



EFFETS DES APPORTS ANTHROPIQUES EN AZOTE SUR LA COMMUNAUTÉ BACTÉRIENNE DE L'ESTUAIRE MARITIME DU SAINT-LAURENT EN CONDITIONS CONTRÔLÉES

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© OCÉANE TARA CLAUDY REIGNIER

NOVEMBRE 2020

Composition du jury :

Christian Nozais, président du jury, UQAR

Karine Lemarchand, directrice de recherche, UQAR-ISMER

**Michel Starr, codirecteur de recherche, Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans
Canada**

Richard Saint-Louis, examinateur externe, UQAR

Dépôt initial le 10 août 2020

Dépôt final le 27 novembre 2020

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.

« Il y a le possible, cette fenêtre du
rêve ouverte sur le réel. » - **Victor Hugo**

REMERCIEMENTS

En premier lieu, je souhaite sincèrement remercier ma directrice de recherche, Karine Lemarchand, pour son encadrement à toute épreuve et pour m'avoir transmis sa vision de la recherche. Très rigoureuse, disponible et pédagogue, elle amène ses étudiants à se dépasser et à produire un travail d'une grande qualité. Merci de m'avoir fait confiance, de m'avoir accompagné et soutenu tout au long de ce projet. Je tiens également à remercier mon co-directeur de recherche, Michel Starr, pour m'avoir transmis son expertise scientifique et permis de travailler au sein de son équipe à l'Institut Maurice-Lamontagne (Pêches et Océans Canada). Merci pour votre temps précieux et vos conseils qui m'ont permis de mûrir, tant sur le plan professionnel que personnel.

Merci également à Michel Gosselin pour son expertise scientifique, sa confiance et sa bienveillance. Merci à Liliane Saint-Amand et Kim Doiron pour leur aide précieuse en laboratoire, pour le traitement des données et leurs conseils.

Je tiens à remercier sincèrement Jean-François Briand de m'avoir accueilli au sein de son laboratoire à l'université de Toulon (France) et de m'avoir partagé son expertise sur l'analyse bio-informatique de données métagénomiques d'amplicon. Merci à Québec-Océan et à ma directrice de recherche de m'avoir donné l'opportunité financière de faire ce stage de perfectionnement. Un gros merci à Julie Foulon de m'avoir aidé à traiter statistiquement les données métagénomiques.

Un merci particulier à toute l'équipe Seco.net qui a rendu possibles les expérimentations en mésocosme : Pascal Rioux, Bruno Cayouette, Nathalie Morin, Christian Boutot, Dominique Lavallée, Mélanie Simard, Michael Scarratt, Gabrièle Deslongchamps, Vincent Villeneuve, Jade Paradis-Hautcoeur, Delphine Béland, Jenny Lapierre, Constance Duffaud et les autres...

Ensuite, du fond du cœur, je tiens à remercier mes parents, mon frère, ma sœur et ma tante pour leur incommensurable soutien. Merci de m'avoir toujours soutenue et d'avoir toujours cru en moi. Merci de m'avoir appris la persévérance et à aller au bout de mes rêves. Merci d'avoir compris et encouragé chacun de mes projets.

Enfin, je souhaite remercier toutes les personnes qui m'ont soutenue de toutes les façons possibles, et plus particulièrement Romain et Isabelle pour leur immense soutien et leur générosité, Anne-Hélène pour toutes nos aventures, Vincent pour m'avoir fait grandir, et toutes les autres.

RÉSUMÉ

La climatologie de l'azote dans le système hydrologique du Saint-Laurent (Canada) au cours des 50 dernières années a permis de constater une augmentation rapide de la concentration d'azote total et un déséquilibre des rapports d'azote inorganique et organique de l'amont vers l'aval relié à une modification récente de l'utilisation anthropique du bassin versant (agriculture et urbanisation). La gestion durable des apports en nutriments dans le système du Saint-Laurent nécessite d'identifier les réponses quantitatives et qualitatives des communautés planctoniques microbiennes, élément clé de la structure et du fonctionnement de l'écosystème aquatique, face à l'augmentation et la modification de ces nouveaux apports azotés. Des expériences de contamination en milieu contrôlé, soit en mésocosmes, ont été effectuées en août 2018 afin de caractériser les effets de la nature et de la quantité d'azote disponible sur la structure et le métabolisme de la communauté bactérienne indigène de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL). Un échantillonnage journalier a permis de suivre l'abondance des bactéries totales, libres et attachées aux particules, la diversité bactérienne totale, la production bactérienne totale, libre et attachée, ainsi que la diversité métabolique de la communauté bactérienne au cours du temps. Selon notre schéma expérimental, la nature et la quantité d'azote issues des apports fluviaux n'ont pas eu d'effet statistiquement significatif sur la structure et le métabolisme de la communauté bactérienne. Dans les différentes conditions testées, l'apport de nutriment n'apparaît donc pas comme un facteur majeur de contrôle direct de la communauté bactérienne. Les interactions trophiques de la communauté bactérienne avec le phytoplancton et les virus apparaissent comme les facteurs majeurs contrôlant la dynamique de cette communauté. Les conditions expérimentales simulant la mise en place hypothétique d'une réglementation des rejets d'azote anthropiques en milieu naturel visant une réduction de 50 % de l'azote retrouvé dans les eaux fluviales ont limité de façon significative la production primaire et l'abondance des bactéries attachées par rapport aux autres conditions testées. Une telle réduction des apports en azote dans les eaux de l'estuaire maritime du Saint-Laurent serait donc susceptible de réduire la sédimentation des bactéries attachées vers les eaux profondes, et ainsi réduire la respiration bactérienne dans ces eaux permettant de limiter l'expansion des zones hypoxiques.

Mots-clés : Communauté bactérienne, Azote, Estuaire du Saint-Laurent, Mésocosmes, Activités anthropiques, Bactéries attachées et libres, Nitrate, Urée, Conditions contrôlées

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	V
RÉSUMÉ	VI
PROBLÉMATIQUE	1
1 Les zones estuariennes	2
1.1 Zone réceptacle des apports anthropiques	2
1.2 L'azote en milieu estuarien	4
1.2.1 Élément limitant de la production estuarienne	4
1.2.2 Augmentation de l'azote dans les estuaires	5
2 Le système hydrologique du Saint-Laurent	6
2.1 L'estuaire du Saint-Laurent : une zone de transition entre les environnements d'eau douce et d'eau salée	7
2.2 L'estuaire du Saint-Laurent : une zone réceptacle des apports anthropiques	9
2.3 La climatologie de l'azote dans le système du Saint-Laurent	11
2.3.1 Augmentation de l'azote	11
2.3.2 Modification de la nature de l'azote relargué par les intrants	12
3 Les effets directs et indirects de l'azote sur les communautés planctoniques pélagiques de l'EMSL	15
3.1 Les réseaux trophiques planctoniques pélagiques inférieurs à 250 µm	15
3.2 Compétition pour l'azote	19
3.3 Objectifs de l'étude	20
MATÉRIELS ET MÉTHODES	23
1 Mésocosmes	24
2 Plan expérimental	25
3 Variables mesurées	26
3.1 Structure de la communauté bactérienne	26
3.1.1 Abondance des bactéries hétérotrophes et des virus	26
3.1.2 Diversité taxonomique	27
3.2 Métabolisme de la communauté bactérienne	29
3.2.1 Production bactérienne	29
3.2.2 Diversité métabolique	30
4 Analyses statistiques	31
4.1 Abondance des bactéries hétérotrophes et production bactérienne	31
4.2 Diversité taxonomique	31
4.3 Diversité métabolique	32

RÉSULTATS.....	33
1 Variables physico-chimiques	34
1.1 Salinité, température, pH, O ₂ et CO ₂	34
1.2 Variations des nutriments dissous	35
1.3 Variation de la concentration de la chlorophylle <i>a</i>	37
2 Structure de la communauté bactérienne	38
2.1 Abondance des bactéries hétérotrophes	38
2.1.1 Bactéries totales	38
2.1.2 Bactéries libres	39
2.1.3 Bactéries attachées.....	39
2.2 Abondance virale	41
2.3 Diversité taxonomique	42
2.3.1 Diversité ALPHA	42
2.3.2 Diversité BETA.....	44
2.3.3 Composition taxonomique	46
3 Métabolisme de la communauté bactérienne.....	49
3.1 Production bactérienne	49
3.2 Diversité métabolique	51
DISCUSSION	52
CONCLUSION	63
ANNEXES	65
RÉFÉRENCES.....	81

PROBLÉMATIQUE

1 Les zones estuariennes

Uniques et dynamiques, les estuaires sont les écosystèmes les plus productifs à l'échelle mondiale (Nixon *et al.* 1986 ; Bianchi 2007). Fournissant des services écosystémiques estimés à 12 600 milliards de dollars américains par année (Costanza *et al.* 2001), les écosystèmes estuariens sont parmi les systèmes naturels les plus utilisés par l'Homme, mais également les plus menacés (Lotze *et al.* 2006 ; Worm *et al.* 2006 ; Halpern *et al.* 2008 ; Barbier *et al.* 2011). Zone de transition entre les milieux d'eau douce et d'eau salée, la dégradation de leur écosystème due aux activités humaines est intense et croissante (Valiela *et al.* 2001 ; MEA 2005 ; Orth *et al.* 2006 ; Waycott *et al.* 2009 ; Barbier *et al.* 2011), affectant ainsi plusieurs services écosystémiques essentiels (Worm *et al.* 2006) tels que le nombre de pêcheries viables (non effondrées) (déclin de 33 %), la fourniture d'habitats d'alevinage, les herbiers marins (déclin de 69 %) et les services de filtration et de désintoxication fournis par la végétation submergée et les zones humides (63 % de déclin).

Néanmoins, l'ampleur et les caractéristiques morpho-dynamiques de chaque estuaire dépendent de plusieurs facteurs parmi lesquels, les influences marines (les marées, les vagues, l'afflux de l'eau salée), les influences dulcicoles (flux d'eau douce, les sédiments, les alluvions), les caractéristiques propres du bassin versant (taille, qualité hydrologique et géologique), la zone géologique concernée, ou encore le degré d'anthropisation du milieu (ports, digues, barrages, dragages, entretiens des chenaux) (Bianchi 2007).

1.1 Zone réceptacle des apports anthropiques

Les bassins versants des estuaires sont parmi les zones les plus peuplées au monde. À la fin des années 90, 61 % de la population mondiale vivait le long des marges côtières (Alongi 1998). D'ici 2025, les prédictions démographiques estiment que 75 % de la population mondiale résidera le long des estuaires et des zones côtières (Tilman *et al.* 2001 et 2011), intensifiant ainsi les pressions anthropiques sur les zones estuariennes. Les répercussions de ces changements démographiques ont des effets néfastes sur le cycle biogéochimique global dans les estuaires (Vitousek *et al.* 1997 ; Filoso *et al.* 2006 ; Howart *et al.* 2011). En effet, l'intensification des activités anthropiques a

considérablement accéléré les flux de nutriments vers les estuaires et les écosystèmes marins côtiers au cours des 50 dernières années (Smil 2001 ; Galloway et Cowling 2002 ; Galloway *et al.* 2002 ; Glibert *et al.* 2006 ; Howarth 2008; Glibert *et al.* 2010 ; Howarth *et al.* 2011 ; Pinckney *et al.* 2011 ; Glibert *et al.* 2014), provoquant une eutrophisation généralisée de certains systèmes tels que le système estuarien de la Loire (France), du Potomac (USA), du Patuxent (USA) (Testa *et al.* 2008), de certaines baies côtières telles que la Baie de Chesapeake (Fisher *et al.* 1992 ; Kemp *et al.* 2005), la Baie de San Francisco Bay (Cloern *et al.* 1983 ; Smith et Hollibaugh 2006), ou encore des zones marines peu profondes influencées par les apports de grands fleuves comme la partie orientale de la Mer du Nord, de la Baltique, et du nord de l'Adriatique (Granéli *et al.* 1990 ; Nixon 1995 ; NRC 2000 ; Rabalais 2002 ; Pinckney *et al.* 2011). L'enrichissement en nutriments a un impact important dans les estuaires (Flindt *et al.* 1999 ; Howarth *et al.* 2000, 2002 ; Boyer *et al.* 2002). Toutefois, l'augmentation mondiale des flux d'éléments nutritifs n'a pas été répartie de façon uniforme à l'échelle du globe et certaines régions ont connu des changements beaucoup plus importants que d'autres (Howarth *et al.* 2011). L'étude complète de l'état trophique des estuaires du continent américain a mis en évidence que plus de 80 estuaires, représentant 65 % de la superficie totale des estuaires mondiaux, présentaient actuellement des signes d'eutrophisation modérées à élevées (Bricker 1999 ; Pinckney *et al.* 2011). Ainsi, aux États-Unis, les deux tiers des estuaires sont dégradés en raison de l'apport excessif de nutriments, ce qui entraîne un appauvrissement en oxygène dissous (hypoxie et anoxie), la perte d'habitats essentiels comme les herbiers marins et les récifs coralliens, des changements dans la structure écologique, incluant la perte de la biodiversité, et l'augmentation de l'incidence et de la durée des proliférations d'algues nuisibles (NRC 2000 ; Bricker *et al.* 2008 ; Howarth *et al.* 2011 ; Pinckney *et al.* 2011). Au cours des 30 dernières années, de nombreuses zones estuariennes et côtières sont donc passées d'écosystèmes équilibrés et productifs à des écosystèmes subissant des changements trophiques soudains, des altérations biogéochimiques et une détérioration de la qualité de l'habitat (Testa *et al.* 2008 ; Pinckney *et al.* 2011). L'augmentation des charges en éléments nutritifs et en matière organique (MO), via les rejets d'eaux usées, le ruissellement agricole ou encore les dépôts atmosphériques (Jickells 2005), constitue une menace pour l'équilibre des écosystèmes des zones côtières dans le monde entier (Paerl 2006 ; Cloern 2001). L'apport croissant de nutriments a de nombreuses conséquences indésirables, notamment la prolifération d'algues toxiques, nuisibles et opportunistes (Paerl 1988), le développement de l'hypoxie ou de l'anoxie des eaux profondes

(Diaz 2001 ; Diaz et Rosenberg 2008), la perte de végétation aquatique submergée (Duarte 1995), l'acidification des océans, les modifications de structure du réseau trophique (McClelland et Valiela 1998), ou encore la réduction du rendement des pêches (Costanza *et al.* 1997 et 2014). Les préoccupations concernant l'eutrophisation dans les estuaires du monde entier ont conduit à la mise en place de programmes ambitieux de surveillance de la qualité de l'eau, conçus en partie, pour évaluer la réponse aux changements de la charge en éléments nutritifs (Cloern 2001 ; Waters 2000; Conley *et al.* 2002 ; Howarth *et al.* 2003 ; Howarth *et al.* 2011). Cependant, ces données de surveillance n'ont pas pu évaluer entièrement la réponse de l'écosystème estuarien face à un enrichissement nutritif dû à des changements plus complexes attribués aux interactions entre les processus climatiques, anthropiques et écologiques (Paerl *et al.* 2006 ; Howarth *et al.* 2011). À la fin du XXe siècle, après les révolutions industrielles et agricoles, les flux mondiaux de nutriments des rivières vers les zones estuariennes étaient deux fois plus élevés pour l'azote (N) (Howarth *et al.* 1996 ; Galloway *et al.* 2004 ; Boyer et Howarth 2008) et trois fois plus élevés pour le phosphore (P) (Howarth 1995 ; Zhang *et al.* 2017) qu'auparavant. Dans de nombreux pays industrialisés, des réductions de la charge en éléments nutritifs, et particulièrement en phosphore (P), ont été mises en œuvre dans de nombreux systèmes estuariens et côtiers pour améliorer les conditions de qualité de l'eau (Conley *et al.* 2002 ; Kemp *et al.* 2005 ; McCrackin *et al.* 2018). Les apports en phosphore ont fortement diminué en raison des améliorations apportées aux usines de traitement des eaux usées au début du XXIe siècle, tandis que la contamination par l'azote, provenant essentiellement des pratiques agricoles, et donc ne passant pas par les usines de traitements des eaux usées, à continuer d'augmenter (Howarth *et al.* 2011; Howarth 2008 ; Zhang *et al.* 2017).

1.2 L'azote en milieu estuarien

1.2.1 Élément limitant de la production estuarienne

Bien qu'il soit généralement admis que le phosphore est le nutriment limitant la productivité des écosystèmes d'eau douce (Carritt et Goodgal 1954 ; Hutchinson 1957 ; Pomeroy *et al.* 1965 ; Schindler 1974 ; Fox *et al.* 1986, Levine *et al.* 1986 ; Froelich 1988 ; Hecky et Kilham 1988), et l'azote le nutriment limitant la productivité des écosystèmes marins (Ryther & Dunstan 1971 ;

Frithsen 1995 ; Howarth *et al.* 1996 ; Nixon *et al.* 1996 ; Howarth et Marino 1998), des problèmes se posent quant à la gestion des éléments nutritifs dans les systèmes estuariens (Waters 2000). En effet, en raison de leur statut de zone de transition entre l'eau douce et l'eau salée, des limitations en P et en N peuvent coexister au sein des écosystèmes estuariens à différentes échelles temporelles et spatiales (D'Elia *et al.* 1986 ; Howarth 1988 ; Caraco 1988 ; Fisher *et al.* 1992 ; Malone *et al.* 1996). La différence de limitation des nutriments entre les systèmes d'eau douce et les systèmes marins peut être causée par des changements dans l'apport d'azote, l'apport de phosphore, ou les deux (Howarth et Paerl 2008). De surcroît, les fluctuations des apports d'eau douce (Boynton et Kemp 2000), la stratification de la colonne d'eau et le temps de séjour des nutriments (Cloern *et al.* 1983; Howarth *et al.* 2000) dû aux variations climatiques, affectent directement les concentrations en éléments nutritifs dans les systèmes estuariens et peuvent dans certains cas masquer les réponses des écosystèmes (Howarth *et al.* 2000 ; Paerl *et al.* 2006). Ainsi, Smith (2006) insiste sur la nécessité de cerner le lien quantitatif entre la concentration en nutriments et l'état du milieu afin d'évaluer les risques d'eutrophisation et de déterminer le niveau auquel la charge nutritive doit être maintenue, ou réduite, pour obtenir la qualité d'eau visée. Dans l'état actuel des connaissances, Howarth *et al.* (1996), appuyés par d'autres études (Ryther 1954 ; Ryther et Dunstan 1971 ; Vince et Valiela 1973 ; Boynton *et al.* 1982 ; Nixon *et al.* 1986 ; Granéli *et al.* 1990 ; Nixon 1995 ; Howarth 2008), recommandent la limitation des apports d'azote, et dans une moindre mesure de phosphore, vers les estuaires et les zones côtières afin d'éviter ou de limiter leur eutrophisation.

1.2.2 Augmentation de l'azote dans les estuaires

La contamination par l'azote a considérablement augmenté au cours des dernières décennies en raison de la production accrue d'azote réactif (c-à-d. biodisponible) dans les engrais et par la combustion de combustibles fossiles (Vitousek *et al.* 1997 ; Galloway *et al.* 2004 ; Howarth 2004). La répartition mondiale de N réactif est loin d'être uniforme et la contamination des eaux côtières en N est plus grande là où l'activité agricole et l'urbanisation sont les plus importantes (Howarth 2008). Dans certaines régions du globe, comme la mer du Nord et la mer Jaune, les activités anthropiques ont entraîné une modification positive des flux d'azote vers le milieu aquatique de 10

à 15 fois, tandis que dans d'autres régions, comme la baie d'Hudson et le Labrador, ce sont les conséquences des changements climatiques qui ont eu le plus d'effets sur les flux d'azote (Howarth *et al.* 2000 ; Howarth 2003). Pour exemple, aux États-Unis, les activités anthropiques ont multiplié en moyenne par six les flux d'azote vers les systèmes estuariens (Howarth *et al.* 2002; Howarth 2003). Aujourd'hui, il existe un consensus scientifique selon lequel l'azote représente le plus grand problème de contamination dans les eaux côtières du monde, et l'une des plus grandes menaces pour le fonctionnement écologique des écosystèmes estuariens (Nixon 1995 ; Howarth *et al.* 2000 b ; NRC 2000 ; Howarth et Marino 2006 ; Howarth 2008).

2 Le système hydrologique du Saint-Laurent

Un des plus importants en Amérique du Nord, le système hydrographique du Saint-Laurent (Canada) relie les Grands Lacs à l'Océan Atlantique Nord (long de 1 197 km d'après l'Encyclopédie canadienne), et présente un bassin de versant de 1 320 000 km² (El-Sabh et Silverberg 2012) reliant 3 zones hydrologiques différentes : le fleuve, l'estuaire et le golfe (El-Sabh et Murty 1990). Ce système est aujourd'hui soumis à une augmentation des charges nutritives et/ou à l'altération de la chimie des éléments nutritifs présents en raison des activités anthropiques de son bassin versant, pouvant influencer et interagir sur les services écosystémiques du système, tel que la pêche commerciale, l'aquaculture marine, ou encore le tourisme (Pêches et Océans Canada 2013).

Le système hydrologique du Saint-Laurent draine plus de 25 % des réserves mondiales d'eau douce (Dufour *et al.* 2010 ; Environnement Canada 2017), avec un débit annuel moyen de 12 000 m³ s⁻¹ à la hauteur de la ville de Québec (Bourgault et Koutitonsky 1999), et apporte, à lui seul, plus de 1 % de l'eau de ruissellement de la surface terrestre au milieu océanique (El-Sabh *et al.* 1979). Ainsi, le patron de circulation générale des masses d'eau dans le système du Saint-Laurent se caractérise par une pénétration des eaux de l'océan Atlantique en profondeur par le détroit de Cabot. Les eaux salées profondes remontent ensuite le chenal Laurentien (chenal glaciaire de 250–500 m et long de 1300 km) vers la région de l'embouchure du Saguenay où elles émergent, riches en éléments nutritifs et pauvres en oxygène (Coote et Yeats 1979 ; Savenkoff *et al.* 1996 ; Vincent

et al. 1996). Par l'action des marées et dans une zone étroite où le fond passe de 300 à 50 m sur une distance de 10 à 20 km, un intense brassage de trois masses d'eau distinctes est créé : les eaux saumâtres du fjord du Saguenay, les eaux de surface de l'estuaire moyen et les eaux profondes froides et salées du chenal Laurentien (Koutikonsky et Budgen 1991 ; White 1997 ; Bérard-Therriault *et al.* 1999). Cette zone de résurgence marine est à l'origine d'une très forte productivité du milieu et favorise la présence d'une grande diversité d'organismes biologiques (Nixon *et al.* 1986 ; Vincent et Dodson 1999 ; Bouchard 2016). Dans la zone de l'Estuaire maritime et du Golfe, les eaux superficielles s'écoulent vers le golfe tandis que les eaux profondes remontent vers l'Estuaire (Koutikonsky et Budgen 1991 ; White 1997 ; Bérard-Therriault *et al.* 1999). Par conséquent, la circulation de surface dans le système du Saint-Laurent est principalement gouvernée par les entrées d'eaux salées provenant de l'Atlantique et les apports d'eaux douces provenant de fleuve Saint-Laurent et d'autres affluents majeurs situés le long de la Côte-Nord, telles que les rivières Manicouagan et Aux-Outardes (Figure 1 ; Therriault et Levasseur 1985, 1986 ; Therriault *et al.* 1990), représentant des sources considérables en sels nutritifs et en matière particulaire en suspension (El-Sabh et Silverberg 1990, Lapierre et Frenette 2008).

2.1 L'estuaire du Saint-Laurent : une zone de transition entre les environnements d'eau douce et d'eau salée

Situé entre la pointe Est de l'île d'Orléans (Québec), correspondant à la limite d'intrusion des eaux salines d'origine marine, et la ville de Pointe-des-Monts (Québec), correspondant à l'ouverture de l'estuaire vers le golfe (Levasseur 1996), l'estuaire du Saint-Laurent (Figure 1) est une zone de front où se rencontrent des eaux marines provenant de l'océan Atlantique et les eaux douces s'écoulant des bassins versants des Grands Lacs et du fleuve Saint-Laurent (Saucier et Chassé 2000 ; Schwartz 2005 ; Gilbert *et al.* 2007). Par conséquent, cette zone de transition induit une importante variation des paramètres physico-chimiques du milieu (salinité, température, courant, densité, profondeur...) de l'amont vers l'aval (El-Sabh et Silverberg 1990 ; White et Johns 1997 ; Simons *et al.* 2006).

stratifiées : (1) une couche de surface qui montre de larges variations de température et de salinité en réponse aux variations saisonnières des débits d'eau douce et du réchauffement estival ; (2) une couche intermédiaire entre 50 et 150 mètres qui demeure toujours très froide et dont l'épaisseur varie d'année en année ; (3) une couche profonde d'eaux plus chaudes et plus salées provenant de l'Atlantique (Forrester 1964 ; Bugden 1981 ; Bérard-Therriault *et al.* 1999).

