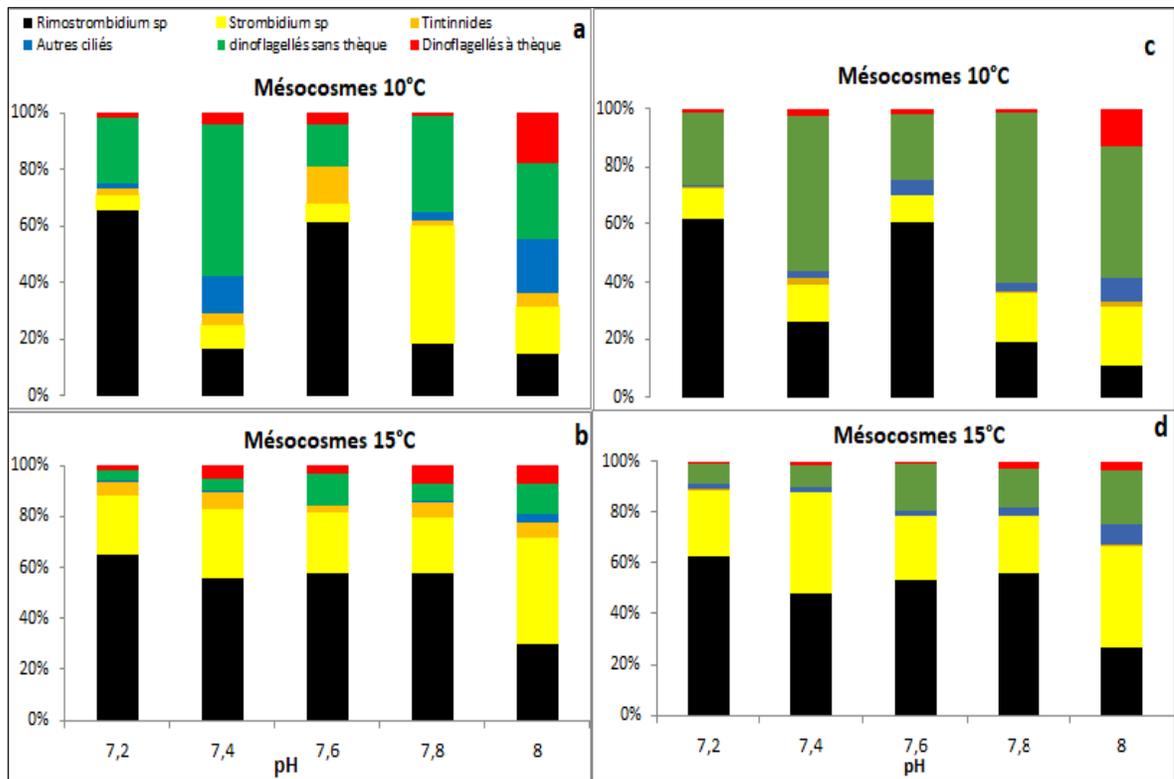


Figure 16: Contribution de la biomasse totale intégrée (a et b) et de l'abondance totale intégrée (c et d) durant l'expérience (jour 0 à 16) des 6 taxa de MZP par rapport au pH à 10 et 15°C

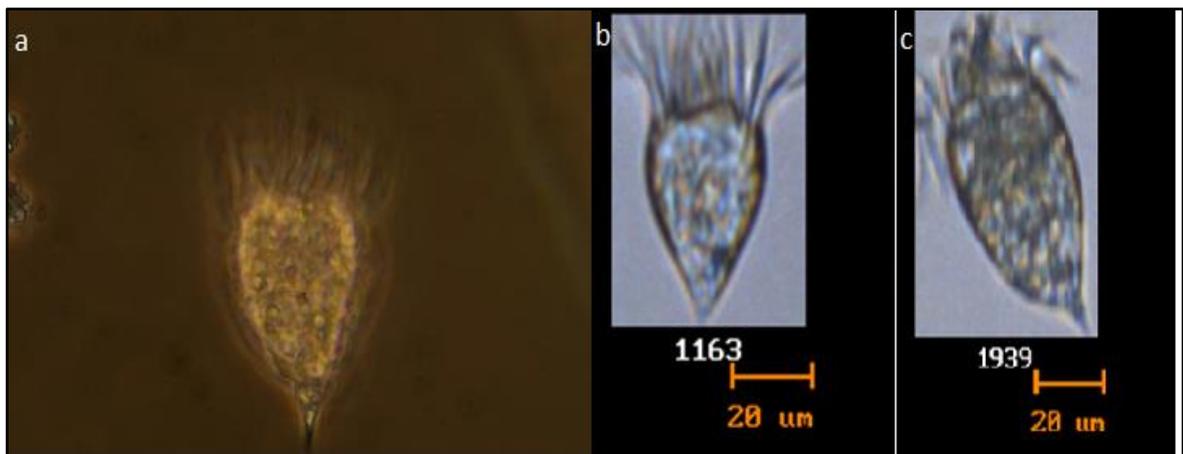


Figure 17: Rimostrombidium spp. observés au microscope (a) et au FlowCAM (b et c) durant l'expérience en mésocosmes.

À 10°C, la biomasse de ce groupe a été plus variable, avec une contribution de 66%, 17%, 61%, 19% et 15%, aux pH 7,2 ; 7,4 ; 7,6 ; 7,8 et 8, respectivement. La contribution moyenne minimale et maximale à l'abondance du MZP a été de 11% et 62% à 10°C et 27% et 62% à 15°C (Fig. 16c-d). Les ciliés du genre *Strombidium* spp. (30-52 µm) ont été le deuxième

taxon dominant la biomasse des organismes du MZP avec une contribution moyenne variant de 16% à 27% à la biomasse et de 14% à 31% à l'abondance respectivement à 10°C et 15°C. La réponse des *Strombidium* spp. à 10°C ne montre pas un patron clair, tandis qu'à 15°C il y a une tendance à l'augmentation vers le pH plus élevé.

Dans les différents traitements de pH et aux 2 températures, la contribution moyenne de la biomasse des dinoflagellés sans thèque a été plus importante (31% à 10°C et 8% à 15°C) que celle des dinoflagellés avec thèque (6 et 5% respectivement à 10 et 15°C) (Fig. 16). Globalement, les dinoflagellés ont eu une contribution numérique et en biomasse plus importante à 10°C, par rapport à 15°C.

À 10°C, la biomasse intégrée du MZP a varié de 68 à 252 $\mu\text{gC L}^{-1}$ respectivement au pH 8 et 7,2. En revanche à 15°C, cette biomasse a varié de 269 à 1236 $\mu\text{gC L}^{-1}$ respectivement aux pH 8 et 7,4. Globalement, une tendance à l'augmentation de la biomasse intégrée du MZP avec la diminution du pH a été observée durant les l'expérience à 10 et 15°C. L'analyse d'ANCOVA de la biomasse totale intégrée ont significativement augmenté avec la diminution du pH ($F_{1;6} = 7,65$; $p = 0,033$) et avec l'augmentation de la température ($F_{1;6} = 16,76$; $p < 0,01$) En revanche, la biomasse du MZP a augmenté de façon significative seulement avec la température ($F_{1;6} = 13,2638$; $p = 0,011$) (Fig. 18).

Ces tendances sont presque similaires avec celles de l'espèce dominante *Rimostrombidium* spp. où sa biomasse totale intégré au maximale du *Rimostrombidium* spp. a significativement augmenté avec la diminution du pH ($F_{1;6} = 6,06$; $p = 0,05$) et avec l'augmentation de la température et ($F_{1;6} = 14,79$, $p < 0,01$).

Enfin, aucun effet interactif entre ces deux facteurs, ni de corrélation significative avec le pH n'ont été observés pour l'ensemble des biomasses intégrée des différents compartiments du MZP dans les 2 températures. Aucun effet du pH ou de la température n'a aussi été observé sur la biomasse intégrée des dinoflagellés.

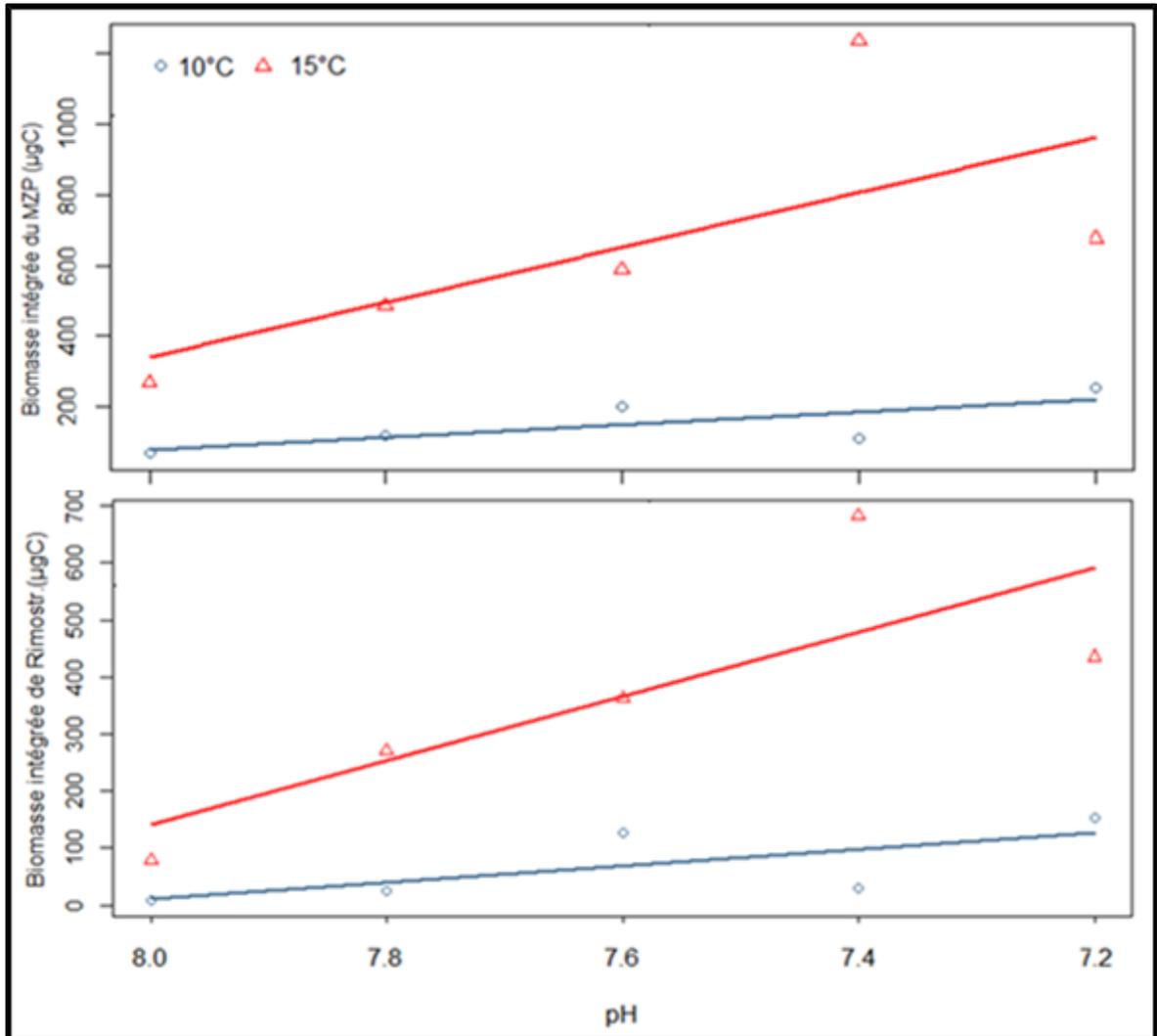


Figure 18: Variation de la biomasse totale intégrée du MZP et du Rimostrombidium spp. en fonction du pH pour les deux températures durant l'expérience (jour 0 à 16)

3.3.4 La mortalité du phytoplancton et le taux d'ingestion potentiel du MZP

La mortalité du phytoplancton a été estimée à partir de la différence du carbone théorique (Q_c) synthétisé (c.-à-d. production primaire nette) et de la biomasse du carbone mesurée des cellules phytoplanctoniques durant la phase de croissance (jour 0 à 6). Globalement, une tendance à la hausse de la mortalité ou de la perte de biomasse de phytoplancton a été observée avec la diminution du pH (Fig. 19). L'analyse ANCOVA a montré que la mortalité du phytoplancton a augmenté significativement avec la diminution du pH ($F_{1; 6} = 7,95$; $p = 0,03$; Fig. 19). Aucune interaction significative entre le facteur température et sa covariable (pH) n'a été trouvée ($F_{1; 6} = 0,021$; $p = 0,88$). Cependant, l'ajustement des droites de

régression entre le % de mortalité et le pH n'a été significatif qu'à 15°C ($F_{1,6} = 19,75$; $p = 0,021$; $R^2 = 0,82$).

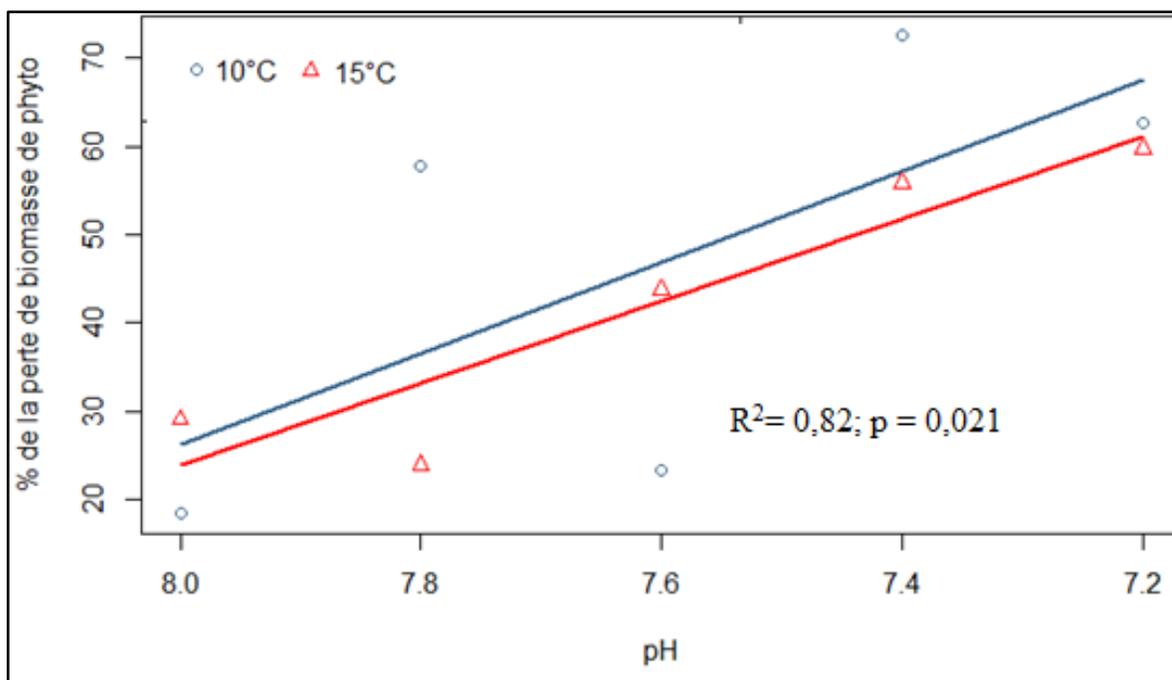


Figure 19: Variation du % de la mortalité intégrée du phytoplancton à 10°C et 15°C durant la phase de croissance (jour 0 à 6) du phytoplancton.

Nous avons également estimé l'impact potentiel d'ingestion du MZP sur le phytoplancton dans les différents mésocosmes à l'aide du modèle de Moloney et Field (1989) durant l'expérience (tableau 5). Le taux d'ingestion intégrés (I_{max}) durant la phase de croissance (jour 0 à 6) a varié de 7 à 50 $\mu\text{gC.L}^{-1}$. Le genre *Rimostrombidium* spp., a présenté le taux le plus élevé suivi par le genre *Strombidium* spp. Aucun effet du pH sur le taux d'ingestion n'a été observé, mais une tendance significative avec la température (ANCOVA, $F_{1,6} = 11,95$; $p = 0,013$; Fig. 20). L'ajustement de droite de régression à 15°C était significatif ($R^2 = 0,82$; $p = 0,02$).

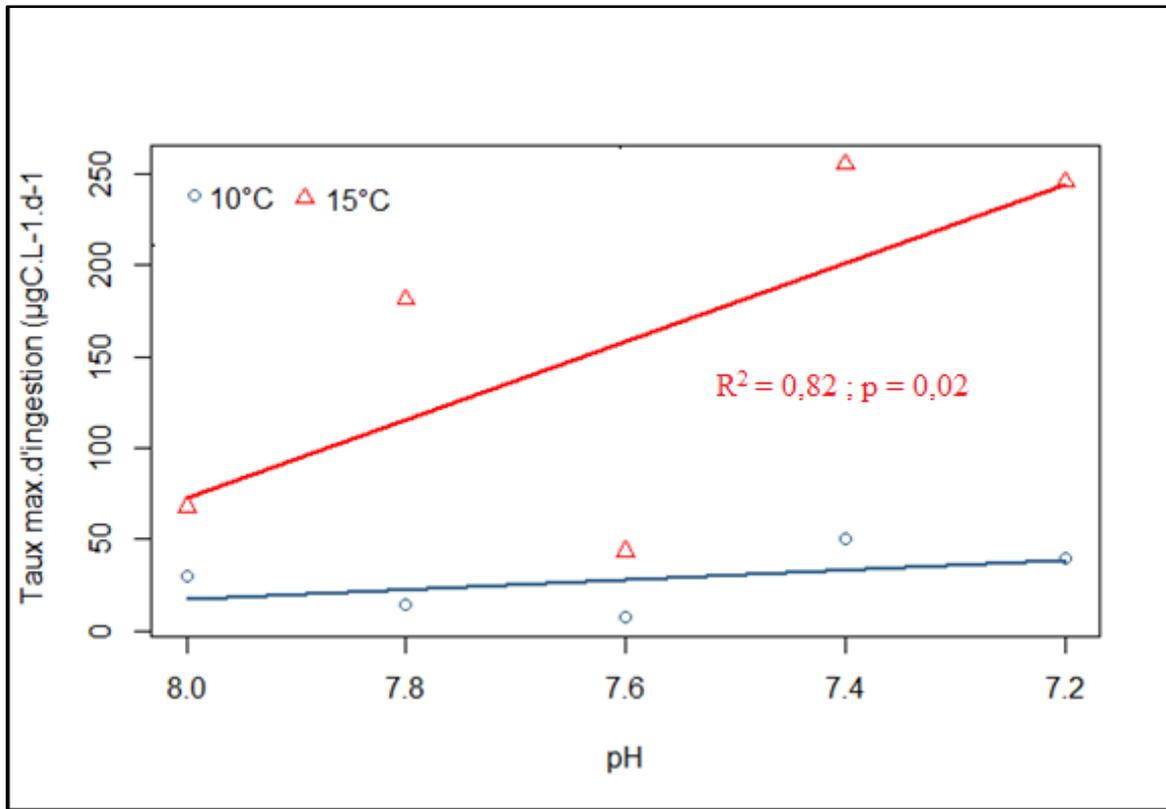


Figure 20: Variation du taux d'ingestion maximale du MZP durant la période de croissance du phytoplancton (jour 0 à 6)

La perte totale de biomasse de phytoplancton a été exprimée par le taux de perte de biomasse de phytoplancton (Tableau 5 : colonne 8) d'une part et par le taux des pertes partielles occasionnées par la prédation des organismes du MZP ou le taux prédation MZP (tableau 5 : colonne 5).

En revanche, les pertes de la production nette du phytoplancton due à la prédation du MZP (taux prédation MZP) ont été estimées entre 0,6% (pH 7,8) à 1,7% à 10°C et 2,2% (pH 8) à 17,3% (pH 7,2) à 15°C (tableau 4) durant la phase de croissance du phytoplancton.

Tableau 4: Production primaire nette (PPN) intégrée, taux d'ingestion potentiel maximum intégré, taux de prédation du MZP, biomasse estimée du phytoplancton, perte de biomasse intégrée du phytoplancton et taux de perte du phytoplancton durant la phase

Température	pH	Production Primaire Nette PPN	Taux d'ingestion potentiel max. I_{max}	Taux de broutage du MZP	Biomasse estimée du phytoplancton	Perte totale de biomasse de Phytoplancton	Taux de perte de biomasse Phytoplancton
°C		$\mu\text{gC.L}^{-1}$	$\mu\text{gC.L}^{-1}$	% en 6 jours	$\mu\text{gC.L}^{-1}$	$\mu\text{gC.L}^{-1}$	% en 6 jours
10	7,2	1912	39	2	730	1199	63
	7,4	3157	50	1,6	1216	2291	73
	7,6	900	7	0,8	598	209	23
	7,8	2512	14	0,6	950	1450	58
	8	1759	30	1,7	605	322	18
15	7,2	1420	245	17,3	1237	849	60
	7,4	2990	255	8,5	2013	1670	56
	7,6	861	44	5,1	2009	377	44
	7,8	2886	182	6,3	1716	691	24
	8	3060	68	2,2	2183	889	29

3.3.5 Interactions trophiques des communautés dans les conditions de réchauffement et d'acidification

La relation du taux d'ingestion maximum des organismes du MZP avec la perte de la biomasse du phytoplancton a montré des tendances à la hausse dans les 2 températures (Fig. 21). L'analyse statistique n'a montré aucun effet et l'ajustement des droites de cette relation n'a pas été significatif dans les 2 températures.

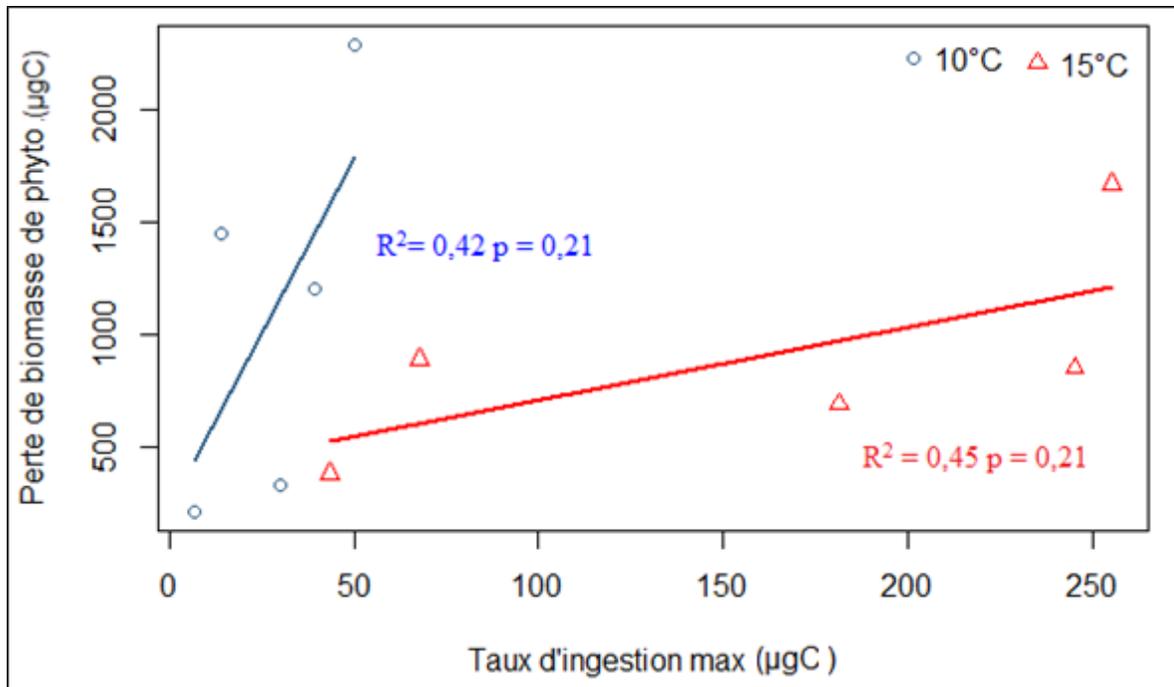


Figure 21: Perte de biomasse totale de phytoplancton en fonction du taux d'ingestion maximum du MZP durant la phase de croissance de l'expérience (jour 0 à 6)

3.4 DISCUSSION

La configuration de notre plan expérimental a permis la manipulation combinée de la température et du pH, permettant l'étude des effets de la simulation des scénarios actuels et futurs de ces variables sur une communauté planctoniques naturelle provenant du milieu estuarien tempéré froid. Cette première expérience du genre dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent avait pour objectif de comparer les effets de l'intégration des paramètres biologiques du MZP et leur interaction avec d'autres communautés (phytoplancton) par rapport au pH et à la température durant la période de croissance ainsi que de toute la période expérimentale.

3.4.1 Dynamique des autotrophes en réponse à l'acidification et au réchauffement

Les facteurs environnementaux, tels que le pH et la température, régulent la production primaire brute et les pertes de ce carbone fixé par photosynthèse. L'impact de l'acidification sur les organismes autotrophes a été, parfois, a provoqué des modifications du taux de

croissance brut alors que la dynamique globale du phytoplancton pourrait être expliquée par la combinaison de la croissance et des pertes de biomasse (Crawford et collab., 2017).

3.4.1.1 Effet de l'acidification

Les écosystèmes estuariens sont particulièrement vulnérables aux altérations liées à la variation du pH en raison d'un faible pouvoir tampon des eaux (Spilling et collab., 2016). En réponse à la diminution du pH, le taux de photosynthèse des organismes autotrophes augmente (Rossoll et collab., 2012 ; Low-Decarie, 2014), en raison d'une disponibilité accrue de CO₂ et de HCO⁻³ dans l'environnement (Rost et collab., 2008 ; Horn et collab., 2016). Une tendance linéaire significative ($F_{1;6} = 3,88$, $p = 0,07$) a été observé dans la variation du phytoplancton. Cette tendance saurait plus significative si ce n'est pas la particularité des données du pH 7,6 dans les 2 températures (Fig. 15).