Ainsi, les eaux de l'estuaire du Saint-Laurent, caractérisées d'écotone par Basset *et al.* (2013), sont des eaux de transition affectées majoritairement par les facteurs suivants (en ordre décroissant d'importance) : (1) les caractéristiques hydrodynamiques incluant les propriétés physico-chimiques des masses d'eau selon des gradients horizontaux et verticaux (Davidson-Amott *et al.* 2002) du système (2) le lien entre le milieu terrestre et aquatique, et (3) le couplage pélagobenthique (variation des caractéristiques selon la profondeur et l'influence des sédiments sur la colonne d'eau). La zone de transition estuarienne du Saint-Laurent provoque donc une forte variabilité spatio-temporelle des caractéristiques chimiques, biologiques et sédimentaires, qui font du système hydrologique du Saint-Laurent un système dynamique et complexe (Saucier et Chassé 2000 ; Thibault *et al.* 2002).

2.2 L'estuaire du Saint-Laurent : une zone réceptacle des apports anthropiques

Abritant plus de 45 millions d'habitants (Alexander *et al.* 2010), et plus particulièrement le long des côtes de l'estuaire du Saint-Laurent : 860 000 personnes, 1,5 million d'hectares de terres agricoles, 21 usines de pâtes et papiers, 13 installations de traitements des minerais et plus de 200 usines de transformation du poisson (Alexander *et al.* 2010), le bassin versant du système hydrologique du Saint-Laurent est un bassin versant fortement urbanisé et modifié par les activités anthropiques. L'ensemble de ces perturbations entraîne une modification du cycle de l'eau (Page *et al.* 1995 ; Herbert 1999 ; Flindt *et al.* 1999 ; Mason *et al.* 2003) en augmentant, entre autres impacts, le ruissellement en surface vers les affluents, par rapport à un bassin versant naturel (Lapalme *et al.* 2008). La capacité de rétention des nutriments d'un bassin versant anthropisé comme celui du Saint-Laurent est inférieure à 15 % (Lapalme *et al.* 2008). Par conséquent, les

sources ponctuelles de nutriments, tels que les effluents industriels, urbains et agricoles, relâchent des concentrations importantes et croissantes de nutriments dans les eaux de l'exutoire (Anderson *et al.* 2002). Galloway *et al.* (2004) ont constaté que le flux d'azote vers les océans a augmenté de 43 à 81 Tg N.an⁻¹ en moins d'un demi-siècle au niveau mondial. Toutefois, en 1996, les eaux usées du continent nord-américain ne contribuaient encore qu'à 12 % des flux d'azote et de phosphore vers l'océan Atlantique Nord (Paré 2010). Les sources ponctuelles de nutriments, qui sont géolocalisables et contrôlables, contribuent moins aux rejets de nutriments dans l'environnement que les sources diffuses qui sont étendues sur un large territoire et difficiles à contrôler au cours d'une année (Paré 2010). Les sources diffuses de nutriments, représentées par les dépôts atmosphériques provenant d'activités agricoles, urbaines et industrielles, relâchent en continu des concentrations importantes et croissantes de nutriments dans les eaux de l'exutoire (Van Dolah 2000 ; Anderson *et al.* 2002), outrepassant les capacités de rétention des processus estuariens comme les zones humides qui filtrent jusqu'à 75 % des surplus anthropiques de N d'origine terrestre (Hamilton 2012 ; Jarvie *et al.* 2013 ; Sharpley *et al.* 2013 ; Van Meter *et al.* 2016). Selon Anderson *et al.* (2002), 20 à 40 % des intrants d'azote dans les eaux de l'exutoire proviennent de sources anthropiques d'origine atmosphérique. En 1991, un pic de concentration d'azote a été observé dans le bassin du Saint-Laurent principalement dû aux dépôts de N atmosphérique (Goyette 2018). Peñuelas *et al.* (2012) ont estimé que lorsque l'on considère l'utilisation d'engrais et les dépôts atmosphériques, le rapport molaire N / P déposé sur terre est compris entre 44 et 47, tandis que celui des plantes terrestres est généralement de 22 à 30, mais ce qui est encore plus préoccupant, c'est que le rapport N / P des intrants sur les océans est de 114 à 370, ce qui représente 10 à 20 fois le rapport stœchiométrique du plancton caractérisé par Redfield (1934).

L'augmentation des charges nutritives et/ou l'altération de la chimie des éléments nutritifs (Galloway et Cowling, 2002 ; Galloway *et al.* 2002 ; de Jonge *et al.* 2002 ; Howarth et Marino 2006 ; Howarth 2008) instiguent des effets directs et indirects sur la structure des écosystèmes et leurs fonctions à tous les niveaux de la chaîne trophique (Glibert 2017). Dans un système très dynamique, comme l'estuaire du Saint-Laurent (Grandpre, EI-Sabh et Salomon 1981 ; Levasseur 1996 ; Schwartz 2005), les charges nutritives sont majoritairement véhiculées par les intrants d'eau douce (fleuve Saint-Laurent, rivières, ruissellement), réceptacle des rejets des eaux urbaines, des eaux industrielles et des eaux agricoles (Saucier et Chassé 2000 ; Paerl *et al.* 2014). Plus particulièrement, Goyette (2018) a constaté une augmentation de la dégradation du bassin

hydrographique du Saint-Laurent et de ces eaux côtières suite à une intensification de l'utilisation des terres, le nombre de barrages, l'utilisation et le ruissellement des engrais riches en urée, la production animale et la déforestation, amenant une importante quantité d'éléments nutritifs dont différentes formes d'azote (minérale : nitrates et organique : urée) et de matière organique.

2.3 La climatologie de l'azote dans le système du Saint-Laurent

2.3.1 Augmentation de l'azote

La climatologie de l'azote dans le système du Saint-Laurent au cours de ces 50 dernières années (1970 - 2020) a permis de constater une augmentation de la concentration d'azote total dans le bassin hydrographique du Saint-Laurent et de ses eaux côtières (Figure 2) qui peut être relié à une modification récente de l'utilisation anthropique du bassin versant (Hudon *et al.* 2018 et 2017 ; Goyette 2018). Goyette (2018) précise que la concentration d'azote total dans le bassin du Saint-Laurent a augmenté de 4,5 fois depuis 1901. Cette augmentation de l'azote total peut être reliée à une augmentation de l'azote inorganique dissous (DIN) dans les eaux du Saint-Laurent. En effet, le fleuve du Saint-Laurent exportait 19 % de DIN vers l'estuaire en 1979 (Coote et Yeats 1979), 20 à 25 % en 1997 (Greisman et Ingram 1997), 18 % en 2001 (Savenkoff *et al.* 2001), et plus de 31 % en 2017 (Hudon *et al.* 2017). Par conséquent, au cours des 15 dernières années, l'exportation de DIN du fleuve Saint-Laurent vers l'estuaire a augmenté de plus de 10 %. Cette augmentation majeure peut être expliquée par une augmentation croissante des apports N dans les intrants du fleuve Saint-Laurent (Goyette 2018), simultanée à une augmentation de la température de l'eau, une diminution du niveau d'eau et une diminution des concentrations de phosphore dans la portion fluviale entre 1970 et 2016 (Hudon *et al.* 2018 et 2010). Les intrants du fleuve Saint-Laurent étaient responsables de l'exportation de $84 \times 10^3 \text{ t an}^{-1}$ de DIN vers l'estuaire en 1979 (Coote et Yeats 1979), $54,7 \times 10^3 \text{ t an}^{-1}$ de DIN en 2001 (Savenkoff *et al.* 2001), $85,2 \times 10^3 \text{ t an}^{-1}$ de DIN en 2008 (Poulin 2008), et enfin de $134 \times 10^3 \text{ t an}^{-1}$ de DIN en 2017 (Hudon *et al.* 2017). En comparaison, la remontée d'eau océanique à la tête du chenal laurentien exporte $300 \times 10^3 \text{ t an}^{-1}$ de DIN vers l'estuaire du Saint-Laurent (Savenkoff *et al.* 2001).

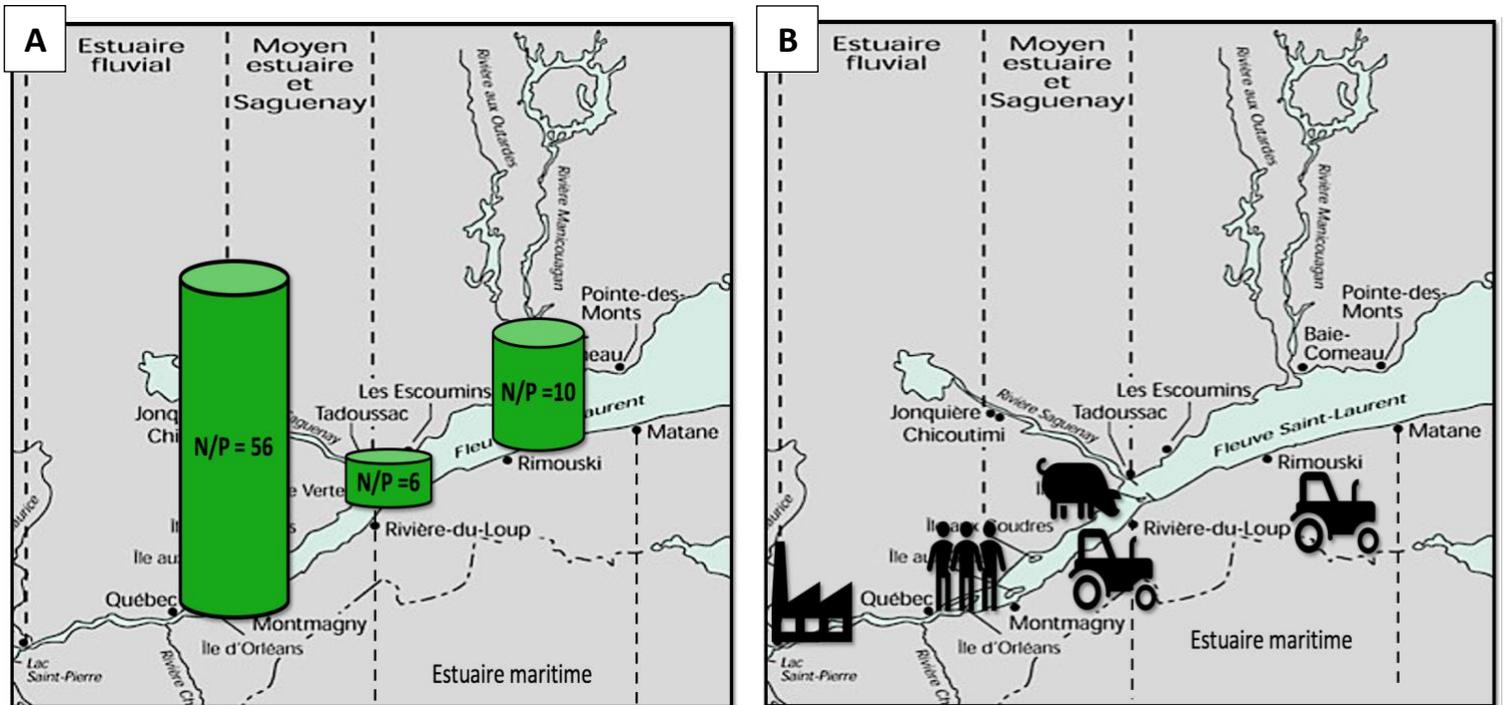


Figure 2. Représentations (A) des rapports stœchiométriques actuels de N (Azote totale) sur P (Phosphore) dans les eaux de Québec (Estuaire fluvial), Tadoussac (Estuaire moyen) et Rimouski (estuaire maritime) et (B) les activités anthropiques associées dans le système hydrologique du Saint-Laurent (Québec, Canada) selon Goyette (2018).

2.3.2 Modification de la nature de l'azote relargué par les intrants

La climatologie de l'azote dans le système du Saint-Laurent au cours de ces 50 dernières années (1970 - 2020) a également permis de constater une augmentation de la concentration d'azote organique dissous (DON) dans le bassin hydrographique du Saint-Laurent, et plus particulièrement dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Ce déséquilibre des rapports stœchiométriques actuels DON/DIN de l'amont vers l'aval du système du Saint-Laurent (Figure 3) est relié à une augmentation récente de la concentration d'urée dans les intrants due à la modification des activités agricoles sur le bassin versant (Constant et Sheldrick 1992 ; Seitzinger *et al.* 2002a, b ; Stepanauskas *et al.* 2002 ; Berman et Bronk 2003 ; Glibert *et al.* 2006 ; Glibert *et al.* 2014 ; Goyette 2018).

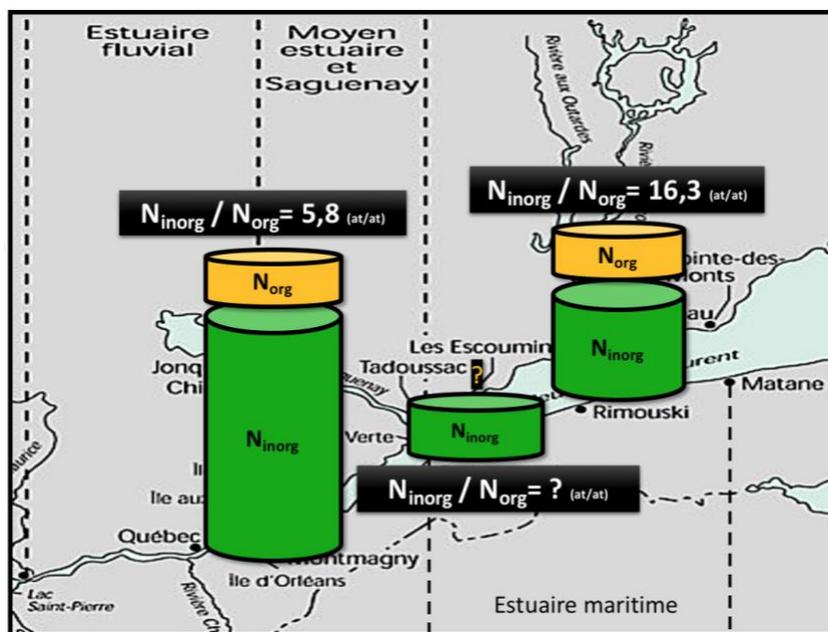


Figure 3. Représentation des rapports stœchiométriques actuels de N_{org} (DON) sur N_{inorg} (DIN) dans les eaux de Québec (Estuaire fluvial), Tadoussac (Estuaire moyen) et Rimouski (estuaire maritime) dans le système hydrologique du Saint-Laurent (Québec, Canada) selon Goyette (2018).

Entre 1901 et 1960, l'agriculture a épuisé les sols de leurs nutriments suite à l'empiètement et de la perte des milieux humides qui ont une grande capacité de rétention des charges nutritives (Hudon *et al.* 2017), et l'utilisation de fertilisants a rapidement basculé le système vers un système inefficace où $\sim 70\%$ des apports en N sont aujourd'hui perdus vers l'environnement (Goyette 2018). Or l'utilisation mondiale de l'urée comme engrais azoté a été multipliée par 100 au cours des quatre dernières décennies, avec un doublement au cours de la dernière décennie (Glibert *et al.* 2005, 2006, 2014). Jusque dans les années 1960, l'urée ne représentait qu'environ 5 % de l'utilisation mondiale d'engrais azotés (Smil et Emsley 2001 ; Glibert *et al.* 2006 ; FAO 2020). L'utilisation de l'urée a augmenté dans les années 80, si bien qu'elle représentait environ 40 % des engrais azotés mondiaux au début des années 90 (Smil 2001). Aujourd'hui, l'urée a dépassé le nitrate d'ammonium comme engrais azoté le plus courant (Overdahl *et al.* 1991), et représente plus de 50 % des engrais azotés utilisés mondialement (Glibert *et al.* 2006). De plus, l'utilisation mondiale d'urée s'étend au-delà des applications agricoles, celle-ci étant également largement utilisée dans les processus de fabrication et dans les aliments pour animaux (Glibert *et al.* 2006).

Bien qu'il soit admis que les engrais à base d'urée sont en grande partie retenus dans le sol, il existe plusieurs études qui font état d'un transport d'urée du sol vers les affluents hydriques (Glibert *et al.* 2005). Au milieu des années 90, environ un tiers du N dissous transporté par les rivières vers l'océan côtier était sous forme de DON (Harrison *et al.* 2005). Dans les rivières de la côte Est des États-Unis, l'urée peut représenter jusqu'à 100 % du DON présent avec un rapport atomique nitrate/urée de 0,2 à 9,8 at/at (Wiegner *et al.* 2006). En comparaison, dans la couche de surface de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent, le rapport atomique nitrate/urée varie de 0,1 à l'automne à 16 au printemps (Tremblay *et al.* 2000). Glibert *et al.* (2006) ont mesuré les concentrations d'urée en pourcentage du DON total à différentes échelles de temps dans plusieurs estuaires. Leurs résultats révèlent que l'urée, bien qu'il ne représente généralement que 5 % en moyenne du bassin de DON dans les estuaires, il peut dépasser les 40 %. Pour les systèmes aquatiques, cela est important, car une grande partie de ce DON est disponible pour une utilisation biologique (Antia *et al.* 1991 ; Seitzinger *et al.* 2002, 2005 ; Stepanauskas *et al.* 2002 ; Berman et Bronk 2003 ; Glibert et Legrand 2006 ; Bronk *et al.* 2007). En effet, la charge absolue en N, les formes chimiques de N et le ratio de N avec d'autres éléments chimiques (stœchiométrie des formes biodisponibles) véhiculés par les intrants naturels et anthropiques ont des impacts importants sur la qualité de l'eau en modifiant les patrons de limitation, la structure et la productivité des communautés au sein des systèmes aquatiques (Sturner et Elser 2002 ; Miyajima *et al.* 2009 ; Goyette 2018). Les estuaires sont donc particulièrement sensibles aux modifications d'apports azotés (Gearing et Pocklington, 1990), ce qui entraîne la mise en place de mécanismes physico-chimiques et biologiques complexes permettant le transfert de cet élément sous sa forme minérale ou organique dans les différents réservoirs du réseau trophique pélagique (d'Elbée 2016). Parmi les populations biologiques indigènes des estuaires, les communautés planctoniques constituent un maillon fondamental dans le transfert de l'azote au sein des réseaux trophiques supérieurs de par leur abondance et leur grande diversité taxonomique et métabolique.

3 Les effets directs et indirects de l'azote sur les communautés planctoniques pélagiques de l'EMSL

Les conséquences directes et indirectes de la modification des apports azotés sur la structure des communautés planctoniques du Saint-Laurent sont encore peu connues (UNESCO 1994). En effet, certains estuaires sont plus sensibles aux charges nutritives que d'autres (NRC 2000). Cela est dû en partie à l'interaction complexe de la limitation des nutriments, de la stratification des masses d'eau et de la disponibilité de la lumière dans les estuaires (Cloern 2001), ainsi qu'à l'influence du temps de séjour sur la structure de la communauté et les interactions écologiques (Howarth *et al.* 2000). Ces interactions sont encore relativement mal comprises et une meilleure compréhension des facteurs qui déterminent la sensibilité des estuaires aux nutriments pourrait éventuellement conduire à une meilleure gestion de la pollution des nutriments côtiers (NRC 2000 ; Howarth *et al.* 2003).

3.1 Les réseaux trophiques planctoniques pélagiques inférieurs à 250 μm

Cependant, à partir du modèle de limitation des nutriments de Nixon (1995), Cloern (2001) admet qu'une charge azotée en milieu estuarien a pour effet direct d'augmenter la production primaire, engendrant une forte biomasse riche en carbone organique particulaire, augmentant les dépôts de matière organique (MO), et donc favorisant une reminéralisation de la MO (Figure 4). C'est une relation dose-réponse directe : plus de nutriments alimentent plus de biomasses (Bricker *et al.* 1999 et 2008 ; Whitall *et al.* 2007). La production primaire est assurée par le phytoplancton, qui puise abondamment dans le réservoir des nutriments, en particulier l'azote et le phosphore minéraux (d'Elbée 2016). Le phytoplancton, le microzooplancton unicellulaire et certains éléments du mésozooplancton, représentant une abondante source de MOP (broutage, fragmentation, lyse, production de pelotes fécales, de kystes ou de spores), alimentent également le réservoir de MOD par la production d'exsudats organiques (ex : TEPs). La MOP produite est exportée par sédimentation vers les profondeurs océaniques (neige marine). Cette production exportée (PE) est une perte temporaire de matière organique pour l'écosystème pélagique superficiel (d'Elbée 2016).

Elle fera l'objet d'une minéralisation profonde et, après sa remontée en surface (ex : upwelling à la tête du chenal Laurentien), elle participera à la production nouvelle (PN) dans la zone euphotique de l'EMSL (Levasseur et Therriault 1987 ; Savenkoff *et al.* 1996). Ce recyclage s'effectue par l'intermédiaire de processus de reminéralisation bactérienne (Savenkoff *et al.* 1996).

En plus de ces organismes procaryotes photosynthétiques, la production de la biomasse marine est assurée par des bactéries hétérotrophes picoplanctoniques qui seules puisent par osmotrophie dans le stock de MOD (Castro et Huber 2010). Du fait du rapport élevé surface/volume des bactéries, leur capacité d'absorption de nutriments (MID) est plus importante que celle du phytoplancton, avec lesquels ils sont directement en compétition sur le stock de nutriments, en particulier lorsqu'il s'épuise. Dans certains cas, la prédation des bactéries par le nanoplancton hétérotrophe induit à la fois une diminution du flux sortant des nutriments via ces dernières, et une augmentation du flux rentrant par leur minéralisation, favorisant ainsi le développement du phytoplancton (d'Elbée 2016). MOD et MOP sont minéralisées *in situ* par le bactérioplancton, réalimentant ainsi le réservoir de nutriments, et diminuant d'autant le flux de MO exportée vers les profondeurs océaniques. Cette production de nutriments par la minéralisation *in situ* de la MO est dite « régénérée » (PR), et se surajoute au flux de la production nouvelle (PN) issue de la minéralisation profonde (Figure 4 ; d'Elbée 2016). L'activité bactérienne hétérotrophe permet ainsi au sein même de l'écosystème pélagique superficiel à la fois, la production de biomasse à partir de la matière organique issue de la chaîne trophique classique, et la régénération des nutriments. Dans les réseaux planctoniques, une troisième boucle trophique dite « virale » relie ainsi les organismes phytoplanctoniques et procaryotiques au pool de MOD alimenté par leur lyse (Weinbauer *et al.* 2011 ; Brum *et al.* 2015 ; d'Elbée 2016).