La Chl-*a* dans nos mésocosmes n'a pas montré d'effet significatif en réponse à l'enrichissement en CO₂, en raison probablement d'un faible nombre de points. Cependant, la Chl-*a* a montré des valeurs plus élevées à 15°C par rapport aux mésocosmes à 10°C, grâce à l'abondance du nanophytoplancton (Bénard et collab., 2018). La dynamique temporelle globale de la communauté du phytoplancton dans cette expérience a été cohérente à celle observée dans d'autres études en mésocosmes dans des conditions presque similaires de la mer Baltique (Aberle et collab., 2013, Lischka et collab., 2015, Horn et collab., 2016). Durant la période de croissance, le rapport de la production nette versus la biomasse du phytoplancton ou une production normalisée, a montré une hausse significative avec la diminution du pH ($F_{1;6} = 6,56$, $p = 0,042$) (Fig. 22). L'augmentation de cette productivité a été associée à une diminution de la biomasse du phytoplancton (Fig. 15) en raison probablement de la prédation par les organismes du MZP. De même, nos résultats ont montré une augmentation de la chlorophylle normalisée par la biomasse du phytoplancton. On peut donc penser qu'il y a eu une adaptation physiologique du phytoplancton qui a été plus productif et avec des concentrations intracellulaires plus fortes en Chl-*a*.

3.4.1.2 Effet du réchauffement

Dans les mésocosmes à 15°C, les communautés ont montré des réponses rapides et claires de la Chl-*a* et de la biomasse intégrée du phytoplancton. En outre, l'évolution temporelle a

permis de mettre en évidence l'apparition précoce du bloom phytoplanctonique et l'intensité de la production (Fig. 13). Cependant, les résultats d'analyse de la concentration maximale de Chl-*a* n'a pas montré d'effet significatif de la température ($F_{1;6} = 0,056$; $p = 5,60$). Nos résultats peuvent être en accord avec l'étude de Lewandowska et collab. (2014) qui ont souligné qu'une réaction positive potentielle du phytoplancton au réchauffement est susceptible de se produire. Des observations similaires ont été rapportées récemment en mer Baltique (Paul et collab., 2015). En revanche, l'absence d'effet de la température sur la concentration maximale de Chl-*a* pourrait être en liaison avec l'hypothèse de renforcement de la prédation en température élevée, avec un effet contraire en diminuant la biomasse de phytoplancton. Puisqu' il est bien connu que la température stimule mieux les organismes hétérotrophes (la composition, la croissance, l'abondance et la biomasse) que les organismes autotrophes (Paul et collab., 2015). Ces résultats suggèrent la nature complexe des effets des facteurs (pH, température) et leur interaction dans le contrôle de la floraison du phytoplancton (Aberle et collab., 2015).

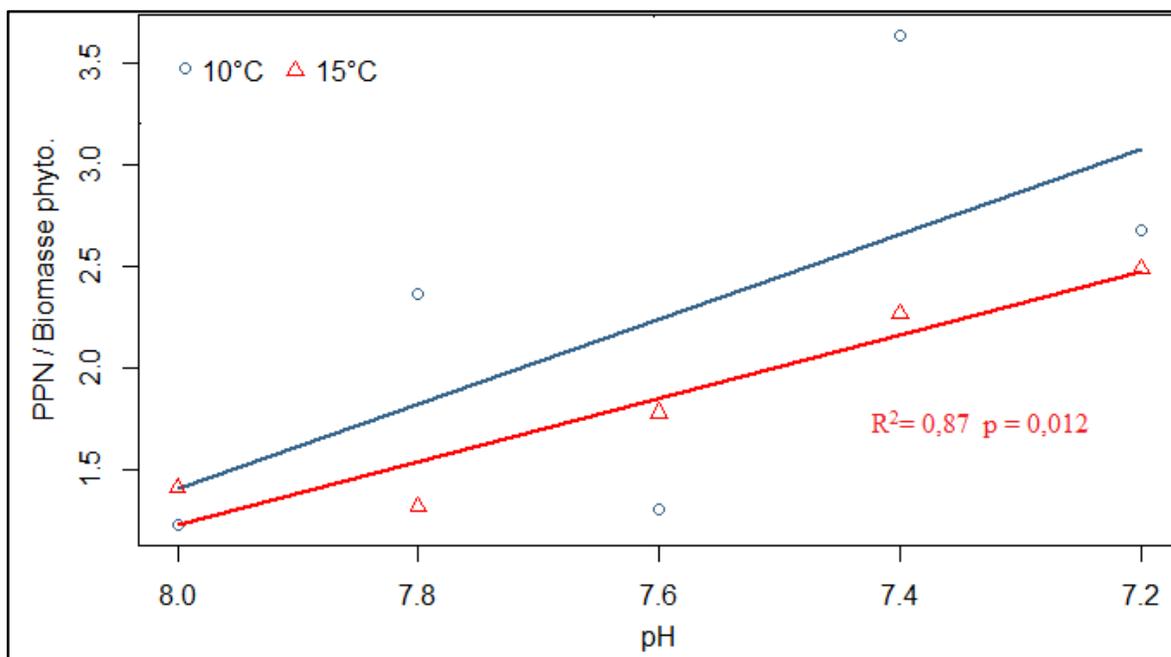


Figure 22: Variation du rapport de la production nette et de la biomasse du phytoplancton avec le pH à 10°C et 15°C durant la phase de croissance (jour 0 à 6)

3.4.2 Dynamique des hétérotrophes en réponse à l'acidification et au réchauffement

L'étude des protistes est souvent très délicate en raison des biais pouvant entacher l'identification des espèces et l'estimation des paramètres biologiques ce qui ne peut être exclus (Sherr et Sherr, 1993). Grace à leur position d'intermédiaire trophique, les organismes du MZP jouent un rôle majeur dans la consommation de la production de phytoplancton (60-75%) dans les milieux océaniques côtiers et ouverts (Landry et Calbet, 2004). Ils peuvent aussi constituer 30 - 70% de la ration alimentaire du mésozooplancton (Calbet et Landry, 2004, Liu et collab., 2005) et contribue substantiellement (70%) au cycle de la matière organique et des nutriments (Calbet et Saiz, 2005 ; McManus et Santoferrara, 2013).

3.4.2.1 Effet de l'acidification

Dans cette présente expérience ayant testée une large gamme de pH (8,0 à 7,2 et un intervalle de 0,2), les communautés hétérotrophes ont été dominées dans l'ensemble des traitements par les mêmes taxa de ciliés *Rimostrombidium* spp. et *Strombidium* spp. pendant toute la période d'incubation de l'expérience (Fig. 17). La contribution importante de ces espèces est en accord à celle trouvée par Aberle et collab. (2013) qui ont observé la dominance des ciliés de grande taille dans la communauté de microzooplancton côtier de l'Arctique. En outre, la succession d'abondance des organismes du MZP dans notre expérience s'accorde bien aux observations de l'expérience réalisée récemment sur les communautés côtières en mer Baltique (Lischka et collab., 2015).

Bien que les résultats de notre expérience n'aient pas mis en évidence l'effet direct de l'augmentation de la biomasse totale intégrée des organismes du MZP avec la diminution du pH, un effet significatif ($F_{1;6} = 7,65$; $p = 0,033$) sur un des taxa les plus fréquents, *Rimostrombidium* spp. a pu être observé qui suggère que les effets globale ont été très modestes. En effet, les effets de l'acidification sur ces organismes hétérotrophes ont été très variables suite aux premiers travaux de Broecker et collab. (2001). Jusqu'à présent, la plupart des études examinant l'acidification sur l'abondance et / ou le broutage du MZP ont montré peu ou pas d'effet direct (Suffrian et al., 2008 ; Rose et al., 2009 ; Aberle et al., 2013 ; Calbet et collab., 2014 ; Brussaard et collab., 2013). Néanmoins, nous suggérons l'implication d'effet indirect en raison de l'augmentation significative du ratio production et de la biomasse du phytoplancton ($F_{1;6} = 6,56$, $p = 0,042$) et la diminution significative de la biomasse du

phytoplancton avec la diminution du pH ($F_{1;6} = 8,20$, $p = 0,028$) (Fig. 15) durant la période de croissance des algues. Certaines études physiologiques en laboratoire ont mis en évidence des effets négatifs directs. Ces auteurs ont attribué la sensibilité des organismes du MZP à l'acidification par la combinaison d'effets directs et indirects (Rose et collab., 2009). D'autres auteurs cependant l'attribuent plutôt à des effets physiologiques qui pourraient conduire à des modifications du pH intracellulaire, des potentiels membranaires et des activités enzymatiques (Fabry et collab., 2008 ; Nielsen et collab., 2010 ; Falkowski et collab., 2011). Cependant, il n'y a pas de données physiologiques de cette expérience suggérant pourquoi le *Rimostrombidium* spp. serait positivement affecté par la diminution du pH. Selon plusieurs études antérieures qui ont indiqué des effets négatifs du pH sur la croissance et la biomasse des ciliés hétérotrophes soit avec des pH très élevée (7,6-9) (Pedersen et Hansen, 2003), des pH très faibles (6,3) (Nielsen et collab., 2012) et des pH à intervalle étroite (8,15 à 7,7) (Calbet et collab., 2014). Ceci est cohérent avec nos résultats dans la mesure où aucun effet de pH claire sur les organismes de MZP n'a été observé par notre analyse (pH = 8 à 7,2). Ainsi, l'effet indirect du pH sur la biomasse du *Rimostrombidium* spp. serait la plus probable dans cette étude. Ces résultats confirment la robustesse des organismes du MZP par rapport aux concentrations élevées de CO₂ (Lischka et collab., 2015).

3.4.2.2 Effet du réchauffement

La biomasse intégrale des communautés hétérotrophes de MZP dans les mésocosmes à température élevée (15°C) a été plus importante que dans les mésocosmes de 10°C, avec une biomasse multipliée à des facteurs >3 dans tous les traitements (Fig. 14). Ces résultats sont appuyés par l'augmentation très significatif de la biomasse intégrale avec la température pour le MZP ($F_{1;6} = 13,2638$; $p = 0,011$) et ses principaux taxa, *Rimostrombidium* spp. ($F_{1,6} = 16,76$; $p = p \leq 0,01$) et *Strombidium* spp. ($F_{1,6} = 9,0499$; $p = 0,024$) (Fig. 17). En outre, un effet significatif de la température ($F_{1,6} = 6,46$; $p = 0,044$) de la biomasse maximale de *Rimostrombidium* spp. a été observé avec le moment du maximum de biomasse (jour) durant l'expérience. La réponse de ces organismes hétérotrophes à la l'augmentation de la température est basée sur leur dépendance aux processus biochimiques de leur métabolisme (Bernacchi et collab., 2001 ; Horn et collab., 2016). Puisque les réactions physiologiques s'intensifient avec la température chez presque toutes les espèces vivantes (Paul et collab., 2015), nos résultats sont cohérents aux observations de Horn et collab. (2016) dans les eaux

tempérées de la mer Baltique. Par conséquent, l'hypothèse qu'il existe un effet positif de la température sur la biomasse du MZP a été confirmé.

3.4.3 Effet combinée du pH et la température

Dans la combinaison de ces deux facteurs (température et pH), aucun effet interactif sur les organismes du MZP n'a été mis en évidence. En effet, les réponses des organismes du MZP par rapport à l'acidification sont compliquées en raison des effets indirects plausibles des autres organismes avec lesquels ils interagissent (Poore et collab., 2013). Suffrian et collab. (2008) et Rose et collab. (2009) ont suggéré que le pH n'exerce aucune influence directe sur le MZP. Cependant l'action combinée du pH avec la température peut induire des changements dans la communauté du phytoplancton qui aurait peut-être influencé la communauté du MZP. Ainsi, la biomasse totale du MZP dans notre expérience n'a pas augmentation significative avec la diminution du pH. Néanmoins, la biomasse du phytoplancton a significativement diminué en raison probablement de la forte prédation par le MZP compte tenu de la disponibilité alimentaire croissante des autotrophes. Ces résultats peuvent être en accord avec ceux de plusieurs auteurs qui ont avancé l'hypothèse d'effets indirects des organismes du MZP avec le changement de composition et de la biomasse du phytoplancton en condition acide (Feng et collab., 2009 ; Rossoll et collab., 2012 ; Horn et collab., 2016 ; Brussaard et collab., 2013) ou d'effet antagoniste. En conclusion, notre étude n'a pas révélé d'effet direct claire du pH sur la composition de la communauté du MZP malgré l'augmentation de la biomasse avec le pH. Par conséquent, nos résultats suggèrent plus des effets antagonistes entre l'augmentation de la température et la diminution du pH. Ce qui appuie l'hypothèse 1, affirmant l'effet indirect du pH sur l'augmentation de la biomasse du MZP.

3.4.4 Interactions trophiques des communautés dans les conditions d'acidification et de réchauffement

L'interaction du réchauffement et de l'acidification sur la réduction du délai n'est pas toujours évidente à mettre en évidence. Cependant, sous l'effet de la température, notre étude a démontré une réduction claire du délai entre les pics de floraison des communautés autotrophes et hétérotrophes de 1,6 jour / °C. Ces résultats sont cohérents aux récents travaux

de Horn et collab. (2016) sur les communautés planctoniques d'automne de la mer Baltique où la température a permis d'accélérer la croissance du MZP de 2,5 jours par degré et de 1 jour par degré (°C) chez les phytoplanctons (Lewandowska et Sommer, 2010).

Comme il est bien connu, les MZP consomment efficacement plusieurs variétés de petites cellules de pico et nanoplancton (Bernard et Rassoulzadegan, 1993 ; Sherr et Sherr, 1994 ; Jürgens et collab., 1996). Dans cette expérience, la biomasse de ces organismes de MZP a profité d'une part, de l'accumulation de la biomasse importante des cellules dans la fraction du nanophytoplancton dans nos mésocosmes (Bénard et collab., 2018) et d'autre part, de l'absence du contrôle top-down par les copépodes (Saiz et Calbet, 2010 ; Franze et Modigh, 2013). L'exclusion initiale du mésozooplancton de nos mésocosmes pourrait être à l'origine de certains aux organismes du MZP :

- En plus de l'élargissement du spectre alimentaire et l'augmentation de la quantité de nourriture disponible (Aberle et collab., 2015), ces organismes peuvent réagir plus rapidement à la disponibilité de proies en raison de l'absence de compétition sur la ressource des copépodes avec les ciliés (Löder, 2010) et les dinoflagellés hétérotrophes sur les diatomées (Sherr et Sherr, 2007 ; Calbet, 2008).

- Changement dans la composition du MZP en faveur des espèces de grande taille en raison de la prédation inter espèce (Stoecker et collab., 1984 ; Dolan, 1991 ; Dupuy et collab., 2011). Cela peut suggérer l'importance de la contribution des espèces de grande taille (*Rimostrombidium* spp. et *Strombidium* spp.) dans la biomasse du MZP et la rareté des espèces de petites tailles (ciliés < 30 µm) dans nos mésocosmes.

- La stabilité de la biomasse des dinoflagellés, puisqu'il n'y a pas de compétition alimentaire entre les ciliés et les dinoflagellés (Grattepanche et collab., 2011) et l'absence des copépodes réduit la pression de prédation sur les dinoflagellés (Sommer et collab., 2005).

Naturellement, la croissance du phytoplancton est extrinsèquement affectée par des processus de perte tels que la mortalité par prédation, la lyse virale, la sénescence et la sédimentation et l'advection (Reynolds, 1998), le parasitisme (Kagami et collab., 2007). Selon le pH, la mortalité totale du phytoplancton a été très importante durant la phase de croissance où la prédation des organismes du MZP n'était pas le facteur de perte dominant

de la communauté autotrophe (Fig. 13). En effet, le taux de prédation du MZP a été très faible notamment à 10°C. Cela suggère que les autres facteurs (lyse viral) peuvent avoir plus contribué à la perte de biomasse du phytoplancton (Lønborg et collab., 2013 ; Crawford et collab., 2017). D'autres auteurs, ont signalé dans ce couplage étroit entre autotrophes et hétérotrophes, une prédation importante par les bactéries ou les flagellés hétérotrophes avoisinant jusqu'à 35% de la production primaire nette totale (Kuosa et Kivi, 1989). Des taux plus importants ont été rapportés dans des écosystèmes côtiers et estuariens (47,3 à 78,7%) par Calbet et Landry (2004) et par Grattepanche et collab. (2011) (24 à 77%). Cependant, ces auteurs ont attribué ces pourcentages à la prédation élevée des ciliés sur les petites cellules de phytoplancton et des nanoflagellés.

3.5 CONCLUSION

En raison des changements importants de la variation inter saisonnière des facteurs environnementaux et de la rareté des données sur l'impact de l'acidification dans les eaux estuariennes, les résultats présentés ici permettent de mieux comprendre l'impact de l'augmentation de la température et la diminution du pH projetées sur les organismes du MZP. La présente étude a révélé une communauté de MZP estuarienne non affectée par la diminution de pH dans la plage de pH attendue pour le siècle prochain. Malgré, l'effet significatif de la température sur l'ensemble des paramètres biologique, aucun effet interactif significatif de ces facteurs de stress n'a été observé aussi bien sur les organismes autotrophes qu'hétérotrophes. Néanmoins, un constat d'impact positif indirect de l'acidification sur la biomasse de la communauté du MZP de l'estuaire maritime du Saint-Laurent, via l'effet direct sur le phytoplancton peut être suggéré. Ainsi, l'absence d'effet de pH et l'effet significatif direct de la température permettent de suggérer des effets antagonistes entre l'augmentation de la température et la diminution du pH.

CONCLUSION GENERALE

L'acidification des océans ou l'autre problème du CO₂ est aujourd'hui devenu une préoccupation globale, et ses effets varient d'une région à une autre et selon le statut de l'environnement marin. En raison d'un faible pouvoir tampon, les milieux estuariens sont particulièrement vulnérables aux altérations liées à la variation du pH (Spilling et collab., 2016).

L'estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL) est un système hydrodynamique complexe, influencé en amont par le Fjord du Saguenay et de l'estuaire supérieur et en aval par le Golfe du Saint-Laurent (White et collab., 1997). L'EMSL est une zone frontale caractérisée par des eaux plus froides et plus riches en éléments nutritifs (Bruaux et collab., 2003). L'intensité du mélange, qui se produit à chaque marée montante (Le Fouest et collab., 2005), est à l'origine d'une productivité phytoplanctonique très soutenue (Tremblay et collab., 1997) stimulant l'activité du réseau alimentaire herbivore des MZP. Dans la couche de surface, les organismes du MZP forment une communauté diversifiée où dominent différents groupes taxonomiques selon la saison. Les changements rapides de l'environnement exacerbé le changement climatique sont principalement induits par le réchauffement et l'acidification des eaux. L'altération de l'activité de ces organismes intermédiaires entre la base de la chaîne trophique pélagique et le niveau supérieur aura une incidence sur les interactions et les processus de transfert du carbone dans le réseau trophique pélagiques.

Ce projet vise à mieux comprendre la variabilité saisonnière des organismes du MZP en relation avec les facteurs environnementaux qui agissent sur eux et d'évaluer les impacts potentiels des changements globaux tels que le réchauffement et l'acidification sur l'abondance et la biomasse des principaux groupes taxonomiques en conditions expérimentales. Ces objectifs reposent sur les hypothèses qui proposent des effets directs de la température et des effets indirects du pH sur les organismes du MZP. Afin d'atteindre ces objectifs, notre projet s'est basé sur deux approches de recherche scientifique : une approche d'observations à court terme dans le milieu naturel et les efforts de surveillance écologique à long terme et une approche expérimentale en mésocosme.

Dans un premier chapitre, le suivi de l'abondance de groupes de microzooplancton à la station IML-4 à Rimouski nous a donné un aperçu de l'évolution récente de la communauté. Dans un contexte de changement globale, certains variables (température, salinité et pH) sont sensés influencer ces organismes. Les principaux résultats ont démontré des variations saisonnières significatives de la salinité et du pH dans la couche de surface. Quant à la température de surface, une tendance différentielle entre les saisons a été observé mais la variation n'a pas été significative en raison probablement de la taille réduite et de la variabilité de nos données (n = 49).

La densité des organismes du MZP observée a été dans l'intervalle des valeurs rapportées par Sime-Ngandol et collab. (1995) et ceux des milieux estuariennes et marines par Sun et collab. (2007). La variation des principaux groupes de ciliés (*Rimostrombidium* spp., *Strombidium* spp., *Lohmanniella* sp., *Balanion* sp.) et de dinoflagellés (*Ceratium* sp., *Dinophysis* sp., *Prorocentrum* sp.) ont été corrélés avec la température et le pH grâce à l'analyse des redondances (RDA). En réponse à nos questionnements, nos résultats stipulent l'hypothèse centrale que « la variation de la structure et la biomasse du MZP est associée à des facteurs environnementaux, qui sont eux-mêmes influencés par la variation globale du climat ». Ainsi, la variation saisonnière du pH semble avoir un effet sur la variabilité des organismes, mais l'effet de la température semble être plus important.

Dans un deuxième chapitre, une expérience en mésocosme avec des paramètres contrôlés dédiée à tester l'effet de la température et du pH. Durant les 6 premiers jours de l'expérience, les nutriments inorganiques ont été totalement consommé au profit d'une prolifération de cellules phytoplanctonique de plus petite taille (pico et nanophytoplancton) (Bénard et collab., 2018) qui ont l'avantage concurrentiel dans l'utilisation de l'azote et le phosphate inorganique disponible dans les eaux (Schulz et collab., 2013). Nos résultats ont suggéré que la diminution du pH engendrée par l'augmentation de la concentration dissoute du CO₂ a augmenté la croissance du phytoplancton. Ainsi, la production normalisée (rapport entre la production primaire nette et la biomasse) (Fig. 22) et la Chl-*a* normalisée par la biomasse (rapport Chl-*a* et la biomasse) ont montré une tendance à l'augmentation avec la diminution du pH. Cette disponibilité élevée de nourriture durant la floraison du phytoplancton, combinée à une température élevée et l'absence de prédation de la part du mésozooplancton,

a permis l'augmentation très significative de la biomasse du MZP dans les mésocosmes. Les ciliés de grande taille du genre *Rimostrombidium* spp. et *Strombidium* spp ont contribué à +70% de la biomasse du MZP (Fig. 15). Ces taxa sont considérés comme des herbivores importants dans les eaux tempérées (Löder et collab., 2012) ont dominé la communauté MZP du Saint-Laurent au cours de notre expérience (Fig. 16 et 17) et ont été significativement affecté par la température et le pH. En revanche, les dinoflagellés ne semblent pas avoir été affectés par ces deux facteurs. Bien que la biomasse totale des espèces paraisse augmentée avec l'acidification notamment à 15°C, l'acidification au cours de la présente étude n'a pas affecté de manière significative la biomasse du MZP, ce qui pourrait expliquer la tolérance de cette communauté de MZP à la variation du pH (Aberle et collab., 2013). Par conséquent, nos résultats permettent de suggérer des effets antagonistes entre l'augmentation de la température et la diminution du pH dans cette étude.

Bref, l'observation de la structure des communautés dans nos mésocosmes a été peu semblable à celle trouvée dans le milieu naturel durant l'automne. Ceci suggère que les conditions de confinement en mésocosme peuvent changer la composition et la croissance des organismes du MZP. La distinction a été surtout marquée chez les *Rimostrombidium* spp., qui semble bien réagir au réchauffement et tolérant à l'acidification. Ces observations suggèrent que la diminution du pH pourrait avoir affecter indirectement les communautés du MZP par la disponibilité accrue du CO₂ en améliorant la productivité des organismes autotrophes. La prédation de ces derniers a été exacerbé par l'effet positif de la température sur le MZP, confirmant l'hypothèse de départ. L'observation in situ et l'expérience en mésocosme ont mis en évidence les relations étroites entre les organismes du MZP et deux facteurs environnementaux clés (pH et la température), ce qui peut être exprimé dans le modèle conceptuel présenté dans la Figure 23. Ainsi, des nouvelles hypothèses suivantes découlent de nos résultats :

- ⇒ Les effets négatifs probable du pH sur le MZP sont camouflés par une plus grande disponibilité de nourriture, ce qui augmente les possibilités de survie de ces brouteurs
- ⇒ La résistance des organismes du microzooplancton aux effets négatifs de l'acidification n'est pas globale mais spécifique à un groupe d'espèces.

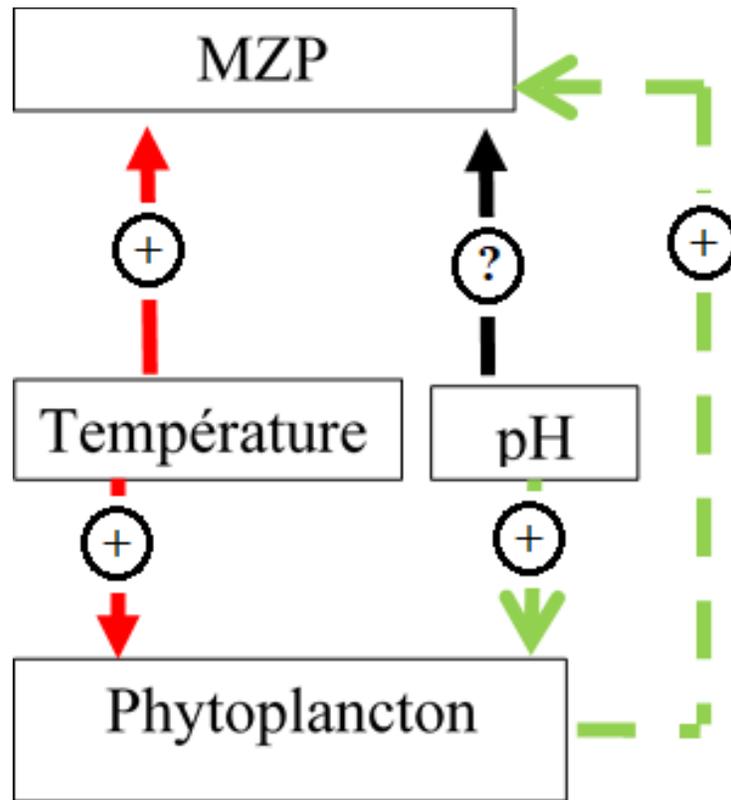


Figure 23: Modèle conceptuel montrant synthétiquement les relations entre les organismes du phytoplancton et du microzooplancton avec la température et le pH ; signes en rond : effet positif ou négatif

Généralement, les résultats présentés dans ce projet de recherche ont démontré une communauté de microzooplancton caractéristique du milieu pélagique estuarien.

D'une façon générale, les expériences de mésocosme menées dans ce projet à des fins écologiques sont devenues très populaires ces dernières années. Elles ont permis de fournir une compréhension holistique des complexités biologiques associées aux systèmes naturels. Les résultats de ce projet ont démontré que les approches scientifiques utilisés dans cette étude sont avérées très intéressantes pour l'étude de la dynamique des organismes de MZP. Ils nous offrent des perspectives nouvelles dans la connaissance de la dynamique des MZP afin de mieux comprendre leur rôle et leur réponse au réchauffement et l'acidification des eaux de l'estuaire du Saint-Laurent.