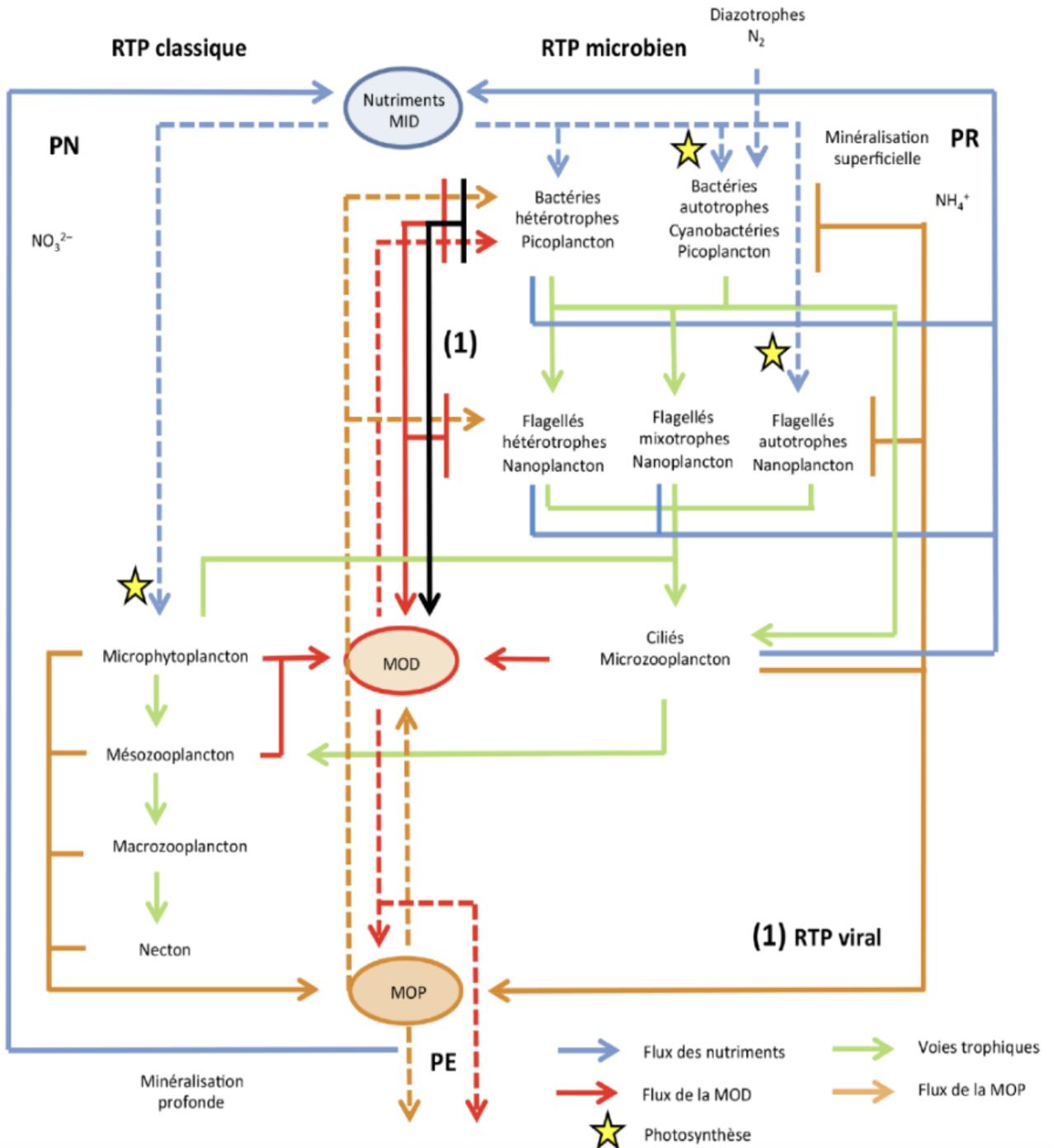


Figure 4. Schéma simplifié des réseaux trophiques planctoniques tiré de d'Elbée (2016). Les flux entrants sont en trait plein, les flux sortants en tirets. MID : matière inorganique dissoute ; MOD : matière organique dissoute ; MOP : matière organique particulaire ; PE : production exportée ; PN : production nouvelle ; PR : production régénérée ; RTP : réseau trophique planctonique.

Une réponse globale à l'augmentation de la charge azotée a été observée dans le système hydrologique du Saint-Laurent. L'accroissement des flux d'azote provenant des activités anthropiques du bassin versant du Saint-Laurent favorise une augmentation de la productivité primaire des eaux de surface de l'EMSL, augmentant le flux vertical de matière organique d'origine autochtone (Pocklington et Leonard 1979 ; d'Anglejan 1990 ; Gearing et Pocklington 1990). La reminéralisation bactérienne de la matière organique d'origine autochtone en profondeur, associée à un accroissement de la proportion d'eau chaude et pauvre en oxygène du Gulf Stream au détriment de la proportion d'eau froide et bien oxygénée du courant du Labrador, a eu pour conséquence la diminution des concentrations d'oxygènes à 300 m de profondeur dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent depuis les années 1930 (Gilbert *et al.* 2017 et 2005 ; Thibodeau *et al.* 2006).

Par conséquent, cette réponse directe, combinée à de nombreux facteurs de stress, peut donner lieu à des effets indirects secondaires tels que des proliférations d'algues nuisibles (HAB), la réduction de la pénétration de la lumière et de l'oxygène dissous, ou encore favoriser l'expansion des zones hypoxiques et anoxiques (Anderson *et al.* 2002 ; Glibert *et al.* 2005 ; Diaz et Rosenberg 2008 ; Heisler *et al.* 2008 ; Glibert et Burford 2017). Les effets spécifiques des charges nutritives azotées sur la structure et le fonctionnement des communautés biologiques estuariennes et marines sont toutefois difficilement observables et quantifiables dans le milieu naturel, dû aux facteurs abiotiques et biotiques fortement influencés par les changements globaux et d'autres altérations du système (Cloern 2001, Starr *et al.* 2004 et 2002 ; Paerl et Scott 2010 ; De Senerpont *et al.* 2014). La variabilité temporelle et spatiale des écosystèmes estuariens et la difficulté de quantifier les intrants de ces systèmes les rendent souvent difficiles à étudier par des approches *in situ* en conditions réelles. L'expérimentation en conditions contrôlées est alors une approche plus propice (Howarth, 1988). Ainsi, Shangguan *et al.* (2017) et McCarthy *et al.* (2009), ont pu démontrer, en conditions contrôlées, une modification de la composition de la communauté phytoplanctonique en faveur des cyanobactéries et dinoflagellés lorsque les rapports d'éléments nutritifs, dont le rapport Azote/Phosphore, augmentent, et que la forme de l'azote passe à des formes de plus en plus réduites chimiquement (cycle de l'azote en Annexe 1). Leurs études en mésocosmes ont donc permis d'établir la présence d'une variation de la composition de la communauté phytoplanctonique en fonction de la nature des éléments nutritifs et de leur ratio. Glibert *et al.*

(2017) ont confirmé que la nature de l'azote, outre sa quantité, peut avoir des effets sur la composition et le métabolisme de la communauté phytoplanctonique marine, même lorsque les nutriments présents dans le milieu ne sont pas limitants (Donald *et al.* 2011, 2013 ; Glibert et Burkholder 2011 ; Domingues *et al.* 2011 ; Jackson 2016 ; Shangguan *et al.* 2017). Les travaux de Donald *et al.* (2011) ont également permis d'affirmer que la nature de l'azote présent modifiait aussi de façon significative la productivité globale des écosystèmes. La quantité et la nature de l'azote sont donc susceptibles de changer la structure des communautés microbiennes et d'entraîner des potentielles modifications de fonction au sein du réseau trophique pélagique. Pour exemple, la communauté phytoplanctonique est dominée par les diatomées lorsque le ratio N / P est relativement faible et la concentration de N oxydé est relativement élevée. A contrario, la communauté phytoplanctonique est dominée par les dinoflagellés (présentant plusieurs espèces toxiques) et/ou les cyanobactéries (picocyanobactéries dans les eaux estuariennes et marines, *Microcystis* en eau douce) lorsque le ratio N / P est élevé et la concentration de N réduit est élevée (Glibert *et al.* 2017). Les apports d'azote peuvent alors potentiellement affecter la structure et le métabolisme des communautés microbiennes, mais peuvent également avoir des effets potentiels de propagation à travers le réseau trophique. Il est donc important d'identifier les effets des apports anthropiques en azote sur chaque compartiment microbien, et plus particulièrement sur le compartiment bactérien qui est un acteur clé dans le réseau trophique pélagique, afin d'avoir une meilleure compréhension des facteurs qui déterminent la sensibilité des estuaires à la pollution en nutriment (NRC 2000 ; Howarth *et al.* 2003).

3.2 Compétition pour l'azote

Vallino *et al.* (1996) ont déterminé l'ordre de préférence d'assimilation de l'azote par le phytoplancton et les bactéries hétérotrophes. L'ordre d'assimilation de l'azote semble identique pour les deux compartiments qui assimilent par ordre de préférence, 1) les acides aminés, dû à des coûts énergétiques réduits à l'assimilation et au transport, 2) l'urée, dû à l'assimilation en simultanée d'un atome de carbone (Kirchman 2003), 3) l'ammonium, celui-ci directement assimilable par les communautés microbiennes et 4) le nitrate (Cycle de l'azote en Annexe 1). Le bactérioplancton et le phytoplancton, deux compartiments planctoniques très réactifs aux perturbations dans le milieu

en raison de leur taux de génération rapide, rentrent donc en compétition pour l'azote, élément limitant dans la zone estuarienne du Saint-Laurent. Néanmoins, des transporteurs et enzymes spécifiques sont nécessaires et sont plus largement distribués chez les bactéries que chez le phytoplancton, mais présentent un coût énergétique élevé pour la cellule (Kirchman et Wheeler 1998 ; Church 2008). L'utilisation d'une certaine forme d'azote va donc être conditionnée par plusieurs facteurs cellulaires, énergétiques (Karl et Michaels 2001) ou environnementaux (Kirchman 2003). Non seulement différentes espèces peuvent avoir des réponses cinétiques différentes face à un apport d'azote, mais ces réponses sont maintenant connues pour être dynamiques par rapport à l'état physiologique cellulaire, et non comme une propriété invariante inhérente de la cellule (Glibert *et al.* 2017), entraînant des implications importantes pour le métabolisme global de l'écosystème (Glibert *et al.* 2013 ; Kana et Glibert 2016).

Ajoutée à cela que la communauté bactérienne de l'EMSL n'a jamais été caractérisée dans sa globalité, en termes d'abondance, de diversité et de métabolisme des populations microbiennes au fil des saisons (Lemarchand et Desbiens 2015), les effets directs et indirects des apports en azote sur la structure et le métabolisme des communautés bactériennes de l'EMSL sont peu connus.

3.3 Objectifs de l'étude

Si le réseau microbien planctonique conditionne en partie le devenir de l'azote, la structure des communautés microbiennes est, en retour, directement liée à la quantité, la nature, l'origine et la biodisponibilité de l'azote présent (Sterner et Elser 2002). Parmi les interrogations les plus fréquentes et sujettes à débat en ce qui concerne l'apport de N dans le milieu aquatique est la compréhension des relations entre les changements des apports en nutriments et les changements de biodiversité (Glibert *et al.* 2017). Il est relativement facile de comprendre pourquoi l'apport croissant de N entraînera une augmentation de la biomasse : les charges en éléments nutritifs définissent finalement la biomasse totale qui peut être supportée dans un système. Cependant, la compréhension de la dynamique des espèces au sein des communautés demeure un défi de taille en écologie microbienne marine. Les proportions de N et les formes de N présentes sont importantes pour bien cerner leur impact sur les communautés marines. En effet, ils modifient la biodiversité en raison du fait que différents groupes taxonomiques (par exemple, les phylums ou

les classes), et même différentes espèces du même genre, mais aussi des taxons de niveaux trophiques supérieurs, ont des caractéristiques écophysiological distinctes en ce qui concerne les besoins nutritionnels (Glibert *et al.* 2013 ; Kana et Glibert 2016 ; Glibert *et al.* 2017). Les proportions d'éléments nutritifs changent le taux de croissance, les interactions trophiques et le recyclage des éléments nutritifs associés lorsque les éléments nutritifs en excès sont excrétés ou régénérés. La preuve émergente est substantielle que non seulement un changement dans la proportion stœchiométrique de N / P est important à prendre en compte pour l'équilibre de l'écosystème estuarien, mais il en va de même pour l'équilibre relatif des formes oxydées à des formes réduites de N qui peuvent modifier les conditions propices à la croissance des communautés microbiennes.

Dans ce contexte, le réseau de recherche SECO.net (St.Lawrence ECOsystem Health Research and Observation NETwork), financé par le DFO-Ocean and Freshwater Science Contribution Program 2017-2020 et regroupant des chercheurs du MPO et du réseau de recherche Québec-Océan répond à un besoin urgent d'identifier et de caractériser 1) les sources naturelles et anthropiques de nutriments fournis au Saint-Laurent (thème 1), 2) les voies de transformation et d'utilisation des apports issus des intrants d'eau douce (thème 2) et 3) les réponses de l'écosystème face à ces intrants (thème 3). Mon projet de maîtrise s'insère dans le 3^e volet du projet porté par le réseau SECO.net en examinant comment la communauté bactérienne de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL) réagit à une augmentation de la concentration en azote dans le milieu en raison d'apports fluviaux riches en nitrates (issus majoritairement de rejets urbains) et en urée (issus majoritairement de rejets agricoles). L'observation et la quantification de la réponse des communautés biologiques estuariennes et marines face à un tel enrichissement sont difficiles à réaliser *in situ* en raison de la complexité et de l'interaction de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques, eux-mêmes fortement influencés par les changements globaux (Cloern 2001). Par conséquent, afin d'éviter ces biais, une approche expérimentale en conditions contrôlées, en mésocosmes, a été mise en place pour caractériser les effets d'apports fluviaux enrichis en azote sur la communauté bactérienne de l'EMSL.

L'objectif global de mon projet de maîtrise est **d'étudier les effets des apports fluviaux en nutriments, en particulier en azote, sur la communauté bactérienne de l'estuaire maritime du Saint-Laurent en conditions contrôlées grâce à des expérimentations en mésocosmes.**

Objectif spécifique 1 : Déterminer les effets des apports en azote sur la structure de la communauté bactérienne, grâce au suivi de l'abondance et de la diversité taxonomique, en réponse à un apport d'azote.

Hypothèse nulle HO₁ : La structure de la communauté bactérienne de l'estuaire maritime du Saint-Laurent n'est pas affectée par la quantité d'azote issu des apports fluviaux.

Hypothèse nulle HO₂ : La structure de la communauté bactérienne de l'estuaire maritime du Saint-Laurent n'est pas affectée par la nature de l'azote issu des apports fluviaux.

Objectif spécifique 2 : Déterminer les effets des apports en azote sur le métabolisme de la communauté bactérienne, grâce au suivi de la production bactérienne et de la diversité métabolique, en réponse à un apport d'azote.

Hypothèse nulle HO₃ : Le métabolisme de la communauté bactérienne de l'estuaire maritime du Saint-Laurent n'est pas affecté par la quantité d'azote issu des apports fluviaux.

Hypothèse nulle HO₄ : Le métabolisme de la communauté bactérienne de l'estuaire maritime du Saint-Laurent n'est pas affecté par la nature de l'azote issu des apports fluviaux.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

1 Mésocosmes

Afin de comparer sur une même masse d'eau les effets d'un apport ponctuel d'azote sur la communauté bactérienne de l'EMSL, dans des conditions environnementales simulées, nous avons utilisé 12 systèmes expérimentaux hors-sol de type mésocosmes (Annexe 2) situés à la station aquicole de l'UQAR-ISMER (48°30'54" N 68° 28'04.9" W). Chaque mésocosme est muni de sondes individuelles automatisées de température (AQBT-Temperature sensor, précision de $\pm 0,2$ °C), de pH (sonde de type différentielle Mettler Toledo modèle InPro3250, précision de $\pm 0,02$), de chlorophylle *a* (fluorescence in vivo) et de concentration d'oxygène dissous (sonde de type galvanométrique OxyGard, précision de $\pm 0,02$), qui permettent un suivi des paramètres physico-chimiques du milieu en continu durant toute la durée de l'expérimentation. Les sondes individuelles, les hélices automatiques et les parois internes des mésocosmes ont été décontaminées avec du Virkon® (Antec International Limited) selon les instructions du fabricant, puis abondamment rincées à l'eau du robinet à l'aide d'un nettoyeur haute pression 4 jours avant la mise en eau des mésocosmes. Quatre jours avant le début de l'expérience, tous les mésocosmes ont été remplis avec de l'eau de surface de l'EMSL. La collecte de l'eau s'est faite à 2-3 mètres de profondeur en fin de marée montante au quai de Rimouski (48° 47'N 68° 51'W, Québec, Canada) à l'aide d'une pompe et acheminée au site d'étude à l'aide d'un camion-citerne, lui aussi préalablement décontaminé au Virkon, le 25 juillet 2018. Le remplissage des mésocosmes s'est effectué la même journée, à l'aide d'un système gravitaire de distribution d'eau, équipé d'un filet en Nitex de 250 μm de maille, afin de permettre un remplissage simultané des 12 mésocosmes (Thyssen *et al.* 2011). Une fois le remplissage effectué, les mésocosmes ont été scellés avec des couvercles de plexiglas permettant la pénétration de la lumière naturelle et réduisant les contaminations externes. Afin de recréer les conditions retrouvées habituellement dans la zone pélagique, les mésocosmes ont été soumis à une période de sédimentation de 3 jours. Les sédiments récoltés ont ensuite été éliminés avant le début de l'expérimentation. Pour chaque mésocosme, la température de l'eau a été contrôlée et maintenue à 8 °C tout au long de l'expérience, grâce à un dispositif de chauffage par immersion de résistance (Process Technology TTA1.8215) et un système de réfrigération au glycol, afin de reproduire les conditions de température naturelles observées au site d'échantillonnage. La présence d'une hélice automatique générant un courant de

10 cm s⁻¹ au centre de chaque mésocosme a assuré un mélange vertical homogène de la colonne d'eau en continu durant la durée totale de l'expérience.

2 Plan expérimental

L'expérimentation a eu lieu du 29 juillet au 14 août 2018 à la station aquicole de Pointe-au-Père (Rimouski, Québec, CA) afin de caractériser les effets de 4 conditions différentes d'enrichissement en nutriments (ci-après appelées traitements) sur la communauté planctonique (inférieure à 250 µm) indigène de l'EMSL. Les traitements ont été répartis aléatoirement sur les 12 mésocosmes à raison de 3 réplicats par traitement (voir répartition des mésocosmes en Annexe 4). Le traitement « Océanique » correspond au traitement contrôle simulant la composition des eaux de remontée océanique à la tête du chenal laurentien selon la climatologie des 40 dernières années (N/P = 10,2 ; Tableau 1). Les trois autres traitements (« Estuaire 1 », « Estuaire 2 », et « Estuaire 3 ») simulent un enrichissement de ce contrôle en azote à partir des eaux riches en nutriments en provenance du tronçon fluvial du Saint-Laurent. Dans ces traitements, l'enrichissement, basé sur la climatologie des 50 dernières années, consiste en un apport d'azote sur la base d'un apport de 27 % des eaux fluviales dans l'estuaire. Le traitement « Estuaire 1 » simule un enrichissement exclusif en nitrates dans les eaux du contrôle (N/P = 16,4 ; Tableau 1). Le traitement « Estuaire 3 » simule lui aussi un enrichissement exclusif en nitrates, mais suppose une réduction de 50 % de la quantité de nitrates actuellement contenue dans les eaux de l'amont (N/P = 12,8 ; Tableau 1). Enfin, le traitement « Estuaire 2 » simule le même enrichissement en azote que le traitement « Estuaire 1 » en terme quantitatif (N/P = 16,4 ; Tableau 1), mais suppose un apport combiné d'urée et de nitrates selon un rapport Nitrate/Urée = 4,6 at/at (Tableau 1 ; Annexe 3).

Tableau 1 : Concentrations et rapports élémentaires des différents traitements.

Nutriments Traitements	Nitrate (μM)	Urée (μM)	Phosphate (μM)	Silicium (μM)	Nitrate/Phosphate (atome/atome)	Nitrate/Silicium (atome/atome)
Océanique	12,00	0,40	1,25	15,00	10,20	0,85
Estuaire 1	16,30	0,45	1,05	21,80	16,40	0,79
Estuaire 2	14,10	1,54	1,05	21,80	16,40	0,79
Estuaire 3	12,50	0,45	1,05	21,80	12,80	0,62

3 Variables mesurées

Pour chaque mésocosme, les variables du milieu (nutriments, pH, température, oxygène dissous, chlorophylle *a*, MPS, DOC, POC, TDN, et PON) ont été suivies de façon quotidienne sur la durée totale de l'expérimentation par les différentes équipes de recherche impliquées dans le projet SECO.net (IML, Université Laval, UQAR).

3.1 Structure de la communauté bactérienne

3.1.1 Abondance des bactéries hétérotrophes et des virus

Au cours des 17 jours d'expérience, 150 mL d'eau ont été prélevés quotidiennement dans chaque mésocosme afin de déterminer l'abondance des bactéries totales, des virus et des bactéries attachées par la technique de la cytométrie en flux suivant le protocole de Marie *et al.* (1999). Le dénombrement des bactéries totales et des virus a été effectué sur deux réplicats de 4,95 mL fixés avec 50 μL de glutaraldéhyde de degré I (Cf = 0,1 %, Sigma G-7651) durant 15 minutes à l'obscurité et conservés à $-80\text{ }^\circ\text{C}$ jusqu'à analyse par cytométrie en flux. Le dénombrement des bactéries attachées a été effectué après filtration de 50 ml d'eau, en duplicata, sur une membrane

en polycarbonate Nucleopore de 5 μm de porosité et 47 mm de diamètre (VWR). Chaque filtre a ensuite été immergé dans 4,95 mL d'eau de mer stérile (eau de mer naturelle filtrée à 0,2 μm), fixé avec 50 μL de glutaraldéhyde de degré I (Cf = 0,1 %, Sigma G-7651) durant 15 minutes à l'obscurité, et conservé à -80 °C jusqu'à analyse par cytométrie en flux. Juste avant l'analyse par cytométrie en flux, les échantillons ont été décongelés à température ambiante. Dans le cas des bactéries attachées, une étape de sonification de 15 secondes dans 5 ml de pyrophosphate de sodium (Cf= 2 mM ; Sigma 221368) a été effectuée afin de détacher les cellules du filtre. Tous les échantillons ont été préparés dans du tampon TE (Vf = 5 mL ; Cf = 0,1 %, Tris 10 mM, EDTA 1 mM, marque Sigma T-9285) et marqués au SYBR-Green I (Cf = 0,01 %, Molecular Probes Inc S-7585) afin d'atteindre une quantité dénombrable de bactéries par cytométrie en flux, selon Marie *et al.* (1997) et Belzile *et al.* (2008). Les échantillons ont ensuite été placés 15 minutes dans l'obscurité dans un bain-marie à 80 °C, avant l'analyse, afin d'optimiser le marquage (Marie *et al.* 1999). Des billes fluorescentes (microsphères FluoSpheres carboxylate 0,5 μm , Molecular Probe, F-8813) ont été ajoutées comme standard interne à chaque échantillon (Lebaron *et al.* 2002). Après 30 min au noir, deux sous-échantillons de 2 ml ont été analysés pendant une minute, à un débit calibré de 11,09 $\mu\text{L min}^{-1}$, à l'aide d'un cytomètre de flux FACSCalibur (Becton et Dickinson, San José, CA), équipé d'un laser Argon de 15 mW à 488 nm. La quantité de lumière diffractée à un angle de 90 degrés (SSC) et la fluorescence mesurée à 530 nm (FL1) ont été utilisées (Gasol et Del Giorgio 2000), respectivement, pour déterminer la taille (Troussellier *et al.* 1999) et la teneur en acides nucléiques des cellules (Marie *et al.* 1997).

3.1.2 Diversité taxonomique

La diversité taxonomique de la communauté bactérienne a été analysée aux 2 jours par filtration de 1L d'eau, en duplicata, sur des filtres Durapore (GVWP, Millipore) de 0,2 μm de porosité et 45 mm de diamètre (n= 216 filtres). Les filtres ont ensuite été conservés à - 80 °C jusqu'à leur analyse. L'extraction de l'ADN total a été effectuée à l'aide du kit d'extraction E.Z.N.A.® Mollusc DNA Kit (Omega bio-tek, Norcross, USA, N° cat. D3373-01) selon les instructions du fabricant après décongélation et découpe du filtre à température ambiante. La concentration et la pureté de l'ADN ont été évaluées par spectrophotométrie, à l'aide d'un système Nanovue (Biochrom), par lecture de

l'absorbance à 260 nm (ADN) et 280 nm (protéines). La contamination des protéines dans l'aliquote a été vérifiée par le rapport 260/280 (Lemarchand *et al.* 2005).

Les extraits d'ADN ont été envoyés au Centre de Recherche sur les Biotechnologies Marines (CRBM) à Rimouski (Québec, Canada) pour un séquençage direct à haut débit (Illumina MiSeq) des régions variables V3 et V4 du gène d'ADNr 16S selon Klindworth *et al.* (2013). L'amplification et le séquençage ont été réalisés selon les protocoles en place au CRBM. Le gène bactérien d'ADNr 16S a été amplifié par PCR en utilisant les amorces universelles 341F (5' — CCT-ACG-GGN-GGC-WGC-AG-3') et 785R (5' — GAC-TAC-HVG-GGT-ATC-TAA-TCC-3') de Herlemann *et al.* (2011). L'utilisation de cette paire d'amorces (2x300 pb avec chevauchement de 50 pb) spécifique des régions V3 et V4 de l'ADNr 16S produit un amplicon unique d'environ 460 pb. Des séquences d'adaptateurs en surplomb ont été ajoutées aux amorces afin d'assurer la compatibilité avec les adaptateurs d'index (indices Nextera XT) et de séquençage Illumina (Annexe 5). En utilisant des lectures appariées de 300 pb et des réactifs MiSeq v3, une lecture complète de haute qualité de la région V3 et V4 a été faite en une seule exécution de 65 heures. Pour 72 échantillons, la sortie d'exécution MiSeq a généré environ 100 000 lectures pour chaque échantillon, généralement reconnues comme suffisantes pour les enquêtes métagénomiques.

Les séquences d'ADN brutes (8 835 912 séquences) ont été traitées sur la plateforme Genotoul de l'INRA de Toulouse, grâce au pipeline bioinformatique F.R.O.G.S « Find Rapidly OTU with Galaxy Solution » (Escudé *et al.* 2016). Le groupement utilise Swarm (Mahé *et al.* 2014), l'élimination des chimères utilise Vsearch (Rognes *et al.* 2016) et l'affiliation taxonomique utilise la base de données Silva 132 (Quast *et al.* 2013). À la fin du processus, des tableaux d'abondance des unités taxonomiques opérationnelles (OTU) et leur affiliation taxonomique ont été produits pour chaque échantillon. Pour décrire et comparer la composition structurelle et fonctionnelle de chaque échantillon, la table d'OTU a été normalisée à 61 159 séquences par échantillon grâce à la méthode de « subsampling normalization », qui consiste à ré-échantillonner les différents échantillons (abondance et présence des OTUs dans la table) sur la base de celui qui possède le plus petit nombre de séquences.

3.2 Métabolisme de la communauté bactérienne

3.2.1 Production bactérienne

La mesure de la production bactérienne a été effectuée par le calcul du taux d'incorporation de thymidine tritiée (TdR) par les communautés bactériennes. Tous les deux jours, pour chaque mésocosme, 50 mL d'eau ont été prélevés à l'aide d'un tube Falcon stérile de 50 mL pour l'analyse de la production des bactéries totales, et 50 mL d'eau ont été prélevés à l'aide d'une seringue stérile de 60 mL pour l'analyse de la production des bactéries libres suivant le protocole de Fuhrman *et al.* (1982). Les échantillons ont été conservés dans la glace, à 4 °C, au noir, pendant 15 minutes maximum avant analyse. Pour l'analyse de la production des bactéries libres, les échantillons d'eau ont préalablement été filtrés sur des filtres Whatman en polycarbonate de 5 µm de porosité et 25 mm de diamètre (VWR ; 28158-668) afin d'éliminer les bactéries attachées et ne conserver que les bactéries libres dans un tube Falcon stérile de 50 mL. L'analyse de la production des bactéries totales a été réalisée sur les échantillons bruts.

Pour chaque analyse, 7 mL d'échantillon ont été incubés, en 3 réplicats, dans des vials à scintillation en présence de 0,3 mL de TdR (incubés) et, en 2 réplicats, en présence de 0,3 mL de TdR + 100 µL de Formaldéhyde 37 % (blancs) pendant 2 h 30 à 8 °C à l'obscurité. À la fin de l'incubation, 100 µL de Formaldéhyde 37 % ont été ajoutés dans tous les échantillons incubés, et les vials ont été conservés sur glace jusqu'à leur filtration sur un filtre Whatman en nitrate de cellulose de 0,2 µm de porosité. Après filtration, un rinçage minutieux à l'acide trichloroacétique (TCA) 5 %, suivi d'un second rinçage à l'éthanol 95 %, a été effectué avant de laisser sécher le filtre sous une hotte chimique pendant 8 h minimum (Fuhrman *et al.* 1982). Le filtre a ensuite été dissous par 1 mL d'éthyl acétate (OmniSolv) afin d'obtenir une suspension cellulaire, et 10 mL de liquide à scintillation (Cytoscint) ont été ajoutés pour mesurer l'incorporation de TdR dans les cellules à l'aide d'un compteur à scintillation (Beckman LS5801).

Les résultats ont été exprimés en dpm (désintégration par minute). Les valeurs « Blancs » ont été soustraites aux valeurs « Incubés » afin d'éliminer le bruit de fond radioactif. Les taux

d'incorporation de TdR ont été convertis en mole de TdR incorporée par unité de volume et de temps. Ensuite, les moles de TdR incorporées ont été converties en cellules produites en utilisant le facteur TCF (facteur de conversion de la thymidine = 2×10^{18} cellules Mol^{-1} H3-TdR) (Bell 1993). Le facteur CCF (facteur de conversion du carbone = $2,50 \times 10^{-8}$ carbon cell⁻¹) (Bell 1993) a permis la conversion de cette mesure en quantité de carbone produite par unité de volume et de temps. L'abondance bactérienne totale a finalement été combinée aux données de production bactérienne pour calculer la production bactérienne spécifique (Bell 1993). Le taux d'incorporation de thymidine tritiée dans l'ADN a été utilisé pour estimer la réplication des cellules bactériennes (Fuhrman & Azam 1982), puis normaliser par l'abondance bactérienne mesurée dans les mésocosmes au cours du temps pour obtenir la production bactérienne spécifique par jour.

3.2.2 Diversité métabolique

La diversité du profil métabolique de la communauté bactérienne a été évaluée grâce au système de microplaques Ecoplate™ (Biolog) à J0, J2, J4, J6, J10, et J14 selon les recommandations du manufacturier. Chaque plaque, conservée à 4 °C jusqu'à utilisation, comprend 96 puits contenant 31 sources de carbone différentes à couche lyophilisée plus un puits à blanc, en 3 réplicats. Suite aux échantillonnages, l'eau récoltée a été utilisée afin d'ensemencer une microplaque par mésocosme par journée d'échantillonnage (n=72 microplaques). Les microplaques ont été inoculées à l'aide d'une pipette multicanal à raison de 125 µl par puits. Suite à l'inoculation des microplaques, l'absorbance à 590 nm à 22 °C a été mesurée pour chaque plaque avec un spectrophotomètre PowerWave XS2 (Biotek), puis les plaques ont été placées à 10 °C au noir pour incubation. Le taux d'utilisation des sources de carbone a été mis en évidence par la réduction du colorant redox tétrazolium violet (Gryta *et al.* 2014 ; Pohland et Owen 2009). L'absorbance a été mesurée à 0, 24, 48, 72, 96, 120, 144, 168, 192, 216, 240 et 264 heures.

4 Analyses statistiques

4.1 Abondance des bactéries hétérotrophes et production bactérienne

Les quatre traitements ont été analysés en triplicata au cours du temps et au cours des trois périodes de succession de phénologie algale : pré-floraison, floraison, post-floraison. Une ANOVA multivariée à mesures répétées a été utilisée pour évaluer la présence de différences significatives dans l'abondance bactérienne et le taux de production spécifique dans les quatre traitements à l'aide du logiciel R studio sous R version 3.5.3 (R Development Core Team, Vienne, Autriche, 2013). Lorsque des différences ont été détectées, le test HSD de Tukey a été utilisé comme test de comparaison multiple pour déterminer les moyennes significativement différentes. Pour chaque modèle, les résidus ont été sélectionnés pour la normalité en utilisant le graphique de probabilité normale, puis testés en utilisant la statistique de Kolmogorov Smirnov. L'homogénéité des variances a été évaluée graphiquement à l'aide de résidus, puis testée en utilisant la statistique de Levene. En absence de normalité et d'homoscédasticité, un test non paramétrique à 2 facteurs croisés (temps et traitements) a été fait en utilisant une approche de Conover.

4.2 Diversité taxonomique

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R studio sous R version 3.6.1 (R Development Core Team, Vienne, Autriche, 2013). Les tests de Shapiro et Bartlett ont été utilisés pour vérifier la normalité et l'homoscédasticité des données, respectivement. Les indices de richesse observés et estimés (Chao1) et de diversité (Shannon, Simpson et Pielou) ont été calculés en utilisant les packages *pgirmess* et *vegan*. Les courbes de raréfaction ont été créées avec la fonction *rarecurve* du package *vegan*. La mise à l'échelle multidimensionnelle non métrique bidimensionnelle (NMDS) a été calculée à partir d'une matrice de distance de Bray-Curtis ($k = 3$) avec la fonction *metaMDS* et basé sur l'abondance normalisée par la méthode de Hellinger (fonction *decostand*) du package *vegan*. L'analyse de la similitude (ANOSIM) et l'analyse

multivariée de variance avec permutations (PERMANOVA) ont été réalisées en utilisant les fonctions *anosim* et *adonis*, respectivement du package *vegan* et la PERMANOVA a été exécuté avec 10 000 permutations. Les arbres de regroupement résultants ont été associés à une carte thermique des corrélations de Spearman entre les abondances relatives créées avec *heatmap.2* à partir du package *gplots*. Le nombre d'OTU partagé entre les échantillons a été visualisé à l'aide de diagrammes Venn mis en œuvre par *VennDiagram* du package *vegan*. Les valeurs indicatrices des espèces ont été calculées pour chaque espèce à l'aide de la fonction *multipatt* du package *indicspecies* et seuls les indices ayant un p-value inférieur à 0,05 ont été analysés.

4.3 Diversité métabolique

Les données ont été normalisées par la présence/absence de couleur dans les puits dans chaque microplaque en raison des limitations liées à la mauvaise dissolution de certains substrats en eau de mer observée lors de l'expérience et corroborant les observations de Pierce *et al.* (2013). Seuls les résultats d'incubation à 264 h ont été utilisés en présence/absence de coloration pour l'évaluation de la diversité fonctionnelle microbienne pour des problèmes d'interaction entre la concentration de calcium dans l'eau de mer et les réactifs présents dans les ecoplates™ Biolog (Pierce *et al.* 2013). Les substrats ont été subdivisés en cinq groupes de substrats : glucides, acides carboxyliques et cétoniques, amines et amides, acides aminés et polymères, selon Weber et Legge (Zak *et al.* 1994). Pour comparer la diversité catabolique entre les différents traitements au cours du temps, les indices de richesse (*R*), de Shannon (*H*) et de Margaleff ont été étudiés par analyse de la variance (ANOVA) multivariée à deux facteurs croisés (temps et traitements) à la période d'incubation de 264 h. L'analyse en grappe a été utilisée pour évaluer les sources de carbone les plus utilisées dans chaque échantillon.

RÉSULTATS

1 Variables physico-chimiques

1.1 Salinité, température, pH, O₂ et CO₂

Au cours de l'expérience, aucune différence significative de la température, du pH, de la salinité, de la concentration d'oxygène et de dioxyde de carbone dissout ou des interactions entre ces facteurs n'a été observée entre les traitements ($p > 0,05$).

Tableau 2. Tableau récapitulatif des variations de salinité, de température (°C), de pH, de concentration d'oxygène (mg/L) et de dioxyde de carbone (µmol/kg d'eau de mer) pour chaque mésocosme au cours de l'expérience (moyenne ± écart-type).

Traitement	Mésocosme	Salinité	Température (°C)	pH	O ₂ (mg/L)	CO ₂ (µmol/kg d'eau de mer)
Océanique	M5	27,19 ± 0,00	8,05 ± 0,28	8,65 ± 0,18	10,97 ± 1,25	3,80 ± 2,71
	M8	27,24 ± 0,00	8,13 ± 0,28	8,65 ± 0,17	10,37 ± 0,58	3,64 ± 2,45
	M9	27,24 ± 0,00	8,28 ± 0,52	8,65 ± 0,16	10,11 ± 0,34	3,60 ± 2,20
Estuaire 1	M2	27,25 ± 0,00	7,98 ± 0,29	8,71 ± 0,20	10,96 ± 1,12	3,28 ± 2,52
	M4	27,09 ± 0,00	8,11 ± 0,38	8,66 ± 0,18	10,72 ± 1,02	3,78 ± 2,62
	M10	27,23 ± 0,00	7,84 ± 0,31	8,70 ± 0,19	10,29 ± 0,44	3,33 ± 2,38
Estuaire 2	M1	27,17 ± 0,00	8,09 ± 0,38	8,72 ± 0,20	11,20 ± 1,07	3,13 ± 2,59
	M6	27,25 ± 0,00	8,05 ± 0,30	8,72 ± 0,20	11,03 ± 1,42	3,15 ± 2,52
	M11	27,23 ± 0,00	8,11 ± 0,25	8,76 ± 0,22	10,40 ± 0,59	2,89 ± 2,66
Estuaire 3	M3	27,16 ± 0,00	7,99 ± 0,45	8,74 ± 0,21	11,76 ± 1,55	3,08 ± 2,67
	M7	27,24 ± 0,00	8,13 ± 0,34	8,62 ± 0,15	10,33 ± 0,48	3,95 ± 2,22
	M12	27,26 ± 0,00	8,07 ± 0,32	8,78 ± 0,23	10,99 ± 0,94	2,79 ± 2,67

1.2 Variations des nutriments dissous

Dans tous les traitements, les concentrations de phosphates (Figure 5E), de silicates (Figure 5F) et de nitrates (Figure 5A) ont diminué significativement dans les premiers jours jusqu'à atteindre la limite de détection des méthodes analytiques utilisées (concentrations inférieures à 10^{-2} μM) à J2. La concentration d'urée dans tous les traitements a également diminué durant les premières 48 heures, pour ensuite se stabiliser à une concentration de $0,23 \pm 0,03$ μM de J3 à J14 pour tous les mésocosmes (Figure 5D). La concentration d'ammonium a diminué dans tous les traitements au cours des 5 premiers jours atteignant, 1) la limite de détection des méthodes analytiques employées (concentrations inférieures à 10^{-2} μM) pour le traitement Estuaire 3 et Océanique, 2) une concentration de $0,01 \pm 0,01$ μM pour le traitement Estuaire 1, et 3) une concentration de $0,04 \pm 0,01$ μM pour le traitement Estuaire 2 (Figure 5C). À J6, la concentration d'ammonium a augmenté de $0,06$ μM dans tous les mésocosmes, avant de rediminuer sous la limite de détection de J8 à J14 (Figure 2C).

Au cours de l'expérience, l'épuisement des nutriments ajoutés (c.à.d. concentrations inférieures à 10^{-2} μM) est survenu au cours des premières 48 heures dans tous les mésocosmes (Figure 5).

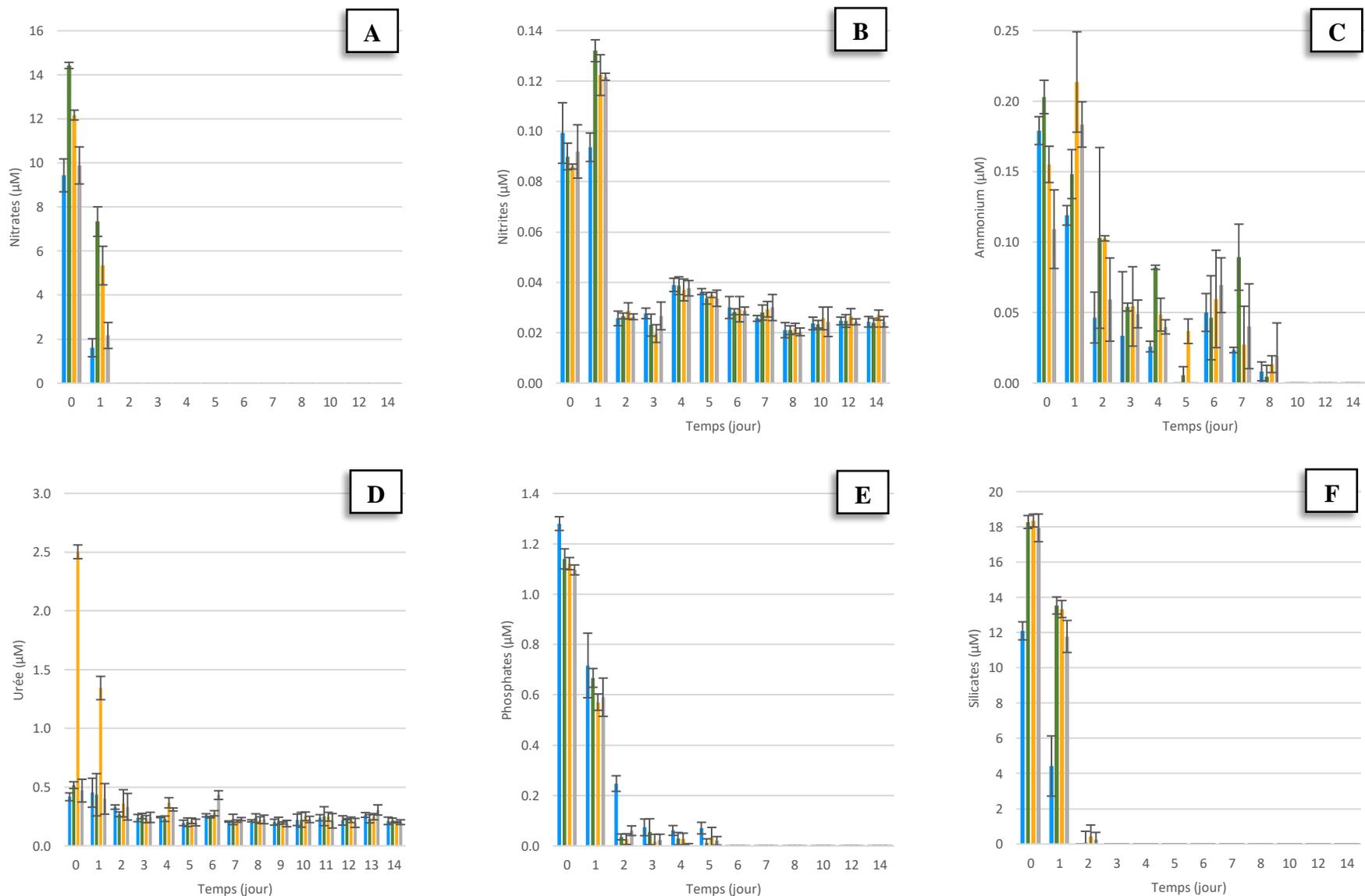


Figure 5. Variations temporelles des concentrations (moyenne \pm écart-type) de nitrates (A), de nitrites (B), d'ammonium (C), d'urée (D), de phosphates (E) et de silicates (F) par traitement. Les barres d'histogrammes bleues correspondent au traitement Océanique, en vert au traitement Estuaire 1, en orange au traitement Estuaire 2, et en gris au traitement Estuaire 3.

1.3 Variation de la concentration de la chlorophylle *a*

Les concentrations de chlorophylle *a* étaient inférieures à $1 \mu\text{g L}^{-1}$ dans les mésocosmes avant l'ajout des nutriments, pour atteindre une concentration moyenne de $3,26 \pm 0,08 \mu\text{g L}^{-1}$ dans tous les mésocosmes à J0, soit 17 heures après l'ajout des nutriments (Figure 6). Pour tous les traitements, la concentration de chlorophylle *a* a augmenté rapidement entre J0 et J2 pour atteindre une concentration maximale moyenne de $25,5 \pm 0,38 \mu\text{g L}^{-1}$ à J2, et a diminué progressivement à partir de J3 jusqu'à la fin de l'expérience, atteignant une valeur de $3,86 \pm 0,51 \mu\text{g L}^{-1}$ à J14 (Figure 6). Les concentrations maximales de chlorophylle *a* observées à J2 sont affectées par les différents traitements ($p < 0,001$), et sont corrélées à une diminution des nutriments dissous (nitrate, silicates et phosphates) dans le milieu ($p \leq 0,05$). De J2 à J14, les concentrations de chlorophylle *a* du traitement Océanique sont significativement plus faibles par rapport à celles mesurées dans les autres traitements ($p \leq 0,05$). Les concentrations de chlorophylle *a* dans le traitement Estuaire 3 sont significativement plus faibles que dans les traitements Estuaire 1 et Estuaire 2 ($p \leq 0,05$). À partir de J4, l'effet temporel ($p \leq 0,05$) est significativement plus fort que l'effet des traitements Estuaire 1 et 2 sur les concentrations moyennes de chlorophylle *a*.

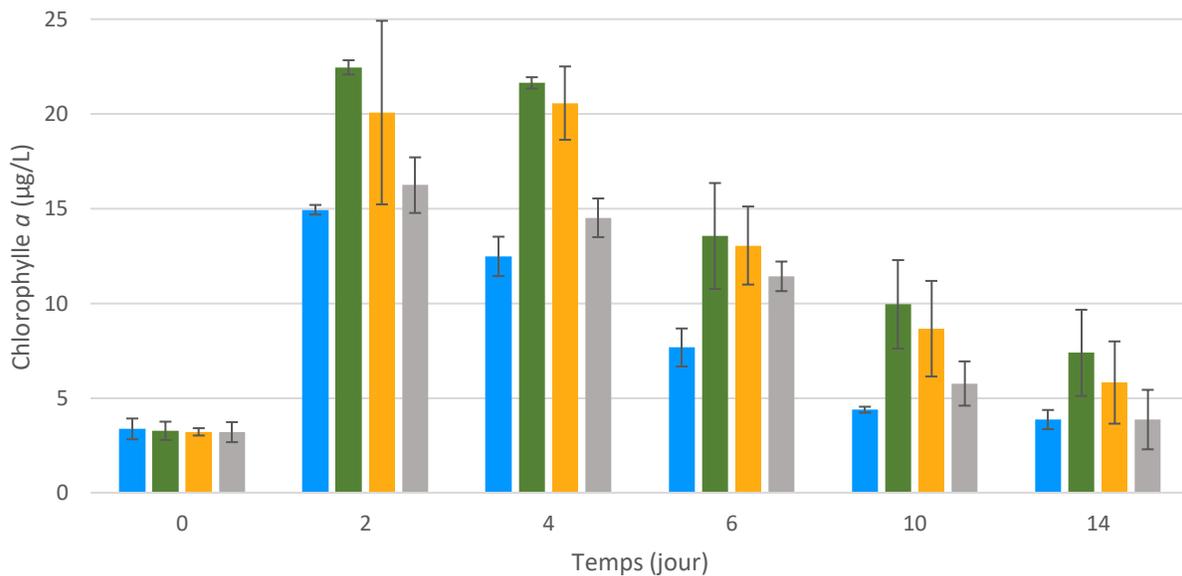


Figure 6. Variations de la concentration de la chlorophylle *a* par traitement en fonction du temps (moyenne \pm écart-type). Les barres d'histogrammes bleus correspondent au traitement Océanique, en vert au traitement Estuaire 1, en orange au traitement Estuaire 2, et en gris au traitement Estuaire 3.

2 Structure de la communauté bactérienne

Afin d'observer les effets des apports anthropiques en azote sur la structure de la communauté bactérienne de l'EMSL, l'abondance des bactéries totales et des bactéries attachées a été mesurée quotidiennement jusqu'à J14 pour chaque mésocosme. Le suivi de la diversité taxonomique dans tous les mésocosmes à J0, J2, J4, J6, J10 et J14 a permis de déterminer les effets des apports azotés sur la diversité de la communauté bactérienne de l'EMSL.

2.1 Abondance des bactéries hétérotrophes

2.1.1 Bactéries totales

Pour tous les traitements, l'abondance bactérienne totale était en moyenne de $2,1 \times 10^6$ cellules mL^{-1} à J0 (Figure 7, pour plus de détails voir l'Annexe 6). De J0 à J4, l'abondance des bactéries totales a augmenté pour atteindre une abondance maximale de $5,85 \times 10^6$ cellules mL^{-1} en 96 h. De J4 à J9, l'abondance des bactéries totale a diminué pour se stabiliser à $7,12 \times 10^5$ cellules mL^{-1} jusqu'à la fin de l'expérience (Figure 7). Les variations quotidiennes de l'abondance bactérienne totale dans les trois traitements Estuaires étaient similaires à celles observées dans le traitement Océanique ($p > 0,05$). Par conséquent, sur toute la durée de l'expérience, les différents traitements n'ont pas d'effet statistiquement significatif sur l'abondance bactérienne totale selon notre schéma expérimental ($p > 0,05$). L'effet temporel contrôle l'évolution de l'abondance bactérienne totale ($p \leq 0,05$).

2.1.2 Bactéries libres

Pour tous les traitements, l'abondance des bactéries libres était en moyenne de $2,01 \times 10^6$ cellules mL^{-1} à J0 (Figure 7, pour plus de détails voir l'Annexe 6). En 96 h, l'abondance des bactéries libres a augmenté pour atteindre une abondance maximale de $5,72 \times 10^6$ cellules mL^{-1} à J4. De J4 à J9, l'abondance des bactéries libres a diminué progressivement pour se stabiliser à $5,86 \times 10^5$ cellules mL^{-1} jusqu'à la fin de l'expérience (Figure 7). Les variations quotidiennes de l'abondance des bactéries libres dans les trois traitements Estuaire étaient similaires à celles observées dans le traitement Océanique ($p > 0,05$). Sur toute la durée de l'expérience, les différents traitements n'ont pas d'effet statistiquement significatif sur l'abondance des bactéries libres selon notre schéma expérimental ($p > 0,05$). L'effet temporel contrôle l'évolution de l'abondance des bactéries libres ($p \leq 0,05$). Représentant plus de 90 % de la communauté bactérienne totale de J0 à J8, la proportion relative des bactéries libres dans les mésocosmes a diminué de 15 % à partir de J9 indépendamment des traitements (Figure 7).