LES PERSPECTIVES DES FUTURES RECHERCHES

Les études en mésocosme présentent l'avantage de maintenir une communauté naturelle dans des conditions proches de la nature, autosuffisantes en prenant en compte des aspects pertinents du « monde réel » tels que les effets indirects, la compensation biologique et le rétablissement des écosystèmes (Riebesell et collab., 2010). Ces aspects ont été mis en œuvre dans ce projet d'expérience sur le MZP de l'estuaire du Saint-Laurent. Cependant, pour bien comprendre les conséquences et combler les lacunes critiques en matière de connaissances, la recherche dans le domaine de l'acidification des océans doit aller au-delà du simple des conceptions expérimentales simplistes. Des concepts expérimentaux complexes de la physiologie, de la technologie moléculaire, de la méthodologie de conservation des échantillons et à des applications expérimentales à échelles de temps plus longues sont nécessaires sur les taxa et les espèces de MZP à forte densité dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Cela permettra de mieux comprendre les réactions physiologiques, d'identifier les espèces, accéder au potentiel évolutif pour faire face et éclaircir les interactions écologiques.

En effet, l'étude de la dynamique des communautés de MZP avec les facteurs environnementaux s'avèrent importants pour comprendre comment ces communautés vont réagir aux changements globaux de l'environnement (Sherr et collab., 2007). Cependant, dans la perspective d'amélioration de ce domaine de l'acidification, l'étude physiologique des espèces clés est primordiale afin de déterminer l'impact réel de la diminution du pH sur la croissance, l'abondance et la biomasse.

Quant aux apports d'améliorations méthodologiques, ils résident dans la bonne conservation des échantillons. Puisque les agents de conservation ne doivent être choisis qu'en fonction de l'objectif de l'étude afin d'éviter les pertes d'information sur la composition et l'abondance (Felip et collab., 1999). Ces problématiques sont récurrentes aux Oligotriches (43% des ciliés) sujet à plusieurs biais liés à leur fragilité.

Les connaissances de la structure et de la dynamique des microzooplanctons dans l'estuaire du Saint-Laurent a été limitée à l'étude de Sime-Ngandol et collab. (1995). Cette étude a permis d'obtenir des améliorations des connaissances sur la distribution temporelle de certains groupes taxonomiques présents durant les différentes saisons. Cependant, la

connaissance de certaines phylotypes est nécessaire, et en particulier pour les ciliés. Les techniques moléculaires représentent des outils très puissants qui permettent d'identifier avec une grande précision les taxa, permettant une meilleure identification de taxa clé dans l'EMSL comme *Rimostrombidium* spp. et de *Strombidium* spp.

Enfin, durant notre expérience la consommation rapide des sels nutritifs et la consommation de la production phytoplanctonique par le MZP a limité l'observation évolutive de ces organismes. Ces biais sont souvent évités par l'ajout de sels nutritifs dans les mésocosmes pour maintenir la production et la prédation permettant des études à plus long terme (Rossoll et collab., 2013).

ANNEXES

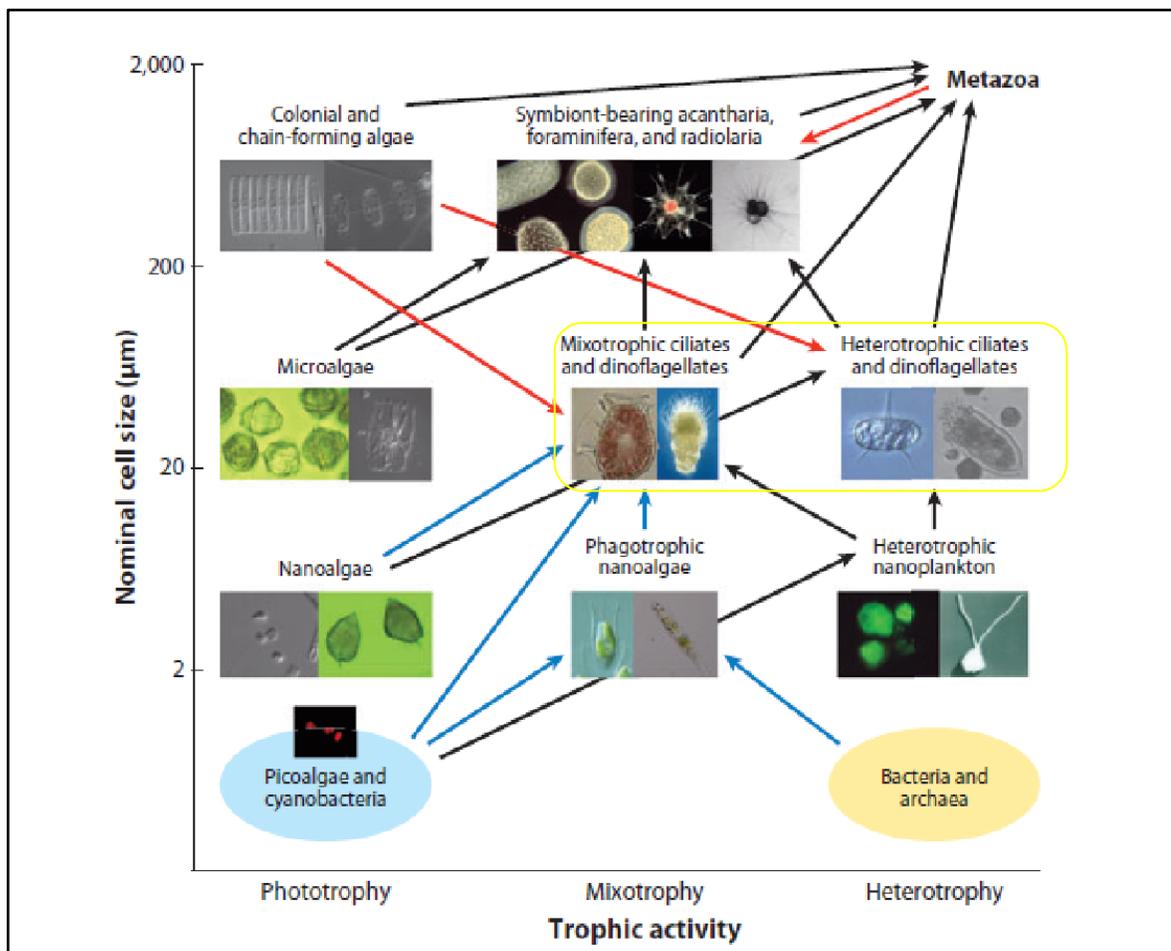


Figure 1 : Rôles des protistes dans le réseau trophique planctonique marin tiré de Caron et collab., (2012)



Figure 2 : Préparation des mésocosmes à l'expérience à la station aquacole de Pointe au Père (ISMER-UQAR)

Tableau 1: Résultats de l'ANCOVA des variables des communautés avec le covariable pH au deux température (10 et 15°C) (n = 10)

Covariable Variables	pH		Température		Température X pH	
	F	P	F	P	F	p
Chl- <i>a</i> max	7,48	0,034*	5,60	0,056	1,23	0,309
Production Primaire Nette	0,18	0,688	0,04	0,850	0,73	0,427
Biomasse <i>phytoplankton</i>	20,44	< 0,01***	0,42	0,539	0,03	0,863
Production/biomasse	70,56	< 0,01***	2,47	0,167	4,78	0,071
Biomasse <i>MZP</i>	3,89	0,096	13,26	0,011*	1,53	0,262
Biomasse <i>Rimostrombidium</i>	7,65	0,033*	16,76	< 0,01***	2,63	0,156
Biomasse.Max <i>Rimostrombidium</i>	6,06	0,049*	14,79	< 0,01***	2,09	0,198
Mortalité <i>phytoplankton</i>	9,75	0,021*	0,07	0,807	1,86	0,222
Taux Ingestion Maximum	3,59	0,027	9,30	0,0225*	1,20	0,315

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aberle, N., A. Malzahn, A. Lewandowska et U. Sommer (2015). Some like it hot: the protozooplankton-copepod link in a warming ocean. *Marine Ecology Progress Series* 519: 103-113.
- Aberle, N., K. G. Schulz, A. Stuhr, A. M. Malzahn, A. a. Ludwig et U. Riebesell (2013). High tolerance of microzooplankton to ocean acidification in an Arctic coastal plankton community. *Biogeosciences*, Vol.10 (3), pp.1471-1481
- Aberle, N., K. Lengfellner et U. Sommer (2007). Spring bloom succession, grazing impact and herbivore selectivity of ciliate communities in response to winter warming. *Oecologia* 150(4): 668-681.
- Agatha, S. et J. C. Riedel-Lorjé (1998). Morphology, infraciliature, and ecology of some strobilidiine ciliates (ciliophora, oligotrichea) from coastal brackish water basins of Germany. *European Journal of Protistology* 34(1): 10-17.
- Agatha, S. et P. Simon (2012). On the nature of Tintinnid Loricae (Ciliophora: Spirotricha: Tintinnina): A histochemical, enzymatic, EDX, and High-resolution TEM study. *Acta Protozoologica* 51(1): 1-19.
- Alley, R., T. Berntsen, N. Bindoff, Z. a. Chen et others (2007). Summary for policymakers. *Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Q. D. Solomon S, Manning M, Chen Z and others. Cambridge and New York, Cambridge University Press,
- Annane, S., L. St-Amand, M. Starr, E. Pelletier et G. A. Ferreyra (2015). Contribution of transparent exopolymeric particles (TEP) to estuarine particulate organic carbon pool. *Marine Ecology Progress Series* 529: 17–34, 2015.
- Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil et F. Thingstad (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series* 10(3), 257-263.
- Bauer, J. E., W. J. Cai, P. A. Raymond, T. S. Bianchi, C. S. Hopkinson, and et P. A. Regnier (2013). The changing carbon cycle of the coastal ocean. *Nature* 504, 61–70.
- Bénard, R., M. Levasseur, M. Scarratt, M.-A. Blais, A. Mucci, G. Ferreyra, M. Starr, M. Gosselin, J.-É. Tremblay and M. Lizotte (2018). Experimental assessment of the sensitivity of an estuarine phytoplankton fall bloom to acidification and warming. *Biogeosciences* 15, 4883- 4904, 2018

- Bérard-Therriault, L. P., M., et Bossé, L. (1999). Guide d'identification du phytoplancton marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent, incluant également certains protozoaires. Ottawa, Les presses scientifiques du CNRC. 387 p.
- Berglund, J., U. Muren, U. Bamstedt et A. Andersson (2007). Efficiency of a phytoplankton-based and a bacteria-based food web in a pelagic marine system. *Limnology and Oceanography* 52: 121–131.
- Bernacchi, C. J., E. L. Singsaas, C. Pimentel, A. R. Portis Jr et S. P. Long (2001). Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell & Environment* 24(2): 253-259.
- Bernard, C. et F. Rassoulzadegan (1993). The role of picoplankton (cyanobacteria and plastidic picoflagellates) in the diet of tintinnids. *Journal of Plankton Research* 15, 361-373.
- Broecker, W., J. Lynch-Stieglitz et E. Clark (2001). What caused the atmosphere's CO₂ content to rise during the last 8000 years? *Geochemistry Geophysics Geosystems* 2: U1-U13.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P. et al. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771–1789.
- Bruaux, F., M. Lajoie et D. Blais (2003). Plan d'action et de réhabilitation écologique (PARE) de la rive sud de l'estuaire moyen et maritime : Zone d'intervention prioritaire du Sud-de-l'Estuaire. Rimouski, Québec, Comité ZIP du Sud-de-l'Estuaire.
- Brussaard, C. P. D., A. A. M. Noordeloos, H. Witte, M. C. J. Collenteur, K. G. Schulz, A. Ludwig, and U. Riebesell (2013). Arctic microbial community dynamics influenced by elevated CO₂ levels. *Biogeosciences*, 10: 719–731.
- Buskey, E. J. et C. J. Hyatt (2006). Use of the FlowCAM for semi-automated recognition and enumeration of red tide cells (*Karenia brevis*) in natural plankton samples. *Harmful Algae* 5(6): 685-692.
- Calbet, A. (2008). The trophic roles of microzooplankton in marine systems. *ICES Journal of Marine Science* 65(3): 325-331.
- Calbet, A. and E. Saiz (2005). The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology* 38(2): 157-167.
- Calbet, A. and M. Landry (2004). Phytoplankton growth, microzooplankton grazing and carbon cycling in marine systems. *Limnology and Oceanography* 49(1):51–57.