2.1.3 Bactéries attachées

Pour tous les traitements, l'abondance des bactéries attachées était en moyenne de $8,83 \times 10^4$ cellules mL^{-1} à J0 (Figure 7, pour plus de détails voir l'Annexe 6). En 72 h, l'abondance des bactéries attachées a augmenté pour atteindre une abondance maximale de $1,81 \times 10^5$ cellules mL^{-1} à J3. À partir de J3, l'abondance des bactéries attachées a diminué progressivement jusqu'à J10, atteignant $9,61 \times 10^4$ cellules mL^{-1} , puis a ré-augmenté à partir de J11 jusqu'à la fin de l'expérience atteignant $1,57 \times 10^5$ cellules mL^{-1} à J14 (Figure 7). Représentant moins de 10 % de la communauté bactérienne totale de J0 à J8, la proportion relative des bactéries attachées dans les mésocosmes a augmenté d'un peu plus de 20 % à partir de J9 indépendamment des traitements pour atteindre une représentativité maximale moyenne de 25,4 % à J14. Sur toute la durée de l'expérience, les différents traitements ont eu un effet statistiquement significatif sur l'abondance des bactéries attachées selon notre schéma expérimental ($p < 0,001$). Malgré une grande variabilité journalière, l'abondance des bactéries attachées était significativement plus faible ($p \leq 0,05$) dans le traitement Estuaire 3 que dans les traitements Estuaire 1, Estuaire 2 et Océanique.

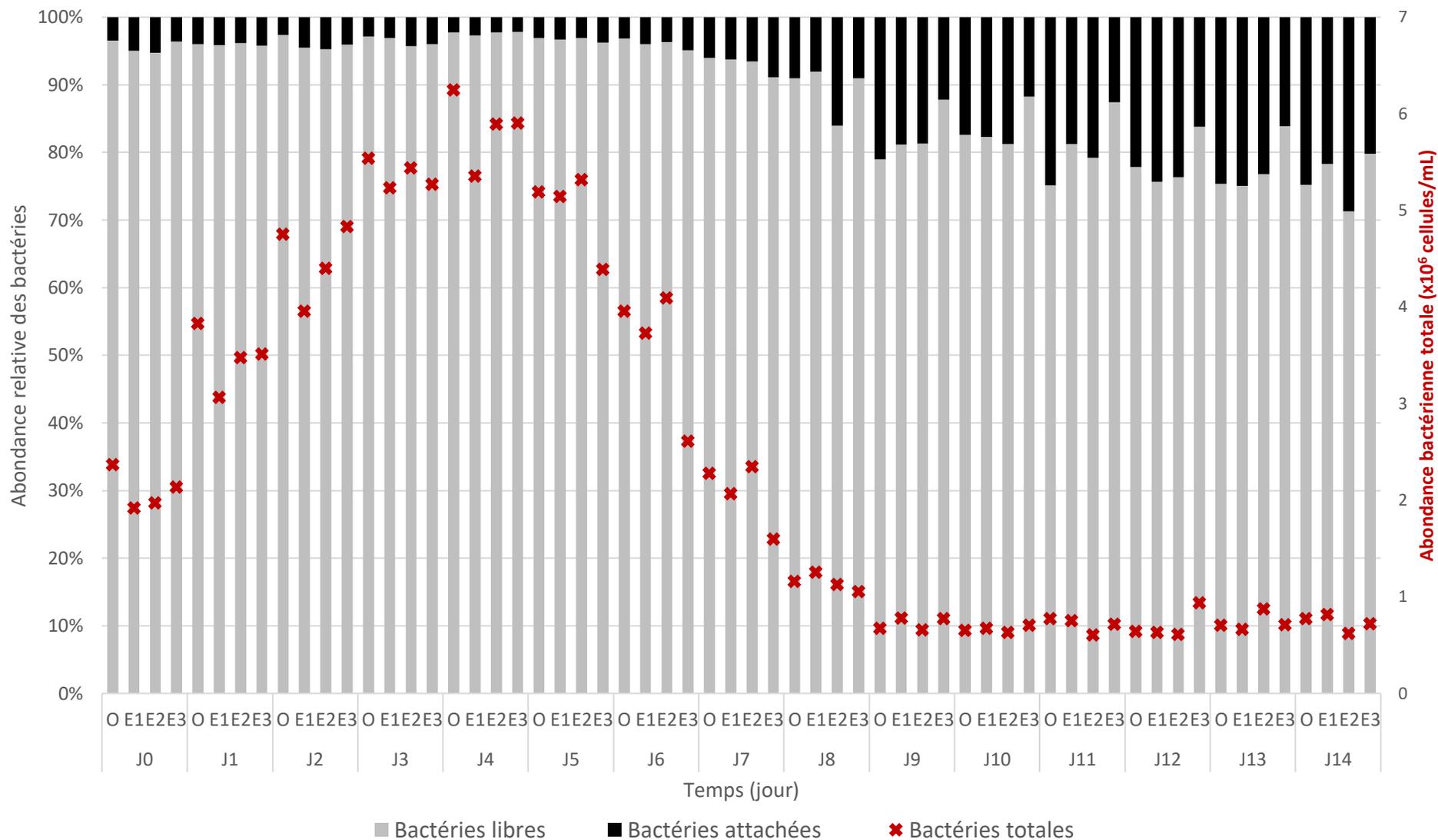


Figure 7. Variations des abondances relatives et absolues des bactéries par traitement (O pour Océanique, E1 pour Estuaire 1, E2 pour Estuaire 2, E3 pour Estuaire 3) en fonction du temps.

2.2 Abondance virale

Pour tous les traitements, l'abondance virale était en moyenne de $3,52 \times 10^7$ virus mL^{-1} à J0 (voir détails à Annexe 6). En 96 heures, l'abondance virale a augmenté pour atteindre un premier pic viral de $1,89 \times 10^8$ virus mL^{-1} à J4 (figure 8). De J4 à J6, l'abondance virale a diminué progressivement jusqu'à $1,62 \times 10^8$ virus mL^{-1} . L'abondance virale a ensuite ré-augmenté de J6 à J8 pour atteindre un deuxième pic viral autour de $1,88 \times 10^8$ virus mL^{-1} à J8. À partir de J9, l'abondance virale a diminué pour atteindre une concentration de $1,04 \times 10^8$ virus mL^{-1} à la fin de l'expérience (figure 8). Sur toute la durée de l'expérience, les différents traitements n'ont pas eu d'effet statistiquement significatif sur l'abondance virale selon notre schéma expérimental ($p > 0,05$). L'effet temporel a contrôlé l'évolution de l'abondance virale ($p \leq 0,05$). Dans tous les traitements, l'abondance des virus de faible poids moléculaire (LFV) variait selon l'abondance virale avec un pic viral de $1,43 \times 10^8$ virus mL^{-1} à J4, et un deuxième pic viral de $1,45 \times 10^8$ virus mL^{-1} à J8. Les LFV représentaient significativement la sous-population dominante ($p \leq 0,05$), avec une proportion de plus de 50 % des virus totaux pendant toute l'expérience. Significativement moins abondants, les virus de haut (HFV) et moyen (MFV) poids moléculaire ont atteint un maximum viral de $9,74 \times 10^6$ virus mL^{-1} et de $3,70 \times 10^7$ virus mL^{-1} à J4, respectivement.

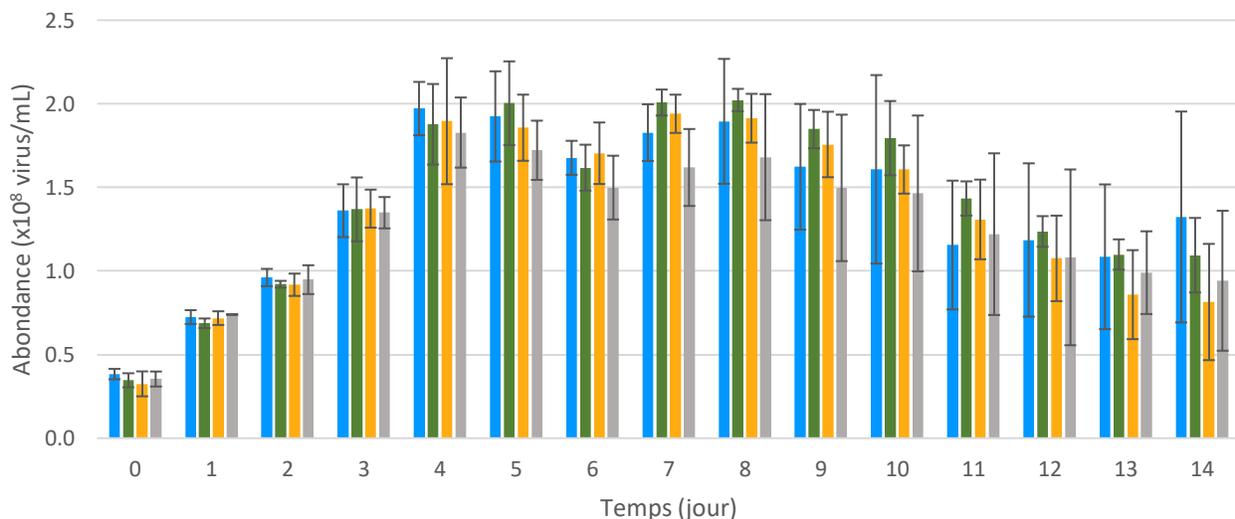


Figure 8. Variations temporelles de l'abondance virale par traitement (moyenne \pm écart-type). Les barres d'histogrammes bleues correspondent au traitement Océanique, en vert au traitement Estuaire 1, en orange au traitement Estuaire 2, et en gris au traitement Estuaire 3.

2.3 Diversité taxonomique

2.3.1 Diversité ALPHA

Des analyses de raréfaction ont été effectuées pour évaluer la profondeur du séquençage et comparer les communautés bactériennes relatives dans chaque échantillon. Nos résultats ont montré que les bibliothèques bactériennes de chaque échantillon représentaient bien les communautés bactériennes présentes, et les courbes de raréfaction tendaient vers la saturation donc l'effort d'échantillonnage était donc suffisant. Afin de calculer les indices de diversité, et selon les analyses de raréfactions, les échantillons ont été normalisés à 61 159 séquences (Annexe 7).

La diversité alpha correspond à la richesse et la diversité au sein des différents échantillons (Figure 9). Elle a été définie par des indices de richesse observée (N_0 correspond au nombre d'Unités Taxonomiques Opérationnelles (OTU)) et estimée (Chao1 correspond au nombre d'espèces totales estimés à partir de celles observées N_0), et de diversité (entropie de Shannon, l'indice de Simpson, et la régularité de Pielou). Les indices de Simpson et de Shannon ont permis de mesurer la diversité spécifique en prenant en compte les abondances relatives des espèces au sein des échantillons. Pour tous les traitements, la diversité la plus forte se trouve significativement à J0, J2 et J10. De J0 à J2, la diversité de la communauté bactérienne est similaire dans tous les mésocosmes. À partir de J2, pour tous les traitements, la diversité diminue brutalement jusqu'à J6, puis ré-augmente jusqu'à J10 et chute à J14. De J4 à J6, les communautés bactériennes avaient significativement une richesse et une diversité moins importantes que celles à J0, J2 et J10 (Figure 9).

Les traitements n'ont pas eu d'effet significatif sur les indices de richesse et de diversité ($p > 0,05$). Selon notre schéma expérimental, l'effet temporel a contrôlé la variation de la diversité de la communauté bactérienne dans tous les mésocosmes ($p \leq 0,05$). Cependant, les coefficients de corrélation de Spearman ont révélé également des corrélations statistiques importantes, entre les indices de richesse et de diversité, et l'abondance virale. La diminution des indices de diversité était corrélée à une augmentation de l'abondance virale dans les mésocosmes indépendamment des traitements.

Traitement	Indices		J0	J2	J4	J6	J10	J14
Océanique	Richesse	N0	472 ±10,15 (b)	490,33 ±8,62 (a)	454 ±16,52 (bc)	465,67 ±26,56 (ab)	477 ±9,54 (ab)	416 ±20,22 (c)
		S.chao1	488,84 ±7,63 (bc)	512,69 ±3,97 (a)	495,44 ±6,38 (ab)	496,76 ±28,89 (ab)	491,75 ±10,74 (abc)	456,74 ±13,16 (c)
	Diversité	H	3,96 ±0,14 (a)	3,93 ±0,15 (a)	3,24 ±0,16 (b)	3,11 ±0,19 (b)	3,92 ±0,29 (a)	3,11 ±0,36 (b)
		D	0,95 ±0,01 (a)	0,95 ±0,01 (a)	0,88 ±0,04 (b)	0,85 ±0,02 (b)	0,94 ±0,02 (a)	0,83 ±0,06 (b)
		J	0,64 ±0,02 (a)	0,63 ±0,02 (a)	0,53 ±0,03 (b)	0,51 ±0,03 (b)	0,63 ±0,05 (a)	0,52 ±0,06 (b)
Estuaire1	Richesse	N0	487,33 ±5,13 (a)	489 ±6,24 (a)	466,67 ±11,59 (bc)	481,33 ±6,35 (ab)	484 ±12,77 (a)	406,33 ±11,24 (c)
		S.chao1	499,2 ±7,27 (ab)	507,36 ±2,28 (a)	498,36 ±18,14 (a)	501,16 ±10,42 (a)	504,52 ±14,11 (a)	452,84 ±33,05 (b)
	Diversité	H	4,17 ±0,04 (a)	4,14 ±0,06 (a)	3,13 ±0,07 (bc)	2,99 ±0,14 (c)	3,97 ±0,34 (a)	3,33 ±0,08 (b)
		D	0,96 ±0 (a)	0,96 ±0 (a)	0,85 ±0,01 (bc)	0,82 ±0,02 (c)	0,95 ±0,02 (a)	0,88 ±0,02 (b)
		J	0,67 ±0,01 (a)	0,67 ±0,01 (a)	0,51 ±0,01 (bc)	0,48 ±0,02 (c)	0,64 ±0,05 (a)	0,55 ±0,02 (b)
Estuaire 2	Richesse	N0	488,67 ±3,21 (a)	477,33 ±3,21 (b)	453,67 ±5,77 (c)	463,33 ±5,51 (c)	486,67 ±2,52 (a)	415,33 ±21,01 (d)
		S.chao1	508,87 ±7,19 (a)	494,92 ±3,07 (b)	479,53 ±1,88 (c)	494,89 ±16,22 (b)	504,39 ±4,24 (ab)	454,13 ±15,34 (c)
	Diversité	H	4,13 ±0,14 (a)	3,97 ±0,06 (a)	3,2 ±0,12 (bc)	2,87 ±0,08 (c)	4,07 ±0,2 (a)	3,52 ±0,15 (b)
		D	0,96 ±0,01 (a)	0,95 ±0 (a)	0,87 ±0,01 (d)	0,8 ±0,01 (e)	0,95 ±0 (b)	0,91 ±0,02 (c)
		J	0,67 ±0,02 (a)	0,64 ±0,01 (a)	0,52 ±0,02 (bc)	0,47 ±0,01 (c)	0,66 ±0,03 (a)	0,58 ±0,02 (b)
Estuaire 3	Richesse	N0	480,67 ±13,05 (a)	480 ±11,36 (a)	461,33 ±18,45 (ab)	484,33 ±24,42 (a)	483 ±10,58 (a)	439,67 ±21,13 (b)
		S.chao1	503,26 ±10 (a)	491,67 ±12,74 (ab)	496,83 ±5,22 (ab)	509,44 ±13,57 (a)	500,85 ±3,68 (a)	476,73 ±9,87 (b)
	Diversité	H	4,09 ±0,12 (a)	4,01 ±0,1 (ab)	3,29 ±0,17 (c)	3,53 ±0,33 (c)	4,06 ±0,2 (a)	3,74 ±0,21 (bc)
		D	0,96 ±0,01 (a)	0,95 ±0 (ab)	0,87 ±0,04 (c)	0,88 ±0,03 (c)	0,95 ±0,02 (a)	0,93 ±0,02 (b)
		J	0,66 ±0,02 (a)	0,65 ±0,01 (ab)	0,54 ±0,03 (d)	0,57 ±0,05 (cd)	0,66 ±0,03 (ab)	0,62 ±0,03 (bc)

Figure 9. Tableau récapitulatif des indices de richesse (N0 = nombre d'Unités Taxonomiques Opérationnelles (OTU) observées, S.chao = nombre d'espèces totales estimé à partir de celles observées) et de diversité (H = Entropie de Shannon, D = indice de Simpson, J = régularité de Pielou) pour chaque traitement (Océanique, Estuaire 1, Estuaire 2, Estuaire 3) en fonction du temps (J0, J2, J4, J6, J10, J14). 4 tests de Kruskal-Wallis ont été réalisés indépendamment pour chaque traitement (n=3).

2.3.2 Diversité BETA

La diversité bêta quantifie les abondances de taxons partagés entre les échantillons pour comparer les communautés bactériennes des différents traitements. Dans une représentation multivariée de type NMDS (plus adapté aux données de séquençage), la méthode de Bray-Curtis a indiqué que les communautés bactériennes étaient séparées selon le facteur temporel uniquement (Figure 10). Ainsi, les communautés bactériennes à J0/J2 semblent similaires contrairement à J4/J6, où on observe une plus grande hétérogénéité des communautés, et J10/J14 présentant la plus grande hétérogénéité des échantillons (Figure 10).

Une permanova à 10 000 permutations a confirmé la séparation temporelle des échantillons ($p \leq 0,01$) et n'a pas démontré l'effet significatif des traitements sur la structure des communautés bactériennes de l'estuaire maritime du Saint-Laurent ($p > 0,05$).

Une analyse des espèces indicatrices de chaque regroupement de temps a été réalisée. Le groupement J0/J2 contient 239 OTU représentatifs, le groupement J4/J6 contient 29 OTU représentatifs et le groupement J10/J14 contient 206 OTU représentatifs.

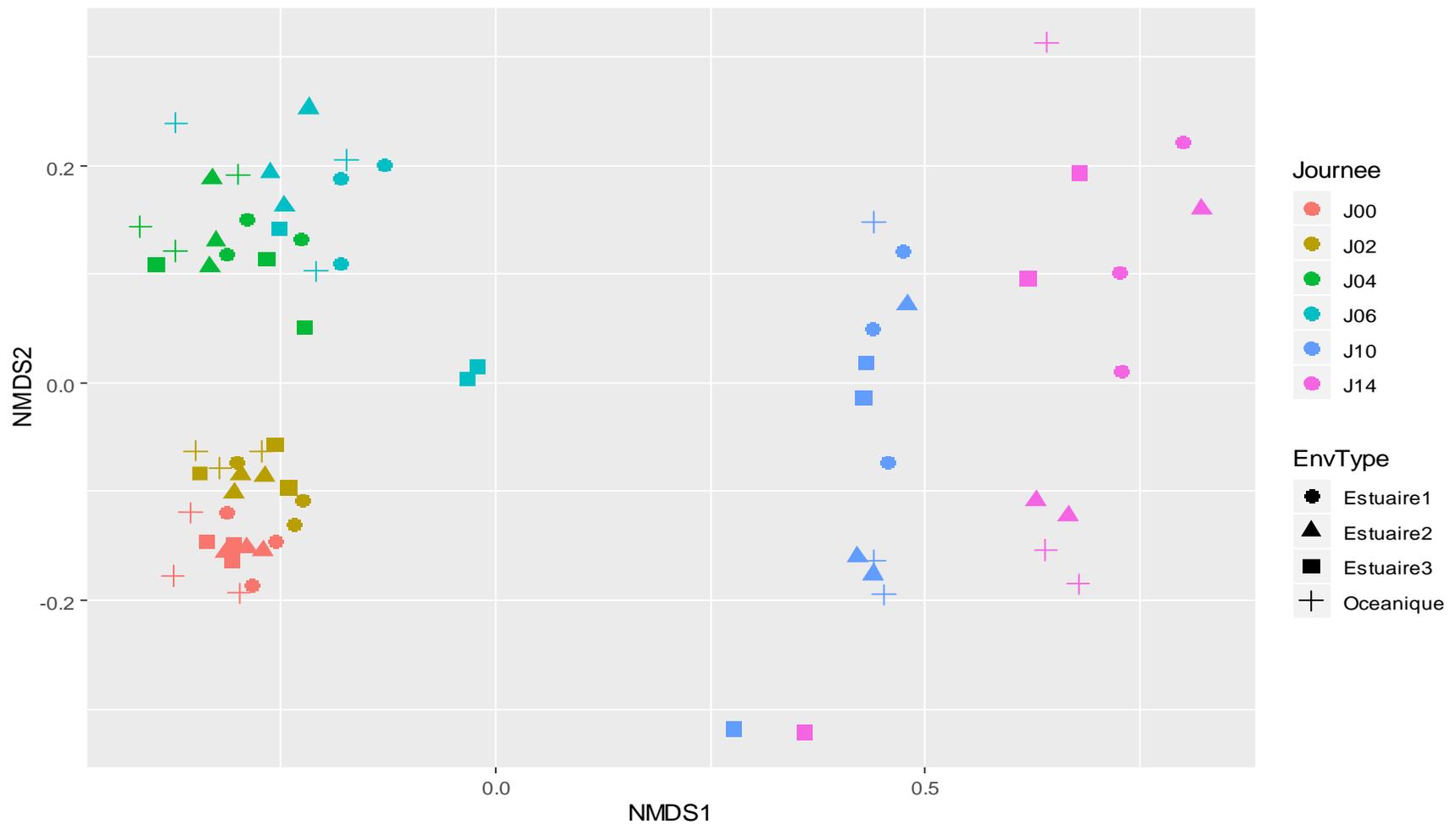


Figure 10. Analyse des communautés bactériennes par analyses multivariées de type NMDS à l'aide de la mesure de dissimilarité de Bray — Curtis. Chaque point représente la communauté bactérienne d'un échantillon donné (couleur du point = journée et forme du point = traitement).

2.3.3 Composition taxonomique

Pour chaque mésocosme, la diversité taxonomique de la communauté bactérienne à J0, J2, J4, J6, J10 et J14, a permis de décrire et comparer la composition structurelle et fonctionnelle de chaque échantillon (Figure 11). L'analyse bio-informatique des données de séquençage a permis de déterminer l'abondance des unités taxonomiques opérationnelles (OTU) et leur affiliation taxonomique du phylum à l'espèce pour chaque échantillon.

Les traitements n'ont pas eu d'effet significatif sur l'abondance des différents taxons ($p > 0,05$). Selon notre schéma expérimental, l'effet temporel a contrôlé la composition des communautés bactériennes dans les mésocosmes ($p \leq 0,05$).

L'affiliation taxonomique a montré que les bactéries présentes appartenaient à 6 phylums bactériens différents (Figure 11) : les *Bacteroidia*, les *Alphaproteobacteria*, les *Gammaproteobacteria*, les *Verrucomicrobia*, les *Actinobacteria*, et les *Planctomycetacia*.

Pour tous les traitements, les *Bacteroidia* et les *Alphaproteobacteria* représentaient les deux phylums dominants, avec une contribution supérieure à 65 % à J0 augmentant de façon croissante jusqu'à la fin de l'expérience pour atteindre 91,56 % dans le traitement Océanique, 87,11 % dans le traitement Estuaire 1, 87,29 % dans le traitement « Estuaire 2, et 83,19 % dans le traitement Estuaire 3. Pour les quatre autres phylums, on constate une diminution progressive de leur abondance dans tous les traitements de J0 à J6, puis une augmentation brusque à J10, atteignant la même proportion relative qu'à J0, et enfin une diminution de leur abondance jusqu'à la fin de l'expérience.

Dans le phylum des *Bacteroidia* (Annexe 8), un changement de la composition structurelle des communautés bactériennes a été observé à partir de J10 pour tous les traitements. Les genres de *Bacteroidia* les plus représentatifs de la période [J0 - J6] sont : *Ulvibacter*, *Algibacter*, *Formosa*, et *Polaribacter*. Les genres de *Bacteroidia* les plus représentatifs de la période [J10 ; J14] sont : *Lewinella*, *Maribacter*, *Polaribacter*, *Winogradskyella*, et *Psychroserpens*.