- Calbet, A., A. Sazhin, J. Nejstgaard, S. Berger, Z. Tait, L. Olmos, D. Sousoni, S. Isari, R. Martinez et J.-M. Bouquet (2014). Future Climate Scenarios for a Coastal Productive Planktonic Food Web Resulting in Microplankton Phenology Changes and Decreased Trophic Transfer Efficiency: e94388. PLoS ONE 9(4).
- Canadell, J. G., C. Le Quere, M. R. Raupach, C. B. Field, E. T. Buitenhuis, P. Ciais, T. J. Conway, N. P. Gillett, R. A. Houghton et G. Marland (2007). Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104, 18866e18870.
- Caron, D. A. et D. A. Hutchins (2012). The effects of changing climate on microzooplankton grazing and community structure: drivers, predictions and knowledge gaps. Journal of Plankton Research 35(2): 235-252.
- Caron, D. A., P. D. Countway, A. C. Jones, D. Y. Kim et A. Schnetzer (2012). Marine Protistan Diversity. Annual Review of Marine Science 4: 467-493.
- Caron, D.A. et D.A. Hutchins (2012). The effects of changing climate on microzooplankton grazing and community structure: drivers, predictions and knowledge gaps. Journal of Plankton Research 35(2): 235-252.
- Castellani, C., X. Irigoien, D. Mayor, R. Harris et D. Wilson (2008). Feeding of *Calanus finmarchicus* and *Oithona similis* on the microplankton assemblage in the Irminger Sea, North Atlantic. Journal of Plankton Research 30:1095-1116.
- Clayton, T. et R. Byrne (1993). Spectrophotometric seawater pH measurements: total hydrogen ion concentration scale calibration of m-cresol purple and at-sea results. Deep Sea Research I 40 :2115–2129.
- Coello-Camba, A., S. Agustí, J. Holding, J. M. a. Arrieta et C. M. Duarte (2014). Interactive effect of temperature and CO₂ increase in Arctic phytoplankton. Marine Science. Front. Mar. Sci., 02 October 2014
- Colin, S. P. a. et H. G. Dam (2003). Effects of the toxic dinoflagellate *Alexandrium fundyense* on the copepod *Acartia hudsonica* : a test of the mechanisms that reduce ingestion rates. Marine Ecology Progress Series, 248, 55 - 65.
- Copin-Montégut, G. (1996). Chimie de l'eau de mer. Paris, Institut océanographique.
- Crawfurd, K. J., S. Alvarez-Fernandez, K. D. A. Mojica, U. Riebesell et C. P. D. Brussaard (2017). Alterations in microbial community composition with increasing fCO₂: a mesocosm study in the eastern Baltic Sea. Biogeosciences 14(16): 3831-3849.

- Cronin, T. M. (2016). Climate Change. Encyclopedia of Estuaries. S. e. M. J. Kennish. Dordrecht, Springer Netherlands.
- Cyr, F., D. Bourgault, P. S. Galbraith et M. Gosselin (2015). Turbulent nitrate fluxes in the Lower St. Lawrence Estuary, Canada. 2308-2330." Journal of Geophysical Research: Oceans 120(3)
- Dickson, A. (1990). Standard potential of the reaction: $\text{gCl(s)} + 1/2\text{H}_2(\text{g}) = \text{Ag(s)} + \text{HCl(aq)}$, and the standard acidity constant of the ion HSO_4^- in synthetic sea water from 273.15 to 318.15 K. J Chem Thermodyn 22:113–127.
- Dickson, A., C. Sabine et J. Christian (2007). Guide to best practices for ocean CO_2 measurements. Sidney, BC.
- Dodge, J. D. (1982.). Provisional atlas of the Marine dinoflagellates of the British Isles, Institute of Terrestrial Ecology. p 146
- Dolan, J. R. (1991). Guilds of ciliate microzooplankton in the Chesapeake Bay. Estuarine, Coastal and Shelf Science 33(2): 137-152.
- Doney, S. C., V. J. Fabry, R. A. Feely et J. A. Kleypas (2009). Ocean acidification: the other CO_2 problem. Ann Rev Mar Sci 1: 169-192.
- Du Yoo, Y., Jeong, H.J., Kim, M.S., Kang, N.S., Song, J.Y., Shin, W., Kim, K.Y. & et K. Lee (2009). Feeding by Phototrophic Red-Tide Dinoflagellates on the Ubiquitous Marine Diatom *Skeletonema costatum*. Journal of Eukaryotic Microbiology, 56(5), 413-420.
- Duarte, C. M., Gasol, J.M., et Vaqué, D. (1997). Role of experimental approaches in marine microbial ecology. Aquat. Microb. Ecol. 13, 101–111.
- Dufour, R., H., M. Benoit, J. Castronguay, L. Chassé, P. Devine, M. Galbrath, P. Harvey, S. Larouche, B. Lessard, L. Petrie, C. Savard, L. Savenkoff, S. A. et M. Starr (2010). Rapport sur l'état et les tendances de l'écosystème : écozone de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Pêches et Océans Canada, Secrétariat canadien de consultation scientifique. 187 p.
- Dupuy, C., A. Talarmin, H. Hartmann, D. Delmas, C. Courties et E. Marquis (2011). Community structure and grazing of the nano-microzooplankton on the continental shelf of the Bay of Biscay. Estuarine coastal and shelf Science 95(1): 1-13.
- El-Sabh, M. I. and N. Silverberg (1990). Oceanography of a large-scale estuarine system. Soringer-Verlag. Coastal and estuarine studies 39: 434pp.

- Engel, A., K. G. Schulz, U. Riebesell, R. Bellerby, B. Delille, and et M. Schartau (2008). Effects of CO₂ on particle size distribution and phytoplankton abundance during a mesocosm bloom experiment (PeECE II). *Biogeosciences*, 5: 509-521.
- Entz, G., Jr (1909). Studien über Organisation und Biologie der Tintinniden *Archiv für Protistenkunde* 15, 93 – 226 + Plates 8 – 21.
- Fabry, V. J., B. A. Seibel, R. A. a. Feely et J. C. Orr (2008). Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES Journal of Marine Science* 65: 414-432
- Falkowski, P. G., A. R. Taylor, A. Chrachri, G. Wheeler, H. Goddard et C. Brownlee (2011). A Voltage-Gated H⁺ Channel underlying pH Homeostasis in Calcifying Coccolithophores (Voltage-Gated H⁺ Channels in Coccolithophores). *PLoS Biology* 9(6): e1001085.
- Feely, R. A., S. R. Alin, J. Newton, C. L. Sabine, M. Warner, A. Devol, C. Krembs et C. Maloy (2010). The combined effects of ocean acidification, mixing, and respiration on pH and carbonate saturation in an urbanized estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88(4): 442-449.
- Felip, M., F. Bartumeus, S. Halac et J. Catalan (1999). Microbial plankton assemblages, composition and biomass, during two ice-free periods in a deep high mountain lake (Estany Redo, Pyrenees). *Journal of Limnology* 58(2):193-202.
- Fenchel, T. J., P.R. (1988). The functional biology of *Strombidium sulcatum*, a marine oligotrich ciliate (Cilophora, Oligotrichina). *Marine Ecology Progress Series* 48, 1 - 15.
- Fenchel, T. (1987). *Ecology of protozoa: the biology of free-living phagotrophic protists*. New York, Springer-Verlag. 197p
- Feng, Y., C. E. Hare, K. Leblanc, J. M. Rose, Y. Zhang, D. A. Hutchins, G. R. DiTullio, P. A. Lee, S. W. Wilhelm, J. M. Rowe, J. Sun, N. Nemcek, C. Gueguen, U. Passow, I. Benner et C. Brown (2009). Effects of increased pCO₂ and temperature on the north Atlantic spring bloom. I. The phytoplankton community and biogeochemical response. *Marine Ecology Progress Series* 388: 13-25.
- Ferland, J., M. Gosselin, and M. Starr. (2011). Environmental control of summer primary production in the Hudson Bay system: The role of stratification. *J. Mar. Syst.* 88(3): 385-400.
- Franze, G. et M. Modigh (2013). Experimental evidence for internal predation in microzooplankton communities. *Marine Biology* 160(12): 3103-3112.

Franze, G. et P. Lavrentyev (2014). Microzooplankton Growth Rates Examined across a Temperature Gradient in the Barents Sea: e86429. PLoS ONE 9(1).

Fu, F.-X., Y. Zhang, M. E. Warner, Y. Feng, J. Sun and D. A. Hutchins (2008). A comparison of future increased CO₂ and temperature effects on sympatric *Heterosigma akashiwo* and *Prorocentrum minimum*. Harmful Algae 7(1) : 76-90.

Gaaloul, H. n. p. (2017). Étude des particules exopolymériques transparentes au sein de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. ISMER-UQAR Mémoire du programme de maîtrise en océanographie en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences.

Galbraith, P. S. (2013). Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2012. Ottawa, ON, Canadian Science Advisory Secretariat. Research Document 2013/026. 90p

Galbraith, P. S., J. Chassé, P. Nicot, C. Caverhill, D. Gilbert, B. Pettigrew, D. Lefavre, D. Brickman, L. Devine, and C. Lafleur. (2015). Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2014. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2015/032. v+82 pp.

Galbraith, P., S. Plourde et M. Starr (2014). Les processus océanographiques dans l'estuaire et le golfe, 3e édition. Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques du Québec.

Gauns, M., S. Mochemadkar, S. Patil, A. Pratihary, S. Naqvi et M. Madhupratap (2015). Seasonal variations in abundance, biomass and grazing rates of microzooplankton in a tropical monsoonal estuary. Journal of Oceanography 71(4): 345-359.

Gilbert, D. et B. Pettigrew (1997). Interannual variability (1948-1994) of the CIL core temperature in the Gulf of St. Lawrence. Can J Fish Aquat Sci 54:57-67.

Gilbert, D., C. Gobeil, G.-H. Tremblay, B. Sundby et A. Mucci (2005). A seventy-two-year record of diminishing deep-water oxygen in the St. Lawrence estuary: The northwest Atlantic connection. Limnology and Oceanography 50(5) : 1654-1666.

Gilbert, D., D. Chabot, P. Archambault, B. Rondeau et S. Hébert (2007). Appauvrissement en oxygène des eaux profondes de Saint-Laurent marin : causes possibles et impacts écologiques. Science de la mer.

Godbold, J. A. (2013). Ocean acidification and climate change: advances in ecology and evolution, The Royal Society: 1 volume (pagination multiple).

- Grattepanche, J. D., D. Vincent, E. Breton et U. Christaki (2011). Microzooplankton herbivory during the diatom– Phaeocystis spring succession in the eastern English Channel. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 404(1): 87-97.
- Grattepanche, J.-D., L. F. Santoferrara, G. B. McManus et L. A. Katz (2015). Distinct assemblage of planktonic ciliates dominates both photic and deep waters on the New England shelf. *Marine Ecology Progress Series* 526: 1–9, 2015
- Gustafson, D. E., D. K. Stoecker, M. D. Johnson, W. F. Van Heukelem et K. Sneider (2000). Cryptophyte algae are robbed of their organelles by the marine ciliate *Mesodinium rubrum*. *Nature* 405, 1049 – 1052.
- Hansen, P. (2002). Effect of high pH on the growth and survival of marine phytoplankton: implications for species succession. *Aquat Microb Ecol* 28: 279–288.
- Hansen, J., M. Sato, R. Ruedy, K. Lo, D. Lea et M. Medina-Elizade (2006). "Global temperature change." *Proceedings of The National Academy Of Sciences Of The United States Of Ame* 103(39): 14288-14293.
- Hare, C. E., Leblanc, K., DiTullio, G. R., Kudela, R. M., Zhang, Y., Lee, P. A., Riseman, S. F., and Hutchins, D. A. (2007). Consequences of increased temperature and CO₂ for phytoplankton community structure in the Bering Sea, *Mar. Ecol-Prog. Ser.*, 352, 9–16.
- Hillebrand, H., C.-D. Durselen, D. Kirschtel, Pollinger U et Z. T (1999). Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *J Phycol* 35(2) :403-42.
- Horn, H. G., M. Boersma, J. Garzke, M. G. J. Löder, U. Sommer et N. Aberle (2016). Effects of high CO₂ and warming on a Baltic Sea microzooplankton community. *ICES Journal of Marine Science* 73(3): 772-782.
- IPCC, (2014). *Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability: Working Group II contribution to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. New York, Cambridge University Press.
- Irigoien, X., J. Huisman et R. Harris (2004). Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature* 429:863-867.
- Joannes, R. E. (1965). Influence of marine protozoa on nutrient regeneration. *Limnology and Oceanography* 10, 434-42

Johnson, M. D., Tengs, T., Oldach, D. & Stoecker, D.K. (2006). Sequestration, performance, and functional control of cryptophytic plastids in the ciliate *Myrionecta rubra* (Ciliophora). *Journal of phycology*.

Johnson, M. D. et D. K. Stoecker (2005). Role of feeding in growth and photophysiology of *Myrionecta rubra*. *Aquatic Microbial Ecology*, 39, 303-312.

Jürgens, K., S. A. Wickham, K. O. Rothhaupt et B. Santer (1996). Feeding rates of macro and microzooplankton on heterotrophic nanoflagellates. *Limnology and Oceanography* 41, 1833e1839.

Jyothibabu, R., N. V. Madhu, K. V. Jayalakshmi, K. K. Balachandran, C. A. Shiyas, G. D. Martin et K. K. C. Nair (2006). Impact of freshwater influx on microzooplankton mediated food web in a tropical estuary (Cochin backwaters – India). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 69(3): 505-518.

Kagami, M., A. d. Bruin, B. W. Ibelings et E. V. Donk (2007). Parasitic chytrids: their effects on phytoplankton communities and food-web dynamics. *Hydrobiologia* 578: 113–129.

Kearney, M. a. et W. P. Porter (2004). Mapping the fundamental niche: Physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology* 85, 3119-3131.

Kraberg, A., Baumann, M. & Dürselen, C.-D. (2010). *Coastal Phytoplankton - Photo Guide for Northern European Seas*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Kroeker, K. J., R. L. Kordas, R. Crim, I. E. Hendriks, L. Ramajo, G. S. Singh, C. M. Duarte et J. P. Gattuso (2013). Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. *Global Change Biology* 19(6): 1884-1896.

Kuosa, H. a. et K. Kivi (1989). Bacteria and heterotrophic flagellates in the pelagic carbon cycle in the northern Baltic Sea. *Mar. Ecol.-Prog. Ser* 53, 93–100.

Landry, M. et A. Calbet (2004). Microzooplankton production in the oceans. *ICES Journal of Marine Science* 61(4): 501-507.

Landry, M. R. et R. P. Hassett (1982). Estimating the grazing impact of marine microzooplankton. *Marine Biology* 67(3): 283-288.

Laybourn-Parry, J. (1992). *Protozoan plankton ecology*. London, Chapman & Hall.

Le Fouest, V., B. Zakardjian et F. J. Saucier (2005). Seasonal versus synoptic variability in planktonic production in a high-latitude marginal sea: The Gulf of St. Lawrence (Canada). *Geophysical Research*, Vol. 110,

- Le Fouest, V., B. Zakardjian et F. J. Saucier (2010). Plankton ecosystem response to freshwater-associated bulk turbidity in the subarctic Gulf of St. Lawrence (Canada): A modelling study. *J. Mar. Syst.* 81(1-2): 75–85.
- Le Quéré, C., R. J. Andres, T. Boden, T. Conway, R. A. Houghton, J. I. House, G. Marland, G. P. Peters, G. R. van der Werf, A. Ahlström, R. M. Andrew, L. Bopp, J. G. Canadell, P. Ciais, S. C. Doney, C. Enright, P. Friedlingstein, C. Huntingford, A. K. Jain, C. Jourdain, E. Kato, R. F. Keeling, K. Klein Goldewijk, S. Levis, P. Levy, M. Lomas, B. Poulter, M. R. Raupach, J. Schwinger, S. Sitch, B. D. Stocker, N. Viovy, S. Zaehle et N. Zeng (2013). The global carbon budget 1959–2011. *Earth System Science Data* 5(1): 165-185.
- Leadbeater, B. S. C. (2015). *The choanoflagellates: evolution, biology and ecology*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Legendre, P. et L. Legendre (1998). *Numerical ecology*. Amsterdam New York, Elsevier.
- Lessard, E. J. S., E. (1986). Dinoflagellates from the North Atlantic classified as phototrophic or heterotrophic by epifluorescence microscopy. *Journal of Plankton Research* 8, 1209 – 1215
- Levasseur, M., J.-C. Therriault and L. Legendre (1984). Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 226, 27–33.
- Lewandowska, A. a. et U. Sommer (2010). Climate change and the spring bloom: a mesocosm study on the influence of light and temperature on phytoplankton and mésozooplankton *Marine Ecology Progress Series* 37, 64 Vol. 405 (April 29, 2010), pp. 101-111
- Lewandowska, A. M., D. G. Boyce, M. Hofmann, B. Matthiessen, U. Sommer et B. Worm (2014). Effects of sea surface warming on marine plankton. *Ecology Letters* 17(5): 614-623.
- Lewis, E. et D. Wallace (1998). Program developed for CO₂ systems calculations. ORNL/CDIAC 105, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, US Dept of Energy, Oak Ridge, TN.
- Lischka, S., L. T. Bach, K.-G. Schulz et U. Riebesell (2015). Micro- and mesozooplankton community response to increasing CO₂ levels in the Baltic Sea: insights from a large-scale mesocosm experiment. *Biogeosciences*, discuss.net/12/20025/2015/
- Liu, H., M. J. a. Dagg et S. Strom (2005). Grazing by the calanoid copepod *Neocalanus cristatus* on the microbial food web in the coastal Gulf of Alaska *Journal of Plankton Research* 27, 647 – 662.

- Löder, M. G. J. (2010). The role of heterotrophic dinoflagellate and ciliate grazers in the food web at Helgoland Roads, North Sea. Doctor of Philosophy in Biology. Jacobs University
- Löder, M., A. Kraberg, N. Aberle, S. Peters et K. Wiltshire (2012). Dinoflagellates and ciliates at Helgoland Roads, North Sea. *Helgoland Marine Research* 66(1): 11-23.
- Lønborg, C., M. Middelboe, and et C. P. D. Brussaard (2013). Viral lysis of *Micromonas pusilla*: Impacts on dissolved organic matter production and composition. *Biogeochemistry* 116, 231–240,
- Lombard, F., da Rocha, R. E., Bijma, J. et al. (2010) Effect of carbonate ion concentration and irradiance on calcification in planktonic foraminifera. *Biogeosciences*, 7, 247–255.
- Lopez -Urrutia, A. (2008) The metabolic theory of ecology and algal bloom formation. *Limnol. Oceanogr.*, 53, 2046–2047.
- Low-Decarie, E., Fussmann, G. F., and Bell, G. (2014). Aquatic primary production in a high-CO₂ world. *Trends in Ecology and Evolution* 29: 223–232.
- Lund, J., C. Kipling et E. Cren (1958). The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11(2) : 143-170.
- Macedo, M., P. Duarte, P. Mendes et J. Ferreira (2001). Annual variation of environmental variables, phytoplankton species composition and photosynthetic parameters in a coastal lagoon. *J Plankton Res* 23 : 719–732.
- Manson, M. D., Tedesco, P., Berg, H. C. et al. (1977) A protonmotive force drives bacterial flagella. *Proc. Natl Acad. Sci.*, 74, 3060–3064.
- Marshall, S. et M. Elliott (1998). Environmental influences on the fish assemblages of the Humber Estuary, U.K. *Estuarine. Coastal and Shelf Science* 46, 175 -184.
- Martin, S. et J. P. Gattuso (2009). Response of Mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature. *Global Change Biology* 15(8): 2089-2100.
- Martinez, E. A. (1975). Sensitivity of marine ciliates (protozoa, ciliophora) to high thermal stress University of New Hampshire.
- Matson, P., P. Matson, L. Washburn, T. Martz et G. Hofmann (2014). Abiotic versus Biotic Drivers of Ocean pH Variation under Fast Sea Ice in McMurdo Sound, Antarctica: e107239. *PLoS ONE* 9(9).

- McManus, G. B. et L. F. Santoferrara (2013). Tintinnids in Microzooplankton Communities. The biology and ecology of tintinnid ciliates: models for marine plankton. J. R. Dolan. Chichester, West Sussex, United Kingdom, Wiley-Blackwell, a John Wiley & Sons, Ltd., publication: viii, 296 pages, 216 pages de planches couleur non numérotées.
- Mei, Z. P., L. Legendre, J. É. Tremblay, L. A. Miller, Y. Gratton, C. Lovejoy, P. L. Yager et M. Gosselin (2005). Carbon to nitrogen (C: N) stoichiometry of the spring–summer phytoplankton bloom in the North Water Polynya (NOW). *Deep-Sea Research Part I* 52(12): 2301-2314.
- Mei, Z.-P., F. Saucier, V. Le Fouest, B. Zakardjian, S. Sennville, H. Xie, and M. Starr. (2010), modeling the timing of spring phytoplankton bloom and biological production of the Gulf of St. Lawrence (Canada): Effects of colored dissolved organic matter and temperature. *Cont. Shelf Res.* 30 : 2027-2042.
- Mélières, M.-A. et C. Maréchal (2015). *Climats : passé, présent, futur*. Paris, Belin.
- Menden - Deuer, S. et E. J. Lessard (2000). Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography* 45(3): 569-579.
- Michael, J. K. (2016). *Encyclopedia of Estuaries*. Dordrecht, Springer Netherlands, Dordrecht.
- Millero, F. (1986). The pH of estuarine waters. *Limnology and Oceanography* 31:839–847.
- Millero, F. J. (2013). *Chemical oceanography*. Boca Raton, CRC Press.
- Moloney, C. L. et J. G. Field (1989). General allometric equations for rates of nutrient uptake, ingestion, and respiration in plankton organisms. *Limnology and Oceanography* 34(7): 1290-1299.
- Montagnes, D. J. S. et D. H. Lynn (1991). Taxonomy of Choreotrichs, the major marine ciliates, with emphasis on the aloricate forms. *Marine Microbial Food Webs* 5, 59 – 74.
- Montagnes, D. J. S. (1996). Growth responses of planktonic ciliates in the genera *Strobilidium* and *Strombidium*. *Marine Ecology-Progress Series*, 130(1-3), 241-254.
- Montagnes, D. J. S. et D. H. Lynn (1993). A quantitative Protargol Strain (QPS) for Ciliates and Others Protists. *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. P. F. Kemp. Boca Raton, Fla., Lewis. *Aquatic microbial ecology*: 777 p.

- Moreau, S., B. Mostajir, G. O. Almandoz, S. Demers, M. Hernando, K. Lemarchand et M. Hyssen (2014). Effects of enhanced temperature and ultraviolet B radiation on a natural plankton community of the Beagle Channel (southern Argentina): a mesocosm study. *Aquatic Microbial Ecology* 72(2), 155-173.
- Mucci, A., M. Levasseur, Y. Gratton, C. Martias, M. Scarratt, D. Gilbert, J.-É. Tremblay, G. F. and et B. Lansard (2017). Tidally-induced variations of pH at the head of the Laurentian Channel. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58
- Mucci, A., M. Starr, D. Gilbert et B. Sundby (2011). Acidification of Lower St. Lawrence Estuary Bottom Waters. *Atmosphere-Ocean* 49(3): 206-218.
- Newbold, L. K., A. E. Oliver, T. Booth, B. Tiwari, T. DeSantis, M. Maguire, G. Andersen, et al. (2012). The response of marine picoplankton to ocean acidification. *Environmental Microbiology*, 14: 2293–2307.
- Nielsen, L. T., G. M. Hallegraeff, S. W. Wright et P. J. Hansen (2012). Effects of experimental seawater acidification on an estuarine plankton community. *Aquat Microb Ecol* 65: 271–285.
- Nielsen, L. T., H. H. a. Jakobsen et P. J. Hansen (2010). High resilience of two coastal plankton communities to twenty-first century seawater acidification: Evidence from microcosm studies. *Mar. Biol. Res.* 6, 542-555.
- Nishino, S., Y. Kawaguchi, J. Inoue et e. al (2015). Nutrient supply and biological response to wind-induced mixing, inertial motion, internal waves, and currents in the northern Chukchi Sea. *J Geophys Res.* 120:1975–1992
- Nozais, C., M. Gosselin, C. Michel et G. Tita (2001). Abundance, biomass, composition and grazing impact of the sea-ice meiofauna in the North Water, northern Baffin Bay. *Marine Ecology Progress Series* 217: 235-250.
- Ohman, M. D. et J. A. Runge (1994). Sustained fecundity when phytoplankton resources are in short supply: Omnivory by *Calanus finmarchicus* in the Gulf of St. Lawrence." *Limnology and Oceanography* by the American Society of Limnology and Oceanography, Inc 39(1), 1994, 21-36.
- Ohman, M. D. et R. A. Snyder (1991). Growth kinetics of the omnivorous oligotrich ciliate *Strombidium* sp. *Limnology and Oceanography* 36: 922-935.
- Parsons, T. R., Maita, Y. and Lalli, C. M. (1984). *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*. Pergamon Press, Toronto.

- Parsons, T., Y. Maita et C. Lalli (1984). A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Oxford.
- Paul, C., Matthiessen et B. Ulrich Sommer (2015). Warming, but not enhanced CO₂ concentration, quantitatively and qualitatively affects phytoplankton biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 528: 39–51, 2015.
- Paulino, A. I., J. K. Egge, and A. Larsen (2008). Effects of increased atmospheric CO₂ on small and intermediate sized osmotrophs during a nutrient induced phytoplankton bloom. *Biogeosciences*, 5: 739–748.
- Pedersen, M. et P. Hansen (2003). Effects of high pH on the growth and survival of six marine heterotrophic protists. *Marine Ecology Progress Series* 260: 33-41.
- Pelejero, C., E. a. Calvo et O. Hoegh-Guldberg (2010). Paleoperspectives on ocean acidification. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 332-344.
- Plourde, S., M. Starr, L. Devine, J. St-Pierre, L. St. Amand, P. Joly et P. Galbraith (2014). Chemical and biological oceanographic conditions in the Estuary and Gulf of St. Lawrence during 2011 and 2012. Res Doc 2014/049, Canadian Science Advisory Secretariat, Fisheries and Oceans Canada, Ottawa, ON.
- Plourde, S., P. Joly, J.A. Runge, B. Zarkardjian and J. Dodson. (2001). Life cycle of *Calanus finmarchicus* in the lower St. Lawrence Estuary: the imprint of circulation and late timing of the spring phytoplankton bloom. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 647–658.
- Poore, A., A. Graba-Landry, M. Favret, H. Sheppard Brennand, M. e. Byrne et S. Dworjanyn (2013). Direct and indirect effects of ocean acidification and warming on a marine plant–herbivore interaction. *Oecologia* 173(3): 1113-1124.
- Putt, M. et D. K. Stoecker (1989). An experimentally determined carbon: volume ratio for marine “oligotrichous” ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnology and Oceanography* 34(6): 1097-1103.
- Redden, A. M., B. G. a. Sanderson et D. Rissik (2002). Extending the analysis of the dilution method to obtain the phytoplankton concentration at which microzooplankton grazing becomes saturated. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 226, 27–33.
- Reynolds, C. S. (1998). What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status? *Hydrobiologia* 369/370: 11–26.

Riebesell, U. et P. D. Tortell (2011). Effects of ocean acidification on pelagic organisms and ecosystems. In: Ocean acidification (eds Jean Pierre Gattuso and Lina Hansson) Exford University Press: 99-326.