De J0 à J6, on constate une augmentation de l'abondance relative d'*Ulvibacter* passant de 5 % à 10 %, et une diminution progressive de l'abondance relative d'*Algibacter* de 7 % à 1 %. À partir de J10, on constate une augmentation brusque de l'abondance de *Lewinella* passant de moins de 1 % à plus de 17 % et du genre *Polaribacter* passant de 2,3 % au jour 6 à 30 % à J14.

Au sein du deuxième phylum le plus important, les *Alphaproteobacteria* (Annexe 9), la composition structurelle des communautés bactériennes a également changé à partir de J10 pour tous les traitements. La période [J0 - J6] est caractérisée par les genres *Planktomarina*, *Marivivens*, *Janaschia*, et *Lentibacter*, tandis que la période [J10 - J14] est caractérisée par les genres *Loktanella*, *Pseudophaeobacter*, *Pontivivens* et *Litoreibacter*. Les genres *Sulfitobacter* et *Octadecabacter*, présents pendant toute l'expérience, ont diminué progressivement jusqu'à J6, puis ré-augmenté brusquement à J10 atteignant la même proportion relative qu'à J0.

Dans le phylum des *Gammaproteobacteria* (Annexe 10), la composition structurelle des communautés bactériennes a changé au cours de la période [J4 - J6] pour tous les traitements. Cette période est dominée majoritairement par les genres *Pseudohongiella* et *Glacielcola*. Pendant toute l'expérience, indépendamment des traitements, les genres *Pseudoalteromonas*, *Alteromonas*, *Pseudomonas*, *Neptuniibacter*, *Marinobacterium*, *Methylotenera*, et *Vibrio* sont retrouvés dans les mésocosmes.

Au sein des *Verrucomicrobia* (Annexe 11), une inversion du genre dominant a été constatée à partir de J10. *Persicirhabdus* est le genre caractéristique de la période [J0 - J6], et *Roseibacillus* pour la période [J10 - J14]. On note la présence du genre *Lentimonas* et une augmentation de l'abondance relative d'*Haloferula* de J6 à J10.

Le phylum des *Actinobacteria* (Annexe 12) est représenté uniquement par le genre *Candidatus Aquiluna*, et les *Planctomycetacia* par le genre *Pirellula* et *Rhodopirellula*.

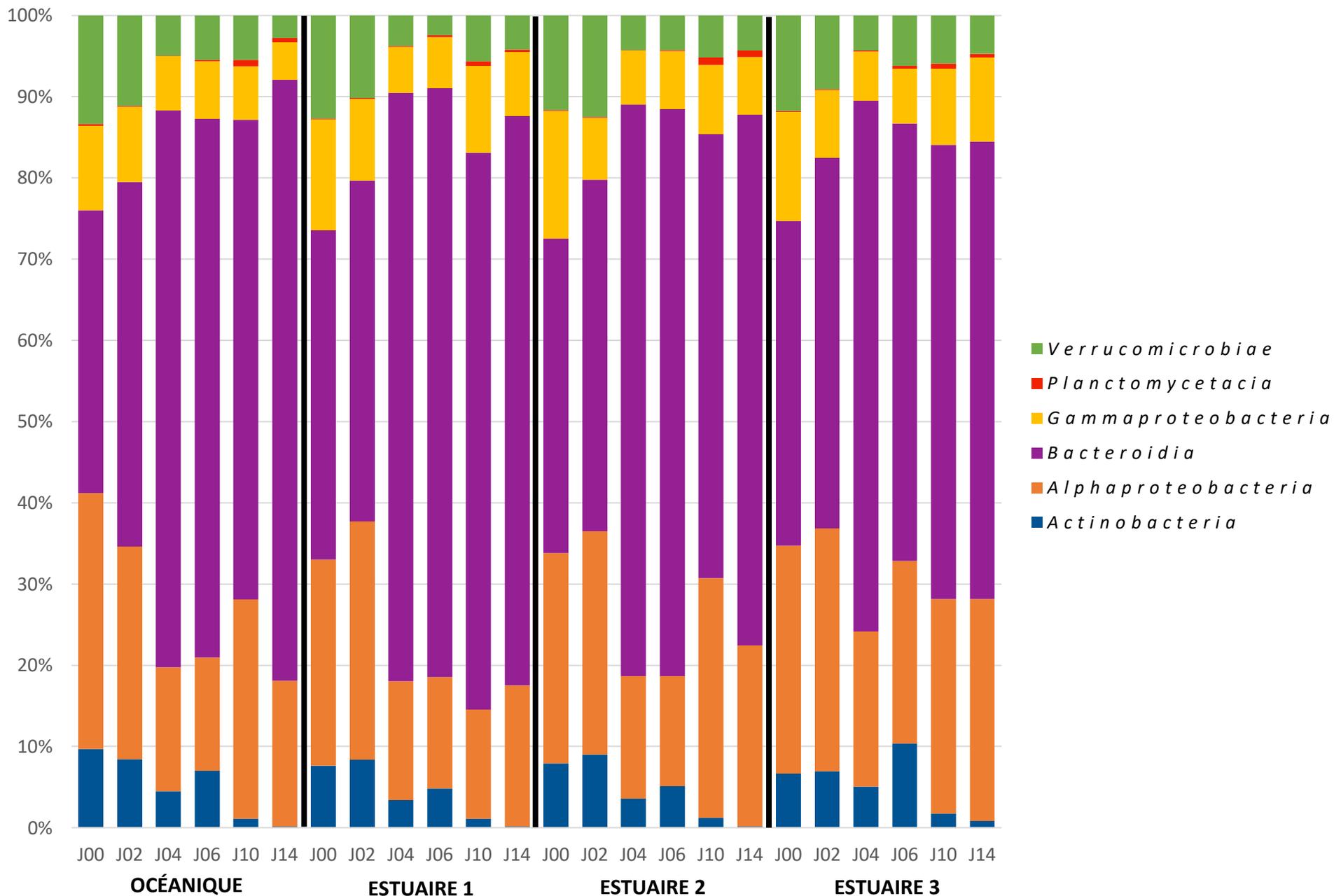


Figure 11. Histogrammes des pourcentages relatifs de phylums présents au cours du temps par traitement.

3 Métabolisme de la communauté bactérienne

Afin d'observer les effets des apports anthropiques en azote sur le métabolisme de la communauté bactérienne de l'EMSL, nous avons mesuré la production bactérienne des bactéries totales et libres, qui nous a permis d'en déduire la production bactérienne des bactéries attachées par soustraction, ainsi que la diversité métabolique des bactéries totales au cours du temps.

3.1 Production bactérienne

Sur toute la durée de l'expérience, les différents traitements n'ont pas eu d'effet statistiquement significatif sur la production bactérienne totale selon notre schéma expérimental ($p > 0,05$). L'effet temporel a contrôlé l'évolution de la production bactérienne totale ($p \leq 0,05$). Les variations quotidiennes de la production bactérienne totale dans les trois traitements Estuaires étaient similaires à celles observées dans le traitement Océanique ($p > 0,05$). La production bactérienne totale a diminué progressivement au cours du temps jusqu'à J10 pour ré-augmenter légèrement jusqu'à la fin de l'expérience (Figure 12). Représentant plus de 80 % de la production bactérienne totale à J0, la production relative des bactéries libres dans les mésocosmes a diminué de 60 % jusqu'à J6 indépendamment des traitements (Figure 12). Simultanément, la production relative des bactéries attachées a augmenté significativement à J6 où 80 % des bactéries responsables de la production bactérienne totale sont des bactéries attachées (Figure 12).

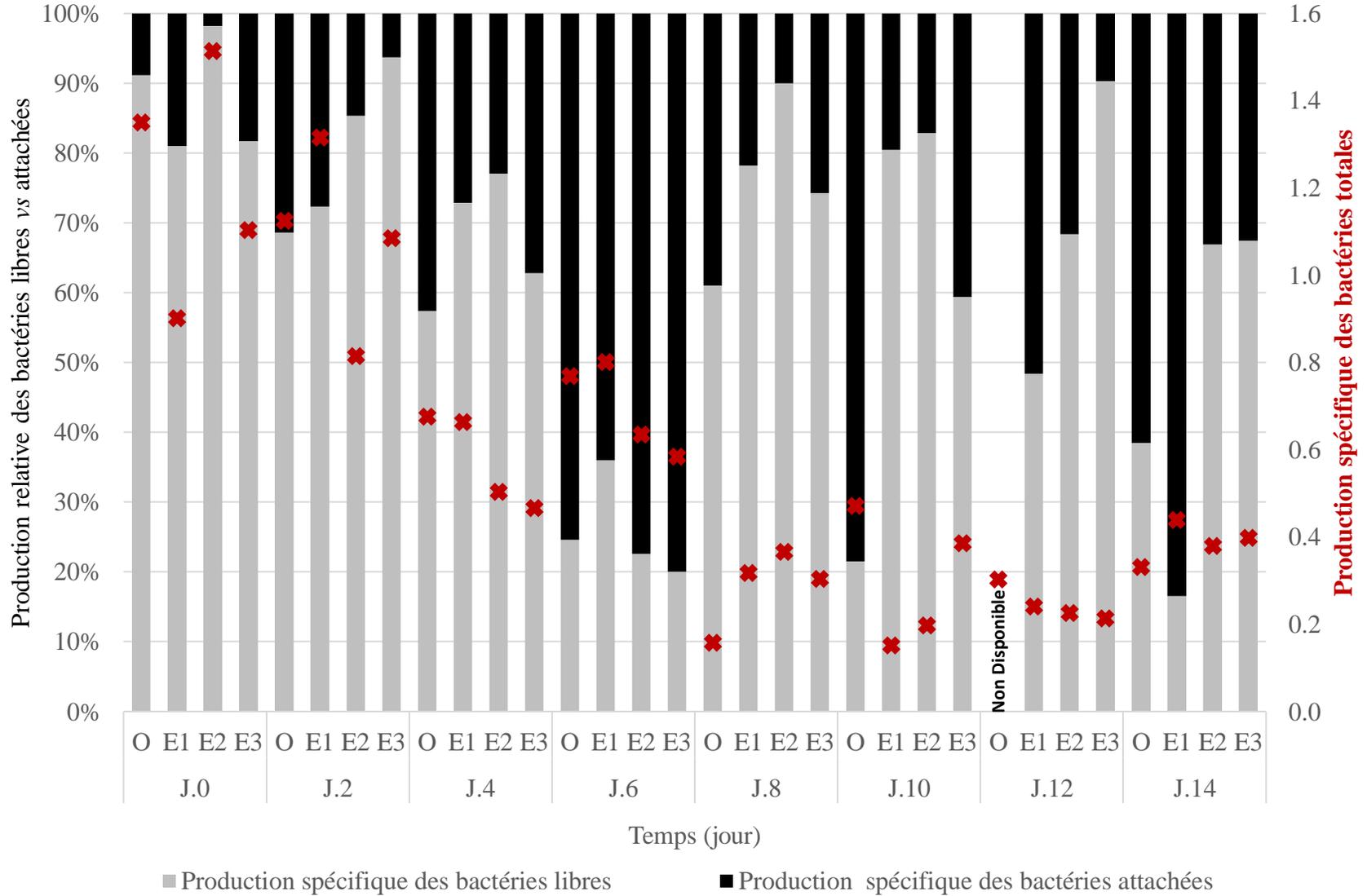


Figure 12. Variations de la production relative et absolue des bactéries par traitement (O pour Océanique, E1 pour Estuaire 1, E2 pour Estuaire 2, E3 pour Estuaire 3) en fonction du temps.

3.2 Diversité métabolique

Sur toute la durée de l'expérience, les différents traitements n'ont pas eu d'effet statistiquement significatif sur la consommation des différentes sources de carbone au cours du temps selon notre schéma expérimental ($p > 0,05$). Les variations quotidiennes de la consommation des différentes sources de carbone dans les trois traitements Estuaires étaient similaires à celle observée dans le traitement Océanique ($p > 0,05$).

Dans tous les traitements, les carbohydrates ont été la source principale de carbone consommée par les communautés bactériennes au cours du temps, suivi des polymères et des acides aminés (Figure 13). La consommation des acides carboxyliques a diminué dans tous les mésocosmes au cours du temps. À J6 uniquement, la consommation des sources de carbone a été modifiée : la consommation des amines et des acides aminés a diminué tandis que la consommation d'acide carboxylique et de polymères a augmenté.

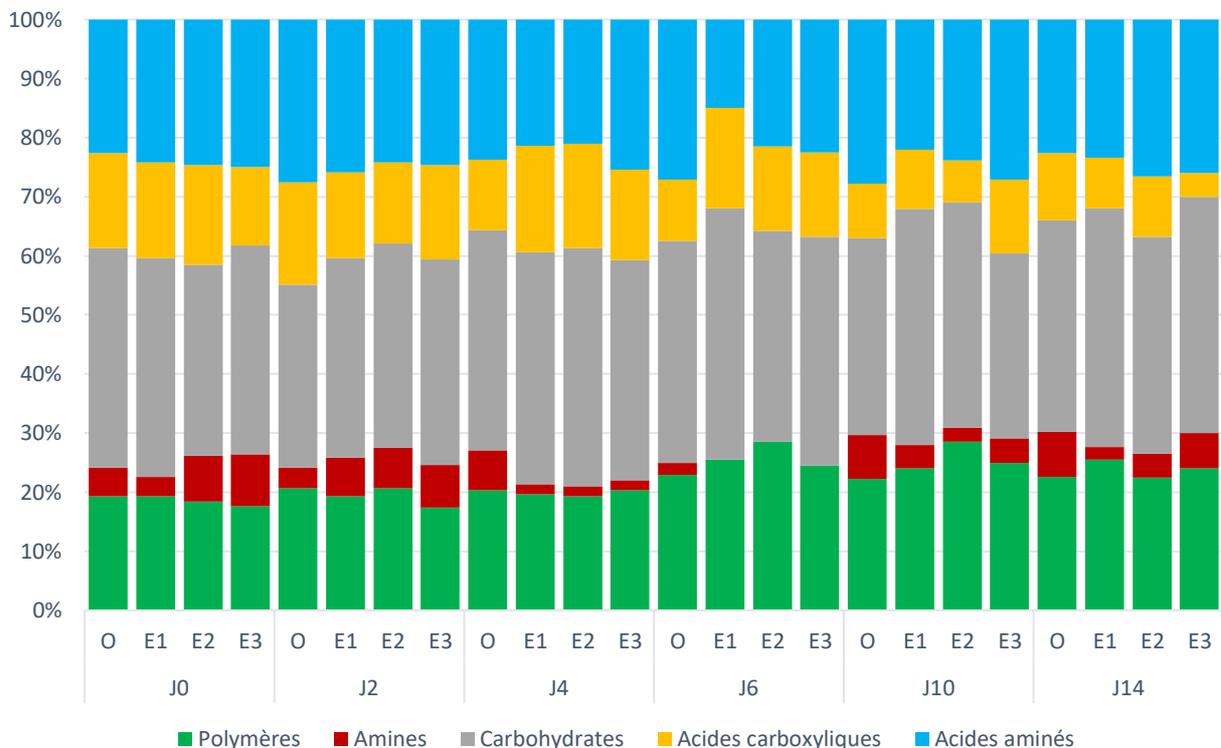


Figure 13. Consommation relative des différents groupes de carbone utilisés dans les mésocosmes en fonction du temps et des traitements (O pour Océanique, E1 pour Estuaire 1, E2 pour Estuaire 2, E3 pour Estuaire 3).

DISCUSSION

L'objectif global de cette étude était de déterminer les effets des apports fluviaux en nutriments, en particulier de l'azote, sur la structure et le métabolisme de la communauté bactérienne de l'estuaire maritime du Saint-Laurent en conditions contrôlées grâce à des expérimentations en mésocosmes. Nos hypothèses de recherche étaient que la nature et la quantité d'azote affecte la structure et le métabolisme de la communauté bactérienne de l'EMSL.

Nos résultats démontrent que l'évolution naturelle de la communauté planctonique initiale est passée, dans tous les traitements, d'un réseau trophique autotrophe à un réseau trophique hétérotrophe au cours de l'expérience conformément au modèle développé par Legendre et Rassoulzadegan (1995). Tous les mésocosmes ont démontré une succession phytoplanctonique relativement similaire et classique durant les 14 jours de l'expérience avec une phase d'efflorescence de J0 à J2 et une phase de déclin de la floraison phytoplanctonique de J4 à J14. La phase d'efflorescence, correspondant à l'augmentation des concentrations de chlorophylle *a* jusqu'à l'atteinte d'un pic maximal à J2, est corrélée à la diminution, jusqu'à épuisement à J2, des nutriments dissous (nitrate, silicates et phosphates) dans le milieu. Cette corrélation suppose que de J0 à J2 le phytoplancton est le principal consommateur des nutriments dissous ajoutés et correspond aux observations disponibles dans la littérature (Wassmann et Reigstad 2011). Cette hypothèse est confirmée par les travaux de Fouilland *et al.* (2007) qui ont démontré que lorsque la concentration de chlorophylle *a* est supérieure à 2 µg/L dans le milieu, ce sont les photoautotrophes, et non les hétérotrophes, qui sont les principaux consommateurs des nutriments dissous. Legendre et Rassoulzadegan (1995) corroborent également l'effet direct d'une augmentation de la concentration de nutriments dissous dans le milieu sur la croissance de la biomasse algale. C'est une relation dose-réponse directe : plus de nutriments alimentent plus de biomasse (Bricker *et al.* 1999, 2008 ; Whittall *et al.* 2007). Cette réponse directe d'une augmentation de la production primaire suite à l'ajout de nutriment a été très bien observée dans tous les traitements, mais plus fortement pour les traitements Estuaire 1 et 2, correspondant aux scénarios prédictifs considérant un maintien des conditions actuelles observées dans les eaux fluviales à hauteur de Québec. Par conséquent, la quantité et nature de l'azote, en particulier la proportion d'azote inorganique et organique, stimule la croissance phytoplanctonique dans les mésocosmes et affecte la composition de la communauté de phytoplancton comme démontré dans ces études : Berg *et al.* 2003, Heil *et al.* 2007, Bradley *et al.* 2010, et Teira *et al.* 2011. À partir de J4, l'effet temporel associé au confinement en bassin étant significativement plus fort que l'effet des traitements sur les concentrations moyennes de

chlorophylle *a*. L'effet des apports anthropiques en azote sur la communauté phytoplanctonique de l'EMSL après 96 h n'a donc pas pu être démontré dans notre étude.

Très peu d'études dans des conditions expérimentales comparables ont examiné simultanément l'effet différentiel des apports d'azote inorganique et organique sur la structure et le métabolisme des communautés pélagiques microbiennes en conditions contrôlées (Davidson *et al.* 2007 ; Teira *et al.* 2011). Ces auteurs ont observé que la forme de l'azote (inorganique ou organique) influençait de façon majeure la composition et le métabolisme des espèces planctoniques microbiennes. Dans notre étude, la nature et la quantité d'azote disponible n'ont pas affecté directement la structure et le métabolisme de la communauté bactérienne de l'EMSL. Sur toute la durée de l'expérience, les traitements Estuaires, simulant un enrichissement en azote à partir des eaux riches en nutriments en provenance du tronçon fluvial du Saint-Laurent, n'ont pas eu d'effet statistiquement significatif sur la structure et le métabolisme de la communauté bactérienne. C'est l'effet temporel qui a contrôlé l'évolution de l'abondance bactérienne totale, la composition taxonomique, la production bactérienne totale et la diversité métabolique. Nos résultats concordent avec ceux de Teira *et al.* (2010) et de Carlson *et al.* (2002) qui ont également démontré qu'un enrichissement en nutriments dissous, et plus particulièrement en N inorganique, n'avait pas d'effet direct sur la dynamique et la composition de la communauté bactérienne. Ces résultats ne sont toutefois pas contradictoires avec les observations de Davidson *et al.* (2007) et de Teira *et al.* (2011) précédemment cités. Plusieurs études précisent que l'effet stimulant des nutriments sur la croissance des bactéries hétérotrophes peut être direct (Kuparinen et Heinanen 1993 ; Zweifel *et al.* 1993) ou indirect, médié par le plancton autotrophe (Kuuppo-Leinikki *et al.* 1994). Dans notre étude, les résultats suggèrent que la réponse de la communauté bactérienne a été médiée de façon indirecte par la réponse du phytoplancton, et non par l'ajout de nutriments dans les mésocosmes. Cette hypothèse s'appuie sur la stratégie opposée d'absorption des nutriments du bactérioplancton et du phytoplancton (Xu *et al.* 2014) dès J0 jusqu'à la fin de l'expérience. En effet, la diversité de la communauté bactérienne initiale dans les mésocosmes est caractéristique de celle retrouvée dans des systèmes marins peu profonds (Danovaro et Prusceddu 2007). Cette communauté bactérienne initiale est considérée comme plus active que les communautés bactériennes pélagiques du point de vue de la minéralisation de la matière organique et du recyclage des nutriments (Danovaro et Prusceddu 2007 ; Tsuboi *et al.* 2013). De J0 jusqu'à J14, la communauté bactérienne était dominée par la classe des *Alphaproteobacteria*, communément retrouvée dans les eaux oligotrophes marines (Giovannoni *et al.* 2005 ;

Kirchman *et al.* 2005 ; Zhang *et al.* 2006), et la classe des *Bacteroidia*, reconnue pour sa capacité à dégrader la matière organique avec une forte teneur en carbone (Kim et Kwon 2010), soutenant l'hypothèse que la diversité et la fonction des communautés bactériennes initiales dans les mésocosmes étaient adaptées pour la dégradation de la MO, et donc non tributaire d'un apport en nutriment dissous comparativement au phytoplancton. D'autre part, il est à noter que les manipulations préliminaires à l'ajout des nutriments, ainsi que le lieu d'échantillonnage des communautés initiales, peuvent avoir eu un certain effet de sélection sur les communautés microbiennes présentes dans les mésocosmes avant le début de l'expérience, suggérant que seules les communautés résistantes au stress (en particulier au stress nutritif) et ayant un seuil de résilience très élevé ont pu subsister. Ainsi, un peu plus de 30 % des phylums bactériens retrouvés dans les mésocosmes sont connus dans la littérature pour leur capacité très élevée de résilience face à un environnement changeant tels que les *Gammaproteobacteria*, les *Actinobacteria* ou encore les *Verrucomicrobia* (Nold et Zwart 1998 ; Crump *et al.* 1999 ; Fuchs *et al.* 2000 ; Eilers *et al.* 2000 ; Sekiguchi *et al.* 2002 ; Zwart *et al.* 2002 ; Beardsley *et al.* 2003 ; Horňák *et al.* 2006). Les *Actinobacteria* et les *Verrucomicrobia* sont des groupes dominants dans de nombreuses eaux douces, mais elles se rencontrent également dans les eaux saumâtres en zones estuariennes et côtières (Nold et Zwart 1998 ; Crump *et al.* 1999 ; Sekiguchi *et al.* 2002 ; Zwart *et al.* 2002). Les *Gammaproteobacteria* profitent quant à elle des cultures de dilution (Fuchs *et al.* 2000), et sont favorisées par les expérimentations en milieux contrôlés (Eilers *et al.* 2000 ; Beardsley *et al.* 2003 ; Horňák *et al.* 2006). De plus, les *Gammaproteobacteria* sont un groupe diversifié sur le plan phylogénétique et physiologique qui comprend certaines bactéries opportunistes caractérisées par un potentiel de croissance extraordinairement élevé (Fuhrman et Hagström 2008). Retrouvées dans les eaux océaniques et côtières, les *Gammaproteobacteria* sont favorisées lorsque la concentration de matière organique labile dans le milieu est forte (Harvey *et al.* 2006 ; Davidson *et al.* 2007 ; Alonso-Sáez *et al.* 2009 ; Teira *et al.* 2010), soutenant une nouvelle fois l'hypothèse que la communauté bactérienne initiale dans les mésocosmes étaient probablement peu réactives à un enrichissement ponctuel en nutriment dissous, mais médié par les autotrophes.

Cette hypothèse se confirme par le profil métabolique des populations microbiennes dans les échantillons à J0, la diversité du bactérioplancton étant liée à la diversité des substrats disponibles (Cottrell et Kirchman 2000). Dans tous les traitements, les carbohydrates étaient la source principale de carbone consommée par les communautés bactériennes, après les polymères et les acides aminés. Ainsi, les bactéries présentes à J0, et jusqu'à J14, avaient donc un rôle prépondérant dans la reminéralisation bactérienne en dégradant la matière organique et

en participant au recyclage des nutriments dans un milieu oligotrophe (Danovaro et Prusceddu 2007 ; Tsuboi *et al.* 2013).