Riebesell, U., V. J. Fabry, L. a. Hansson et J.-P. Gattuso (2010). Guide to best practices for ocean acidification research and data reporting, the European Project on Ocean Acidification (EPOCA)

Rose, J. M. a. et D. A. Caron (2007). Does low temperature constrain the growth rates of heterotrophic protists? Evidence and implications for algal blooms in cold water. *Limnology and Oceanography* 52, 886-895.

Rose, J. M., N. Vora, M. P. D. Countway, J. G. Rebecca et A. C. David (2008). Effects of temperature on growth rate and gross growth efficiency of an Antarctic bacterivorous protist. *The ISME Journal* 3(2) : 252.

Rose, J. M., Feng, Y., DiTullio, G. R. et al. (2009a) Synergistic effects of iron and temperature on Antarctic phytoplankton and microzooplankton assemblages. *Biogeosciences*, 6, 3131–3147.

Rose, J. M., Y. Feng, C. J. Gobler, R. Gutierrez, C. E. Hare, K. Leblanc et D. A. Hutchins (2009). Effects of increased pCO₂ and temperature on the North Atlantic spring bloom. II. Microzooplankton abundance and grazing. *Marine Ecology Progress Series* 388: 27-40.

Rossoll, D., R. Bermúdez, H. Hauss, K. G. Schulz, U. Riebesell, U. Sommer et M. Winder (2012). Ocean Acidification-Induced Food Quality Deterioration Constrains Trophic Transfer (Ocean Acidification Constrains Trophic Transfer). *PLoS ONE* 7(4): e34737.

Rossoll, D., U. Sommer et M. Winder (2013). Community interactions dampen acidification effects in a coastal plankton system. *Marine Ecology Progress Series* 486: 37-46.

Rost, B., B. Rost, I. Zondervan et D. Wolf-Gladrow (2008). Sensitivity of phytoplankton to future changes in ocean carbonate chemistry: current knowledge, contradictions and research directions. *Marine Ecology Progress Series* 373: 227-237.

Runge, J. A., P. J. S. Franks, W. C. Gentleman, B. A. Megrey, K. A. Rose, F. E. a. Werner et B. A. Zakardjian (2005). Diagnosis and prediction in variability in secondary production and fish recruitment processes: Developments in physical-biological modeling. *The Sea, the Global Coastal Ocean: Multi-Scale Interdisciplinary Processes*, A. R. a. Robinson et K. Brink. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass, edited by Chap. 14, pp. 413- 474, 13.

Saiz, E. et A. Calbet (2010). Copepod feeding in the ocean: scaling patterns, composition of their diet and the bias of estimates due to microzooplankton grazing during incubations. *Hydrobiologia* 666(1) : 181-196.

Sala, M. M. A., F. L. V., J. A. Balague, E. Boras, C. Borrull, L. Cardelu's, A. Cros, A. Gomes, A. Lopez-Sanz, R. A. Malits, M. Marti'nez, J. Mestre, H. Movilla, E. Sarmiento, D. Va'zquez-Dom'nguez, J. P. Vaque, A., E. Calbet, J. M. Calvo, C. Gasol et a. C. M. Pelejero (2015). Contrasting effects of ocean acidification on the microbial food web under different trophic conditions. *ICES Journal of Marine Science*.

Sanders, R. W. (1987). Tintinnids and other microzooplankton e seasonal distributions and relationships to resources and hydrography in a Maine estuary. *Journal of Plankton Research* 9, 65-77.

Sarmiento, J., R. Slater, R. Barber et L. a. o. Bopp (2004). Response of ocean ecosystems to climate warming. *Global Biogeochem Cycle* 18, GB3003.

Schulz, K. G., Bellerby, R. G. J., Brussaard, C. P. D., B'udenbender,, C. J., J., Engel, A., Fischer, M., Koch-Klavsén, S., Krug,, L. S. A., S., Ludwig, A., Meyerh'öfer, M., Nondal, G., et A. Silyakova, Stuhr, A., and Riebesell, U.: (2013). Temporal biomass dynamics of an Arctic plankton bloom in response to increasing levels of atmospheric carbon dioxide. *Biogeosciences*, 10, 161–180.

Schulz, K. G., R. G. J. Bellerby, C. P. D. Brussaard, J. B'udenbender, J. Czerny, Engel, A., et M. Fischer, Koch-Klavsén, S., Krug, S. A., Lischka, S., Ludwig, A., Meyerhöfer, M., Nondal, G., Silyakova, A., Stuhr, A., and Riebesell, U. (2013). Temporal biomass dynamics of an Arctic plankton bloom in response to increasing levels of atmospheric carbon dioxide. *Biogeosciences*, 10, 161-180,

Schulz, K. G., U. Riebesell, R. G. J. Bellerby, H. Biswas, M. Meyerhöfer, M. N. Müller, J. K. Egge, J. C. Nejtgaard, C. Neill, J. Wohlers et E. Zöllner (2007). Build-up and decline of organic matter during PeECE III. *Biogeosciences Discussions* 4(6): 4539-4570.

Seuthe, L., K. Rokkan Iversen et F. Narcy (2010). Microbial processes in a high-latitude fjord (Kongsfjorden, Svalbard): II.Ciliates and dinoflagellates. *Polar Biology* 34(5): 751-766.

Sherr, B. F., E. B. Sherr et F. Rassoulzadegan (1988). Rates of digestion of bacteria by marine phagotrophic protozoa: temperature dependence. *Applied and environmental Microbiology* 54, 1091e1095.

Sherr, B., E. B. Sherr, D. A. Caron, D. a. Vaultot et A. Z. Worden (2011). Effect of ocean acidification on pelagic organisms and ecosystems In Jean Pierre Gattuso and Lina Hansson (eds). Exford University Press: 99-326.

- Sherr, B., E. Sherr, D. Caron et D. Vaillot (2007). Oceanic Protists. *Oceanography* 20:130-134.
- Sherr, E. B. et B. F. Sherr (1993). Preservation and storage of samples for enumeration of heterotrophic protists. *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. P. F. Kemp. Boca Raton, Fla., Lewis. 777 p.
- Sherr, E. B. et B. F. Sherr (1994). Bacterivory and herbivory: key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. *Microb Ecol* 28:223-235.
- Sherr, E. B. et B. F. Sherr (2009). Capacity of herbivorous protists to control initiation and development of mass phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology* 57: 253-262.
- Sherr, E. et B. Sherr (2007). Heterotrophic dinoflagellates: a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea. *Marine Ecology Progress Series* 352: 187–197.
- Sieburth, J. M., V. Smetacek et J. Lenz (1978). Pelagic ecosystem structure – heterotrophic compartments of plankton and their relationship to plankton size fractions – comment. *Limnology and Oceanography* 23(6), 1256-1263.
- Sime-Ngandol, T., M. Gosselin, S. a. Roy et J.-P. Chanut (1995). Significance of planktonic ciliated protozoa in the Lower St. Lawrence Estuary: comparison with bacterial, phytoplankton and particulate organic carbon. *Aquatic Microbial Ecology* 9: 243-258,1995
- Smith, G. (2005). The Gulf of St. Lawrence in winter: tides, mixing and water mass transformation. PhD thesis, McGill Univ. Montreal.
- Sommer, U., T. Hansen, O. Blum, N. Holzner, O. Vadstein et H. Stibor (2005). Copepod and microzooplankton grazing in mesocosms fertilised with different Si: N ratios: no overlap between food spectra and Si: N influence on zooplankton trophic level. *Oecologia* 142: 274–283.
- Spilling, K., K. G. Schulz, A. J. Paul, Tim Boxhammer, Eric P. Achterberg⁴, Thomas Hornick, Silke Lischka, Annegret Stühr, R. Bermúdez, Jan Czerny, Kate Crawford, Corina P. D. Brussaard, H.-P. G. and et U. Riebesell (2016). Effects of ocean acidification on pelagic carbon fluxes in a mesocosm experiment. *Biogeosciences*, 13, 6081-6093.
- Starr, M., L. St-Amand, L. Devine et L. Bérard-Therriault. (2003). État du phytoplancton dans l'Estuaire et le Golfe du Saint-Laurent en 2002. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2003/103.

- Stathmann, R. R. (1967). Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnology and Oceanography* 12: 411-418.
- Stibor, H., O. Vadstein, S. Diehl, A. Gelzleichter, T. Hansen, F. Hantzsche, A. Katechakis, B. Lippert, K. Løseth, C. Peters, W. Roederer, M. Sandow, L. Sundt-Hansen et Y. Olsen (2004). Copepods act as a switch between alternative trophic cascades in marine pelagic food webs. *Ecology Letters* 7(4): 321-328.
- Stocker, T. (2014). *Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. New York, Cambridge University Press.
- Stoecker, D. K. (1999). Mixotrophy among dinoflagellates. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 46,397 - 401
- Stoecker, D. K., Gifford, D.J., Putt, M., (1994). Preservation of marine planktonic ciliates: loss and cell shrinkage during fixation. *Marine Ecology Progress Series* 110, 293-299.
- Stoecker, D. K., L. H. Davis and D. M. Anderson (1984). Fine scale spatial correlations between planktonic ciliates and dinoflagellates. *Journal of Plankton Research* 6, 829e842.
- Stumm, W. J. J. M. (1996). *Aquatic Chemistry. Chemical Equilibria and Rates in Natural Waters*. Wiley Inc, New York.
- Suffrian, K., P. Simonelli, J. Nejstgaard, S. Putzeys, Y. Carotenuto et A. Antia (2008). Microzooplankton grazing and phytoplankton growth in marine mesocosms with increased CO₂ levels. *Biogeosciences* 5(4) : 1145-1156.
- Sun, J., Y. Feng, Y. Zhang et D. Hutchins (2007). Fast microzooplankton grazing on fast-growing, low-biomass phytoplankton: a case study in spring in Chesapeake Bay, Delaware Inland Bays and Delaware Bay. *Hydrobiologia* 589(1): 127-139.
- Sundt-Hansen, L. E., Y. Olsen, H. Stibor, M. Heldal and O. Vadstein (2006). Trophic cascades mediated by copepods, not nutrient supply rate, determine the development of picocyanobacteria. *Aquatic Microbial Ecology*, 45, 207 – 218.
- Taucher, J., L. T. Bach, T. Boxhammer, A. Nauendorf, Eric P. Achterberg, María Algueró-Muñiz, Javier Arístegui, Jan Czerny, Mario Esposito, Wanchun Guan, Mathias Haunost, Henriette Horn, Andrea Ludwig, Jana Meyer, Carsten Spisla, Michael Sswat, Paul Stange et U. Riebesell (2017). Influence of ocean acidification and deep-water upwelling on oligotrophic plankton communities in the subtropical North Atlantic: Insights from an in situ mesocosm study. *Front. Mar. Sci.* 4:85.

- Taylor, F. J. R., Ed. (1987). *The Biology of Dinoflagellates*. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne: Blackwell scientific publications.
- Team, R. C. (2014). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Thompson, G. A., V. A. Alder, D. Boltovskoy, & et F. Brandini (1999). Abundance and biogeography of tintinnids (Ciliophora) and associated microzooplankton in the southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Plankton Research*, 21, 1265–1298.
- Thronsen, J. (1978). Preservation and storage. *Phytoplankton manual*. A. Sournia. Paris: UNESCO. pp. 69-74.
- Tremblay, J.-E., L. Legendre et J.-C. Therriault (1997). Size-fractionated effects of vertical stability on the biomass and production of phytoplankton in a large estuarine system. *Estuarine Coastal Shelf Sci* 45, 415 – 431.
- Turley, C. et H. Findlay (2016). Ocean acidification. *Climate change: observed impacts on planet earth*. T. M. Letcher. Amsterdam, Netherlands, Elsevier: xxiv, 608 pages.
- Turley, C. et H. S. Findlay (2016). Ocean acidification *Climate Change*. Encyclopedia of Estuaries. T. M. Cronin. Netherlands. Dordrecht, Springer.
- Turley, C. et K. Boot (2010). UNEP emerging issues: Environmental consequences of ocean acidification: A threat to food security, United Nations Environment Programme.
- Turriff, N., J. A. a. Runge et A. D. Cembella (1995). Toxin accumulation and feeding behaviour of the planktonic copepod *Calanus finmarchicus* exposed to the red - tide dinoflagellate *Alexandrium excavatum*. *Marine Biology* 123, 55 - 64
- Underwood, A. J. et M. G. Chapman (2016). Ecological monitoring *Encyclopedia of Estuaries*. Netherlands, Dordrecht, Springer
- Utermohl, H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Plankton-Methodik. *Mitt Int Ver Theor Angew Limnol* 9:1–38.
- Verity, P. G. et C. Langdon (1984). Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen, and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. *Journal of Plankton Research*, 6(5), 859–868.
- Vézina, A. F., S. Demers, I. Laurion, T. Sime-Ngando, S. Kim Juniper et L. Devine (1997). Carbon flows through the microbial food web of first-year ice in resolute passage (Canadian High Arctic). *Journal of Marine Systems* 11(1): 173-189.

White, L., F. Johns et M. Tremblay (1997). Évaluation du milieu marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Dartmouth, N.-É., Pêches et Océans Canada.

Whiteley, N. M. (2011). Physiological and ecological responses of crustaceans to ocean acidification. *Marine Ecology Progress Series* 430: 257-271.

Wisshak, M., C. Schönberg, A. Form et A. Freiwald (2012). "Ocean Acidification Accelerates Reef Bioerosion (Ocean Acidification Accelerates Reef Bioerosion)." *PLoS ONE* 7(9): e45124 7(9).