Par conséquent, l'évolution de la communauté bactérienne au cours de la succession planctonique a pu être contrôlée majoritairement par un lien trophique avec le phytoplancton (mutualisme ou compétition), la lyse virale ou encore par les concentrations de matière organique dissoute et particulaire. En effet, en réponse au stress induit par des conditions limitées de nutriments dans les mésocosmes à partir de J2, la croissance cellulaire et la division des cellules phytoplanctoniques ont été inhibées par la carence nutritive jusqu'à la fin de l'expérience, alors que le processus de photosynthèse continuait : un mécanisme de « surflux » s'est alors mis en place dans les mésocosmes (Amblard *et al.* 1998). Les cellules phytoplanctoniques excrètent alors de larges quantités de carbone organique dissous (polysaccharides) stimulant l'activité bactérienne et augmentant ainsi la compétition avec le phytoplancton pour les nutriments (Cole *et al.* 1988 ; Amblard *et al.* 1998). La consommation bactérienne de matière organique dérivée du phytoplancton implique principalement l'assimilation des grandes quantités de carbone organique dissous (COD) généralement très labile (Seymour *et al.* 2017), libérées par les cellules phytoplanctoniques dans la colonne d'eau environnante (Larsson et Hagström 1979), mais comprend également la consommation de produits algaux plus complexes (pour exemple, mucilage et polysaccharides) (Piontek *et al.* 2011 ; Teeling *et al.* 2012) et de biomasse phytoplanctonique sénescence ou morte (Biddanda et Pomeroy 1988). Jusqu'à 50 % du carbone fixé par le phytoplancton peut être consommé uniquement par les bactéries (Fuhrman et Azam 1982 ; Seymour *et al.* 2017), elles obtiennent donc une part importante de leur demande de carbone directement à partir du phytoplancton (Fouilland *et al.* 2014 ; Seymour *et al.* 2017). Les bactéries hétérotrophes concurrenceraient alors plus efficacement les autotrophes dans les situations de carence en nutriments si le carbone organique est suffisamment disponible (Drakare 2002 ; Jacquet *et al.* 2002). Deux jours après le pic de l'efflorescence algale et l'épuisement des nutriments ajoutés dans le milieu (J4), l'abondance maximale des bactéries totales (populations libres et attachées aux particules) est atteinte. Jusqu'à J8, les bactéries libres représentaient la fraction principale de la communauté bactérienne (environ $5,72 \times 10^6$ cellules mL^{-1} à J4), tandis que les bactéries attachées ($1,81 \times 10^5$ cellules mL^{-1} à J3) représentaient moins de 10 % de la communauté. En milieu océanique, l'abondance des bactéries attachées est généralement moins élevée que l'abondance des bactéries libres étant donné que la MOP est 10 fois moins abondante que la MOD (Grégori 2010). Ce nombre varie cependant en fonction des paramètres environnementaux (nature

chimique des particules, éloignement par rapport à la côte, profondeur, saison, prédation, etc.). À l'exception des zones estuariennes plus riches en particules, les bactéries attachées constituent ainsi moins de 4 % (et couramment moins de 1 %) de l'effectif bactérien total (Grégori 2010). A contrario, en milieux côtiers, les bactéries attachées jouent un rôle prépondérant dans le recyclage de la matière organique et la redistribution des nutriments (Grégori 2010), augmentant de plus de 30 % la fraction bactérienne attachée dans la colonne d'eau comme démontre notre étude. Grégori (2010) explique que les sources de carbone (inorganique et organique) et d'énergie contrôlent positivement la prolifération des cellules (contrôle par les ressources nutritives ou effet « bottom-up ») (Verity et Smetacek 1996), tandis que la prédation par les protozoaires et/ou l'action virale la limite (Verity *et al.* 1996 ; Fuhrman 1999). Ces deux principaux facteurs régulent l'abondance bactérienne dans le milieu aquatique marin autour d'une valeur de l'ordre de 10^5 à 10^6 cellules par millilitre, ce qui correspond aux valeurs observées durant notre étude. Caron *et al.* (2000) ont clairement démontré que la pression de prédation pouvait moduler la réponse des bactéries à l'enrichissement en nutriments. Dans notre étude, la pression de prédation par le microzooplancton de taille inférieure à 250 μm n'a pas été évaluée directement. Toutefois, l'analyse des phéopigments au cours du temps, un indicateur de prédation (SooHoo et Kiefer 1982), n'a pas démontré d'effet significatif de cette prédation sur la structure et le métabolisme des communautés microbiennes au cours du temps dans les différents traitements (communication personnelle Michel Gosselin).

En fonction des traitements effectués, les efflorescences de phytoplancton ont généré un apport variable en particules nouvelles et en MOD dans les mésocosmes (Mémoire de Jade Paradis-Hautcoeur 2021). En réponse à ces apports différentiels, la production bactérienne des bactéries attachées augmente et un nombre croissant de bactéries s'attachent aux particules jusqu'à J3. En accord avec nos résultats, Smith *et al.* (1995) et Riemann *et al.* (2000) ont constaté que la production et l'activité enzymatique bactérienne étaient systématiquement plus élevées chez les bactéries attachées que chez les bactéries libres pendant les efflorescences marines. Les bactéries attachées aux particules sont en présence de concentrations plus élevées de matière organique (Allredge *et al.* 1993 ; Long et Azam 1996) et leur arrangement en consortiums sur les particules leur confère un avantage sélectif face à la prédation par rapport aux populations libres (Jürgens et Güde 1994 ; Watnick et Kolter 2000). L'augmentation de la population de bactéries attachées durant le cycle de croissance du phytoplancton (J3) pourrait être le résultat de bris cellulaires restant pendant le remplissage des mésocosmes (Landa *et al.* 2013), mais

pourrait être également expliquée par une agrégation rapide des bactéries ou à une fixation des bactéries libres aux particules phytoplanctoniques de plus en plus abondantes dans le milieu. L'effet stimulant des nutriments sur la croissance des bactéries hétérotrophes a probablement été indirect, médié par le plancton autotrophique (Kuuppo-Leinikki *et al.* 1994) qui lui a été impacté par la nature et la quantité d'azote dans les mésocosmes.

Les conditions expérimentales simulant la mise en place hypothétique d'une réglementation des rejets d'azote anthropiques en milieu naturel visant une réduction de 50 % de l'azote retrouvé dans les eaux fluviales (traitement Estuaire 3) ont limité la production primaire et entraîné une diminution des particules en suspension et de la production de substrats organiques dissous issus de l'exsudation phytoplanctonique dans les mésocosmes. Ces conditions ont de plus limité de façon significative l'abondance des bactéries attachées par rapport aux autres conditions testées. Une telle réduction des apports en azote dans les eaux de l'estuaire maritime du Saint-Laurent serait donc susceptible de réduire la sédimentation des bactéries attachées vers les eaux profondes et ainsi réduire la respiration bactérienne dans ces eaux ce qui permettrait de limiter l'expansion des zones hypoxiques. Lors d'expérience en mésocosmes, Hitchcock (2015) a démontré que la production bactérienne est le plus souvent limitée par le carbone (Findlay *et al.* 1992 ; Hoikkala *et al.* 2009). Ceci pourrait contribuer à expliquer pourquoi il n'y a pas eu de différence entre le contrôle et les traitements dans cette étude. Lorsque le COD est en excès, l'azote et le phosphore peuvent devenir les principaux facteurs limitants (Pinhassi *et al.* 2006 ; Cunha et Almeida 2009) puisque la limitation en carbone est levée. Les changements dans la limitation bactérienne du carbone à l'azote peuvent entraîner des changements dans leur relation avec le phytoplancton ; de la dépendance bactérienne au phytoplancton pour le carbone autochtone, à la compétition avec le phytoplancton pour l'azote qui peut potentiellement limiter la production primaire en milieu estuarien (Currie et Kalff 1984 ; Jansson 1993 ; Thingstad *et al.* 1993). La façon dont la limitation des ressources bactériennes peut changer à différents intrants dans les estuaires est largement inconnue et nécessite une meilleure compréhension pour contrer le phénomène d'eutrophisation dans les zones estuariennes (Meybeck 1982).

Dans notre étude, les bactéries hétérotrophes ont joué un rôle important dans la reminéralisation de la MO, et ont donc interagi avec le cycle de l'azote (Zehr et Ward, 2002 ; Azam et Malfatti 2007 ; Diner *et al.* 2016), et ce malgré une absence de différences significatives dans les réponses aux différents traitements azotés qui pourrait être attribuable à une probable limitation en carbone dans les mésocosmes. En effet, les bactéries hétérotrophes sont connues

pour utiliser une variété de sources pour satisfaire leurs besoins en N, notamment l'ammonium, le nitrate, l'urée, les acides aminés libres et divers autres composés organiques azotés (Diner *et al.* 2016). Plusieurs études ont démontré que les sources d'ammonium et de N organique telles que les acides aminés satisfont l'essentiel de la demande de N bactérien hétérotrophe, tandis que d'autres sources de N organique et de N inorganique comme le nitrate semblent jouer un rôle mineur (Wheeler et Kirchman 1986 ; Keil et Kirchman 1991). Cependant, un grand nombre de bactéries hétérotrophes possèdent des voies d'utilisation du nitrate et sont capables de se développer en utilisant le nitrate comme unique source d'azote. Des études examinant l'écologie moléculaire des gènes bactériens hétérotrophes de nitrate réductase (*nasA*) ont suggéré que l'utilisation de nitrate est largement répandue dans le monde bactérien et pourrait jouer un rôle important dans le cycle du N inorganique dans plusieurs écosystèmes, expliquant ainsi le choix des traitements dans notre étude (Allen *et al.* 2001 ; Jiang *et al.* 2015). Allen *et al.* (2005) ont démontré que les bactéries hétérotrophes satisfont entre 10 et 50 % de leur demande totale en N avec de l'azote inorganique dissous. Cette prise bactérienne peut représenter entre 10 et 40 % de l'absorption totale de nitrates dans la colonne d'eau. Cependant, selon notre schéma expérimental, les espèces bactériennes initialement présentes dans les mésocosmes étaient peu réactives à l'absorption de l'azote inorganique dissous, ce qui n'a pas induit de compétition marquée entre les bactéries hétérotrophes et le phytoplancton pour les nutriments ajoutés dans les mésocosmes. Dans un environnement pauvre en nutriments tel que les mésocosmes à partir de J2, les bactéries hétérotrophes vont majoritairement tirer leur énergie de l'oxydation de la matière organique dissoute, dont une large partie provient du phytoplancton (Cho et Azam 1990). Des tendances similaires ont été observées dans d'autres études en mésocosmes étudiant l'évolution de la dynamique des communautés bactériennes au cours d'une efflorescence algale (Smith *et al.* 1995 ; Riemann *et al.* 2000 ; Worm *et al.* 2001 ; Ferreyra *et al.* 2006). Cole *et al.* (1988) suggèrent que les substrats organiques dissous, issus notamment, de l'exsudation phytoplanctonique, tel que les particules exopolymériques transparentes (TEPs), régulent le développement de la communauté bactérienne. Cette limitation par la disponibilité en COD biodégradable a également été mise en évidence par des expériences d'enrichissement (Carlson et Ducklow 1996). Les TEPs constituent un microhabitat riche en substrat et sont généralement considérées comme des « points chauds » pour la colonisation et la croissance bactériennes (Buchan *et al.* 2014). En retour, le phytoplancton bénéficierait de produits bactériens tels que les nutriments reminéralisés, les vitamines et d'autres facteurs de croissance (Azam et Smith 1991). De tels échanges entre bactéries et algues ont déjà été signalés lors de proliférations phytoplanctoniques (Worm *et al.* 2001 ; Grossart et Simon 2007). Cette

relation écologique entre le phytoplancton et les bactéries représente l'association inter-organismes la plus importante dans les milieux aquatiques influençant fortement le cycle du carbone et des nutriments, régulant la productivité et la stabilité des réseaux trophiques aquatiques et affectant les flux atmosphériques océaniques de produits chimiques climatiquement pertinents (Cole 1987 ; Yoch 2002 ; Azam et Malfatti 2007 ; Seymour *et al.* 2017). En contrôlant le cycle des nutriments et la production de biomasse à la base du réseau trophique, les interactions entre le phytoplancton et les bactéries représentent une relation écologique fondamentale dans les environnements aquatiques tel que le mutualisme, le commensalisme, l'antagonisme, le parasitisme et la compétition (Seymour *et al.* 2017). Une nouvelle perspective sur la nature et l'importance des interactions phytoplancton – bactéries dans les écosystèmes aquatiques pourrait être la clé pour la compréhension des effets des apports anthropiques en azote sur le réseau trophique microbien.

Les liens trophiques entre le phytoplancton et le bactérioplancton ont donc contrôlé une partie de l'évolution de la communauté bactérienne au cours de la succession planctonique. La lyse virale a également joué un rôle important dans la dynamique de la communauté microbienne de l'EMSL au cours de l'expérience. À J4, un premier pic viral ($1,89 \times 10^8$ virus mL⁻¹) a pu être associé à une lyse virale des cellules phytoplanctoniques puisqu'il coïncide avec une diminution de la concentration de la chlorophylle *a* et une augmentation d'un peu plus de 20 % de la proportion relative du phylum des *Bacteroidia* dans les mésocosmes. Les *Bacteroidia* sont principalement associés aux efflorescences de phytoplancton en décomposition (Pinhassi *et al.* 2004 ; Alderkamp *et al.* 2006 ; Teira *et al.* 2008), bénéficiant d'un COD complexe tel que les protéines (Cottrell et Kirchman 2000). Deux jours après la première lyse virale (J6), la production relative des bactéries attachées a augmenté significativement : 80 % des bactéries responsables de la production bactérienne totale sont des bactéries attachées. L'augmentation de la matière organique détritique d'origine phytoplanctonique dans les mésocosmes pourrait avoir amélioré la production des bactéries attachées. En effet, les bactéries attachées sont considérées comme plus actives dans la dégradation de la MOP que les bactéries libres (Epstein 1997; Crump *et al.* 1999; LaMontagne et Holden 2003 ; Mohit 2014), car elles possèdent des complexes enzymatiques plus importants et plus efficaces (Karner et Herndl 1992 ; Smith *et al.* 1992 et 1995 ; Worm et Søndergaard 1998b ; Riemann *et al.* 2000). Cette évolution de la communauté bactérienne a démontré la sélection d'espèces hautement compétitives résultant des conditions prévalant dans les mésocosmes lors de la floraison phytoplanctonique et de la lyse virale telle que proposée par Legendre et Rassoulzadegan (1995).

De J4 à J9, pendant le déclin de la floraison phytoplanctonique, l'abondance, la richesse, la diversité taxonomique et la production bactérienne totale, libre et attachée diminuent simultanément tandis qu'un deuxième pic viral ($1,88 \times 10^8$ virus mL⁻¹) est observé à J8. Ce deuxième pic viral pourrait être associé à une lyse virale des cellules bactériennes puisqu'il coïncide avec une chute brutale de l'abondance bactérienne totale. Les virus sont capables de contribuer à plus de la moitié de la mortalité des bactéries hétérotrophes dans les eaux côtières (Mocaër *et al.* 2017). En contribuant à la mortalité des populations spécifiques de bactérioplancton et de phytoplancton, les virus exercent des contrôles positifs et négatifs sur les communautés microbiennes (Baudoux *et al.* 2005 et 2006 ; Mocaër *et al.* 2017). Les virus peuvent donc périodiquement être un facteur majeur de contrôle des populations microbiennes planctoniques impactant le fonctionnement des écosystèmes marins (Fuhrman *et al.* 1995 ; Heldal et Bratbak 1991 ; Garza et Suttle 1995 ; Middelboe *et al.* 1996 ; Winter *et al.* 2004 ; Mocaër *et al.* 2017). La lyse virale du bactérioplancton peut entraîner non seulement une forte mortalité bactérienne, mais également provoquer la libération de produits de lyse qui pourrait être un mécanisme important par lequel la matière organique est détournée du réseau trophique phagotrophique sous forme de MOD très labile et facilement assimilable (Bratbak *et al.* 1990, 1992 ; Weinbauer *et al.* 1995 ; Middelboe *et al.* 1996). Ainsi, les bactéries peuvent être en mesure de maintenir leur production sur la base du renouvellement des nutriments régénérés à partir des lysats cellulaires, comme suggéré par Middelboe *et al.* (1996) et donc recycler C, N et P. Dans l'ensemble, l'infection virale de certaines bactéries favorise la production et la respiration de la communauté bactérienne totale, créant efficacement un « court-circuit » de flux de carbone entre les composants bactériens, viraux et du carbone organique dissous (DOC) (Bratbak *et al.* 1990, 1992 ; Proctor et Fuhrman 1990 ; Fuhrman 1992). La libération de composés organiques C, N et P par lyse virale peut stimuler la croissance de populations bactériennes non infectées dans les systèmes marins, indiquant que l'activité virale peut contribuer au recyclage des nutriments (Middelboe *et al.* 1996). Cela signifie qu'une fraction de la production bactérienne et du renouvellement du carbone peut être soutenue par l'apport de lysats cellulaires et, par conséquent, ne pas contribuer au flux net de carbone vers des niveaux trophiques supérieurs (Middelboe *et al.* 1996). Ainsi, dans les derniers jours de l'expérience (J9 à J14), pendant le plus fort déclin de la floraison et deux jours après la deuxième lyse virale, l'abondance des bactéries attachées a augmenté, atteignant un peu plus de 20 % de l'abondance bactérienne totale à J14, tandis que l'abondance bactérienne totale et libre est restée stable. Dans une étude en mésocosmes reproduisant une efflorescence de diatomées, Riemann *et al.* (2000) ont également observé des tendances opposées des populations de bactéries libre et

attachées aux particules pendant la décomposition de la floraison, ainsi que l'augmentation de la proportion de bactéries attachées aux particules dans la communauté bactérienne. Par conséquent, les bactéries libres représentaient la majeure partie de la production bactérienne totale pendant la première partie de la floraison. Leur production était corrélée significativement avec la chlorophylle et la concentration de polysaccharides (Middelboe *et al.* 1995), suggérant que la libération de composés de polymères dissous par le phytoplancton fournissait une importante source de carbone pour la production bactérienne. Au fur et à mesure que la floraison s'est effondrée, l'activité et la structure de la communauté microbienne ont été modifiées. La contribution moyenne des bactéries attachées à la production bactérienne totale est passée de 10 % pendant la première partie de la floraison à environ 30 % à la fin. Une telle augmentation de la population de bactéries liées aux particules à la fin de la succession planctonique aurait pu être soutenue à la fois par l'exsudation de polysaccharides par le phytoplancton, mais également par la libération des lysats cellulaires lors du deuxième pic viral et par l'augmentation de la matière organique détritique dans les mésocosmes (Riemann *et al.* 2000 ; Buchan *et al.* 2014).

Dans notre étude, l'augmentation de la matière organique pendant la période post-floraison n'a pas induit de modifications de la diversité de la communauté bactérienne, contrairement à ce qui a pu être observé dans d'autres études comparables (Riemann *et al.* 2000 ; Riemann et Winding 2001). Traving *et al.* (2017) ont démontré que les modifications de la structure de la communauté bactérienne, induites par le développement de nouvelles espèces bactériennes liées aux particules, étaient une réponse spécifique à l'augmentation de la matière organique et de sa composition. Or, selon notre schéma expérimental et la méthodologie employée, les communautés bactériennes initiales présentes dans les mésocosmes avaient déjà un rôle prépondérant à J0 dans la reminéralisation bactérienne en dégradant la matière organique et en participant au recyclage des nutriments (Danovaro et Prusceddu 2007 ; Tsuboi *et al.* 2013), ce qui suggère que la réponse des communautés bactériennes en place n'est pas directement liée à l'ajout de nutriment dissous dans les mésocosmes, mais plutôt adaptées à l'utilisation de substrats organiques dissous et complexes générés par la succession phytoplanctonique et la lyse virale. Par conséquent, selon le schéma expérimental employé dans cette étude, la nature et la quantité d'azote issue des apports fluviaux n'ont pas eu d'effet statistiquement significatif sur la structure et le métabolisme de la communauté bactérienne totale de l'EMSL.

CONCLUSION

Afin d'élucider la résilience des communautés microbiennes aux apports azotés en milieu estuarien et de définir des ratios critiques de charge en éléments nutritifs dans ces zones réceptacles des activités anthropiques, l'objectif global de cette étude était de déterminer les effets des apports fluviaux en nutriments, en particulier de l'azote, sur la structure et le métabolisme de la communauté bactérienne de l'estuaire maritime du Saint-Laurent en conditions contrôlées grâce à des expérimentations en mésocosmes.

Selon le schéma expérimental employé lors de cette étude, la nature et la quantité d'azote issue des apports fluviaux n'ont pas eu d'effet statistiquement significatif sur la structure et le métabolisme de la communauté bactérienne totale de l'EMSL. Une des hypothèses pouvant expliquer cela est que la diversité et la fonction de la communauté bactérienne initiale dans les mésocosmes étaient peu réactives à un enrichissement ponctuel en nutriments dissous, mais avaient un rôle prépondérant dans la reminéralisation bactérienne dû aux conditions expérimentales. L'évolution de la communauté bactérienne au cours de la succession planctonique a probablement été contrôlée majoritairement par des facteurs biotiques et abiotiques tels que le lien trophique avec le phytoplancton et la lyse virale. Une nouvelle perspective sur la nature et l'importance des interactions phytoplancton – bactéries – virus dans les écosystèmes aquatiques pourrait être la clé pour la compréhension des effets des apports anthropiques en azote sur le réseau trophique microbien.

Les conditions expérimentales simulant la mise en place hypothétique d'une réglementation des rejets d'azote anthropiques en milieu naturel, visant une réduction de 50 % de l'azote retrouvé dans les eaux fluviales, ont limité la production primaire et entraîné une diminution des particules en suspension et de la production de substrats organiques dissous issus de l'exsudation phytoplanctonique dans les mésocosmes. Ces conditions ont de plus limité de façon significative l'abondance des bactéries attachées par rapport aux autres conditions testées. Une telle réduction des apports en azote dans les eaux de l'estuaire maritime du Saint-Laurent serait donc susceptible de réduire la sédimentation des bactéries attachées vers les eaux profondes et ainsi réduire la respiration bactérienne dans ces eaux ce qui permettrait de limiter l'expansion des zones hypoxiques.

ANNEXES

Annexe 1 : Le Cycle de l'azote

La transformation d'une forme d'azote en une autre en milieu estuarien s'effectue selon le cycle de l'azote (voir schéma). Ce cycle est interconnecté avec le cycle de l'azote hydrosphère-lithosphère-atmosphère-biosphère, et lié inextricablement aux cycles océaniques du carbone et du phosphore par la production et la reminéralisation de la matière organique (Karl et Michaels 2010 ; Prassard *et al.* 2017). Le cycle de l'azote s'articule autour des activités métaboliques de microorganismes spécifiques (Prasad *et al.* 2017), il est donc raisonnable de le qualifier de cycle microbien de l'azote, car il dépend des bactéries (Karl et Michaels 2001). La complexité du cycle de l'azote vient de la multiplicité des formes de l'azote, chacune d'entre elles ayant un degré d'oxydation spécifique (voir schéma). On trouve ainsi au moins quatre formes intermédiaires entre le nitrate NO_3^- , la forme la plus oxydée, et l'ammonium NH_4^+ , la forme la plus réduite. Les transformations du cycle de l'azote sont généralement soit énergivores (réductions), soit énergétiques (oxydations). La modification du degré d'oxydation de la forme azotée soit dans le sens d'une réduction, soit dans celui d'une oxydation, va être conditionnée à l'intégration de l'azote dans la matière organique, son utilisation comme oxydant ou substrat dans le métabolisme énergétique bactérien, son relargage et son stockage dans le milieu océanique, ou encore à sa fixation dans la matière organique à partir de l'azote gazeux atmosphérique (voir schéma ; d'Elbée 2016). En effet, toutes les formes de l'azote minéral (DIN) peuvent être utilisées, mais les formes réduites NH_4^+ sont plus facilement assimilables que les formes oxydées (NO_2^- , NO_3^{2-}), qui sont préalablement réduites avant assimilation (Marty *et al.* 1989 ; Weil 1997 ; Perry *et al.* 2004 ; Karl et Michaels 2010 ; d'Elbée 2016). La forme dominante d'azote dans la mer est le diazote gazeux dissous (N_2) qui représente plus de 95 % du stock total d'azote. Cependant, la stabilité relative de la triple liaison de N_2 rend cette forme presque inerte. Les composés azotés chimiquement « réactifs » tels que le nitrate (NO_3^+), le nitrite (NO_2^-), l'ammonium (NH_4^+) et l'azote organique dissous et particulaire (DON/ PON) sont les principales sources d'azote pour soutenir les processus biologiques. Selon Karl et Michaels (2001) plusieurs formes d'azote peuvent être directement transportées à travers les membranes cellulaires et assimilées dans de nouveaux matériaux cellulaires comme requis pour la biosynthèse et la croissance. La plupart des micro-organismes transportent facilement NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- et certains composés DON tels que les acides aminés, l'urée et les bases d'acide nucléique. De nombreux protozoaires, y compris les espèces photosynthétiques et hétérotrophes, et tous les métazoaires obtiennent de l'azote principalement

par ingestion de PON. Une fois à l'intérieur de la cellule ou de l'organisme, l'azote est digéré et, si nécessaire, réduit en NH_4^+ . Si des composés oxydés tels que NO_3^- ou NO_2^- sont utilisés, l'énergie cellulaire doit être investie pour réduire ces substrats en ammonium pour l'incorporation dans la matière organique. Le processus de réduction du NO_3^- (ou NO_2^-) à des fins de croissance cellulaire est appelé « réduction assimilatrice » de l'azote ($\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$) et la plupart des micro-organismes, à la fois les bactéries et le phytoplancton, possèdent cette capacité métabolique (Karl et Michaels 2001). En théorie, il devrait y avoir une préférence métabolique pour NH_4^+ par rapport à NO_3^- ou NO_2^- , basées strictement sur des considérations énergétiques. Cependant, il convient de souligner que l'utilisation préférentielle de NH_4^+ ne se produit pas toujours (Karl et Michaels 2001).

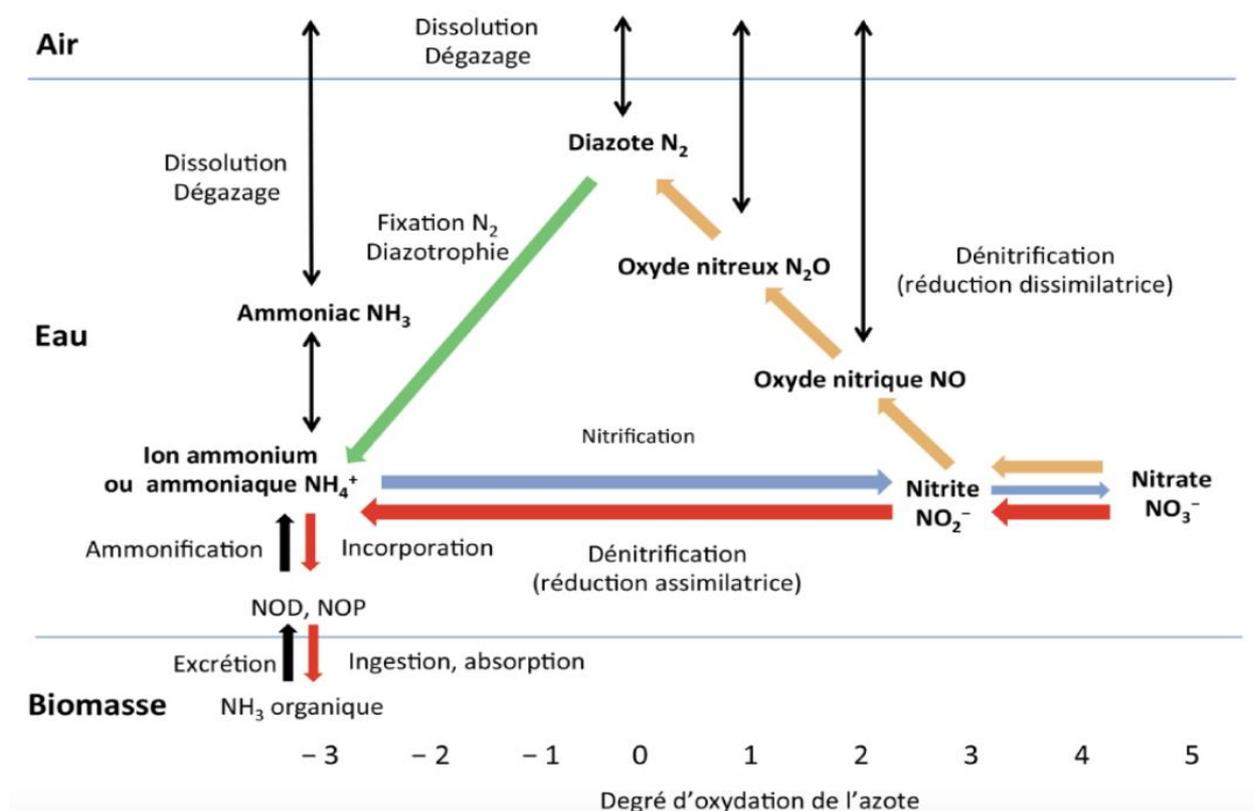
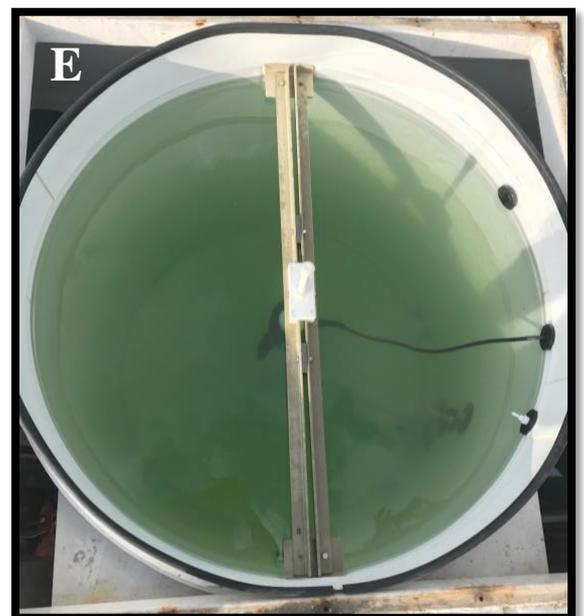
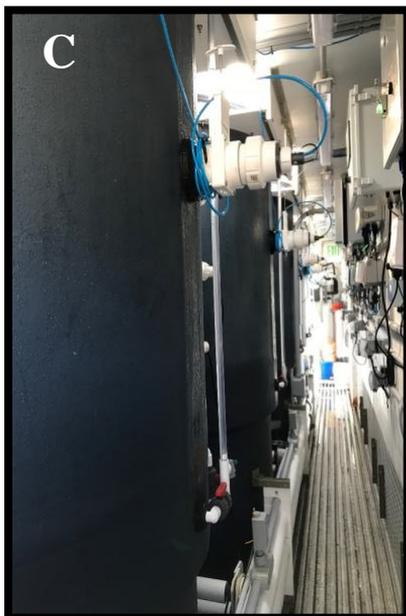
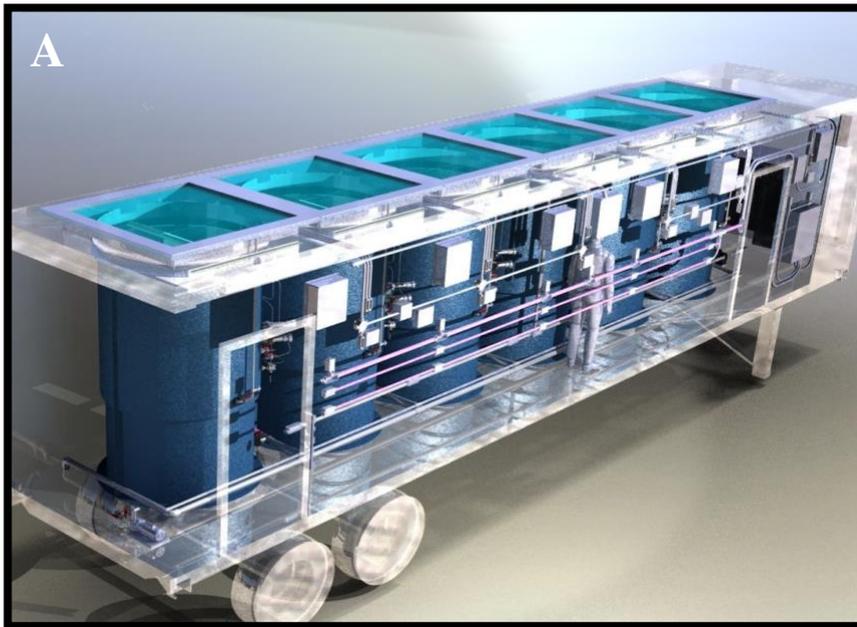
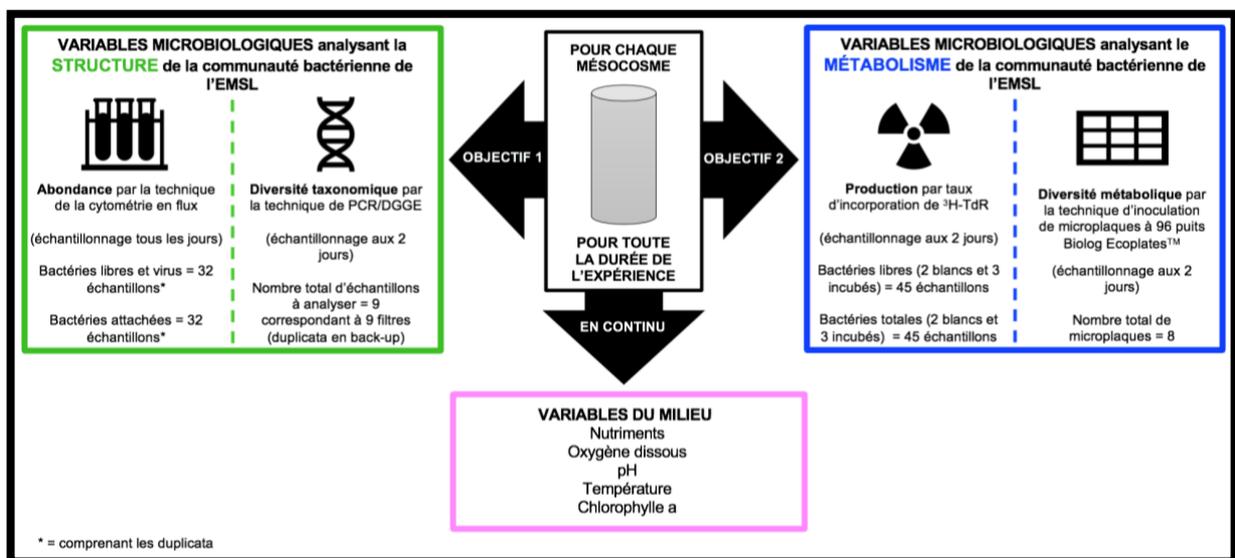
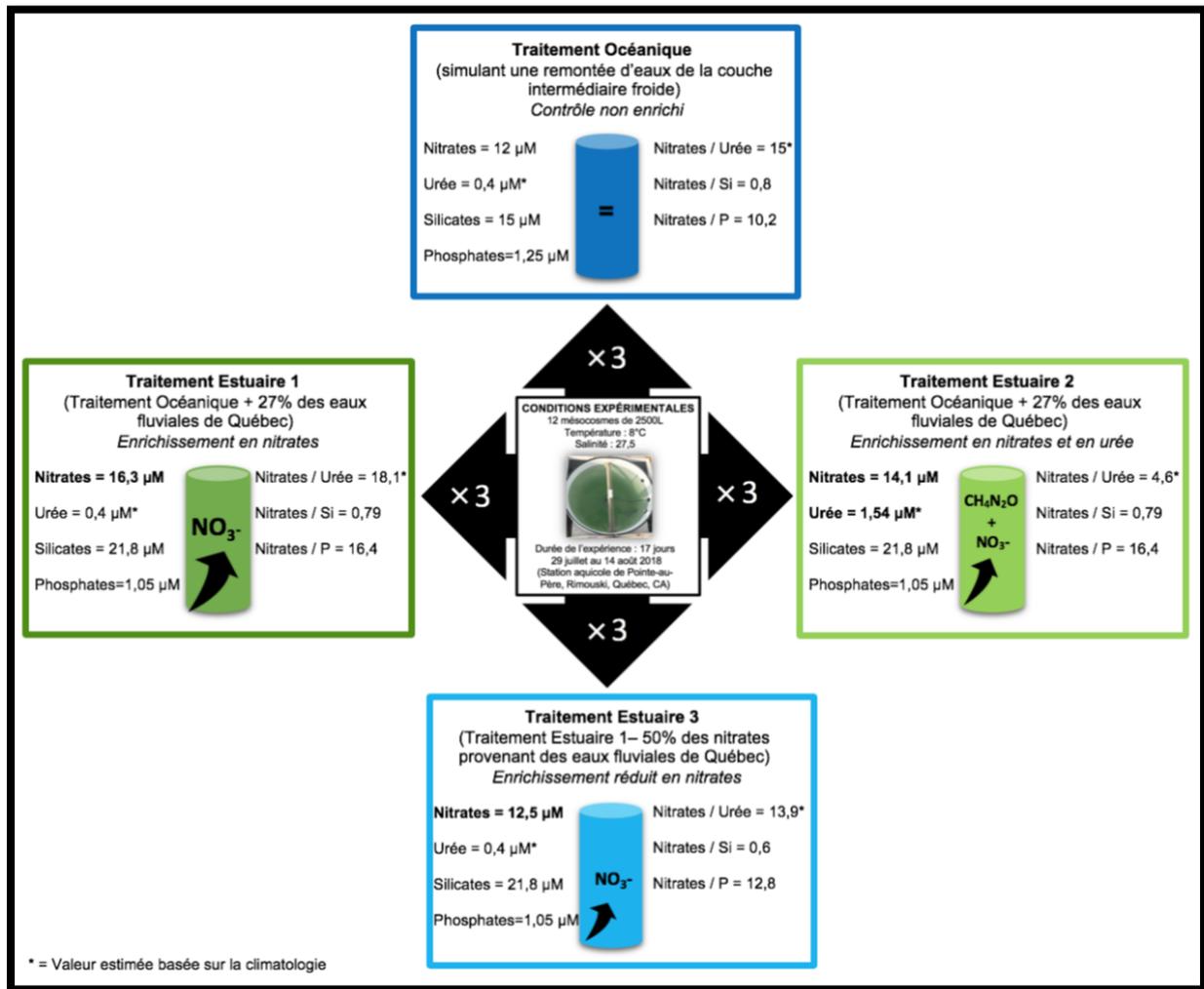


Schéma tiré de d'Elbée (2016). Différentes formes et processus de transformation de l'azote en milieu marin (d'après Karl et Michaels 2010).



Annexe 2 : **A.** Représentation 3D des mésocosmes ou TAMs (Transportable Automated Mesocosm System, Aquabiotech). **B et E.** Photos de l'extérieur des mésocosmes. **C et D.** Photos de l'intérieur des mésocosmes. **F, G, et H.** Photos des différents contrôleurs automatiques: général (**F**), oxygène (**G**) et pH (**H**).



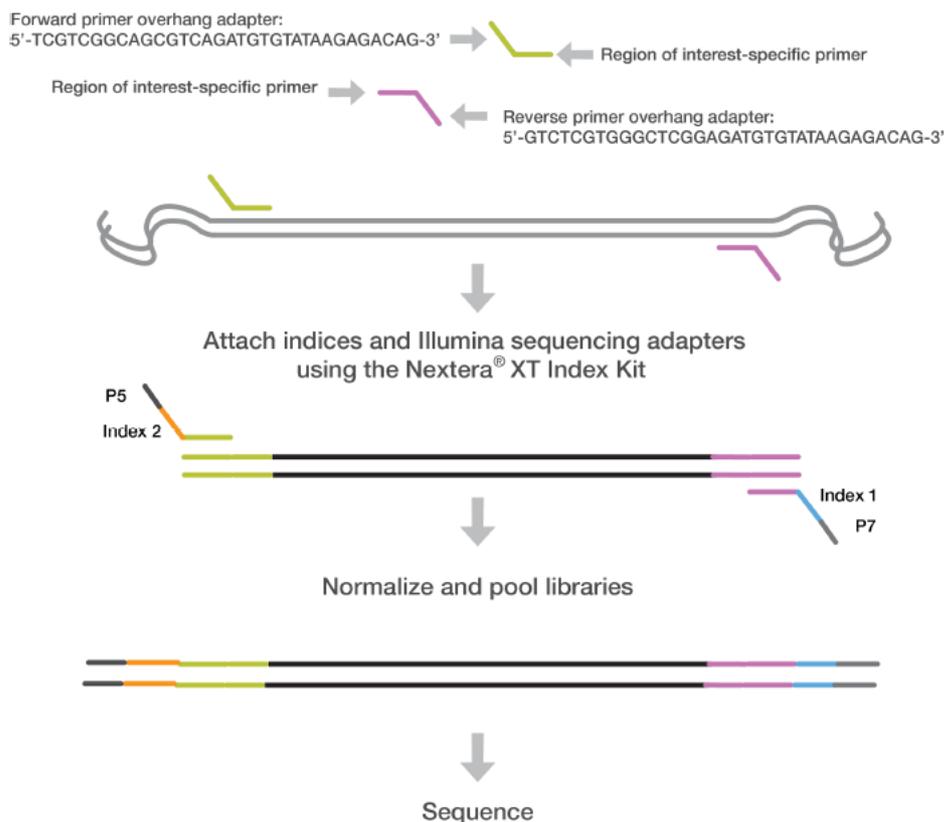
Annexe 3 : Représentation schématique du plan expérimental.

Conteneur	Mésocosme	Traitement
1	M1	Estuaire 2
1	M2	Estuaire 1
1	M3	Estuaire 3
1	M4	Estuaire 1
1	M5	Océanique
1	M6	Estuaire 2
2	M7	Estuaire 3
2	M8	Océanique
2	M9	Océanique
2	M10	Estuaire 1
2	M11	Estuaire 2
2	M12	Estuaire 3

Annexe 4 : Liste d'attribution des mésocosmes à un traitement

16S V3 and V4 Amplicon Workflow

PCR amplify template out of genomic DNA using region of interest-specific primers with overhang adapters



Annexe 5 : Schéma explicatif issu du protocole Illumina MiSeq System. Les amorces directes et inverses définies par l'utilisateur, complémentaires en amont et en aval de la région d'intérêt, sont conçues avec des adaptateurs en surplomb. Une étape d'amplification à cycle limité ultérieure est effectuée pour ajouter des index et des adaptateurs de séquençage Illumina. Les bibliothèques sont normalisées et regroupées, et séquencées sur le système MiSeq à l'aide de réactifs v3.

Traitement Océanique								
Bactéries totales (cell/mL)		Bactéries attachées (cell/mL)		Bactéries libres (cell/mL)		Virus totaux (virus/mL)		
Journée	Moyenne	SD	Moyenne	SD	Moyenne	SD	Moyenne	SD
0	2,37 E +06	1,72 E +05	8,27 E +04	1,49 E +04	2,29 E +06	1,59 E +05	3,83 E +07	3,10 E +06
1	3,83 E +06	1,52 E +05	1,56 E +05	7,93 E +04	3,68 E +06	7,30 E +04	7,25 E +07	4,14 E +06
2	4,75 E +06	6,82 E +05	1,25 E +05	2,42 E +04	4,63 E +06	6,58 E +05	9,61 E +07	5,18 E +06
3	5,54 E +06	1,18 E +06	1,51 E +05	1,26 E +04	5,39 E +06	1,19 E +06	1,36 E +08	1,58 E +07
4	6,25 E +06	4,38 E +05	1,39 E +05	2,11 E +04	6,11 E +06	4,37 E +05	1,97 E +08	1,59 E +07
5	5,19 E +06	8,79 E +05	1,57 E +05	3,43 E +04	5,03 E +06	8,91 E +05	1,92 E +08	2,70 E +07
6	3,95 E +06	1,51 E +05	1,24 E +05	1,61 E +04	3,83 E +06	1,50 E +05	1,68 E +08	1,02 E +07
7	2,28 E +06	3,51 E +05	1,37 E +05	2,39 E +04	2,14 E +06	3,28 E +05	1,83 E +08	1,69 E +07
8	1,16 E +06	2,92 E +05	1,03 E +05	3,97 E +04	1,06 E +06	2,74 E +05	1,90 E +08	3,73 E +07
9	6,75 E +05	3,72 E +05	1,22 E +05	7,42 E +03	5,53 E +05	3,65 E +05	1,62 E +08	3,76 E +07
10	6,51 E +05	4,65 E +05	7,95 E +04	1,16 E +04	5,71 E +05	4,77 E +05	1,61 E +08	5,64 E +07
11	7,74 E +05	7,04 E +05	1,22 E +05	9,56 E +03	6,52 E +05	7,05 E +05	1,16 E +08	3,85 E +07
12	6,43 E +05	3,32 E +05	1,29 E +05	3,23 E +04	5,14 E +05	3,12 E +05	1,19 E +08	4,59 E +07
13	7,04 E +05	3,21 E +05	1,50 E +05	2,11 E +04	5,54 E +05	3,41 E +05	1,09 E +08	4,33 E +07
14	7,72 E +05	3,79 E +05	1,67 E +05	5,04 E +04	6,06 E +05	3,79 E +05	1,32 E +08	6,31 E +07
15	8,36 E +05	4,31 E +05	1,73 E +05	2,15 E +04	6,63 E +05	4,15 E +05	1,32 E +08	7,21 E +07
16	8,67 E +05	3,54 E +05	1,63 E +05	1,15 E +04	7,04 E +05	3,63 E +05	1,39 E +08	6,62 E +07

Annexe 6. A. Tableau récapitulatif de la variation des abondances bactériennes totales, attachées et libres ainsi que des abondances virales au cours du temps pour le traitement Océanique.

Traitement Estuaire 1								
	Bactéries totales (cell/mL)		Bactéries attachées (cell/mL)		Bactéries libres (cell/mL)		Virus totaux (virus/mL)	
Journée	Moyenne	SD	Moyenne	SD	Moyenne	SD	Moyenne	SD
0	1,92 E +06	9,78 E +04	9,67 E +04	3,15 E +04	1,82 E +06	6,67 E +04	3,46 E +07	4,20 E +06
1	3,06 E +06	1,81 E +05	1,28 E +05	6,04 E +04	2,94 E +06	1,37 E +05	6,87 E +07	2,89 E +06
2	3,96 E +06	2,87 E +05	1,78 E +05	3,86 E +04	3,78 E +06	2,72 E +05	9,21 E +07	2,03 E +06
3	5,23 E +06	6,48 E +05	1,59 E +05	4,20 E +04	5,07 E +06	6,61 E +05	1,37 E +08	1,91 E +07
4	5,36 E +06	2,12 E +05	1,45 E +05	4,87 E +04	5,21 E +06	2,43 E +05	1,88 E +08	2,41 E +07
5	5,14 E +06	8,69 E +05	1,67 E +05	1,24 E +04	4,98 E +06	8,75 E +05	2,00 E +08	2,50 E +07
6	3,73 E +06	5,34 E +05	1,48 E +05	9,19 E +03	3,58 E +06	5,32 E +05	1,62 E +08	1,37 E +07
7	2,07 E +06	2,42 E +05	1,27 E +05	8,21 E +03	1,94 E +06	2,49 E +05	2,01 E +08	7,77 E +06
8	1,26 E +06	1,50 E +05	1,02 E +05	2,81 E +04	1,15 E +06	1,33 E +05	2,02 E +08	6,69 E +06
9	7,79 E +05	2,35 E +05	1,36 E +05	3,67 E +03	6,43 E +05	2,34 E +05	1,85 E +08	1,15 E +07
10	6,72 E +05	2,52 E +05	1,09 E +05	4,94 E +04	5,63 E +05	2,67 E +05	1,79 E +08	2,22 E +07
11	7,54 E +05	3,37 E +05	1,26 E +05	2,62 E +04	6,28 E +05	3,42 E +05	1,43 E +08	1,02 E +07
12	6,28 E +05	1,84 E +05	1,42 E +05	1,72 E +04	4,86 E +05	2,01 E +05	1,24 E +08	9,18 E +06
13	6,61 E +05	8,58 E +04	1,58 E +05	6,19 E +04	5,04 E +05	1,48 E +05	1,10 E +08	9,06 E +06
14	8,16 E +05	1,47 E +05	1,72 E +05	1,99 E +04	6,44 E +05	1,61 E +05	1,09 E +08	2,23 E +07
15	8,99 E +05	1,76 E +05	1,63 E +05	2,13 E +04	7,36 E +05	1,97 E +05	1,22 E +08	2,92 E +07
16	1,13 E +06	1,96 E +05	1,35 E +05	2,34 E +04	9,91 E +05	2,13 E +05	1,38 E +08	1,58 E +07

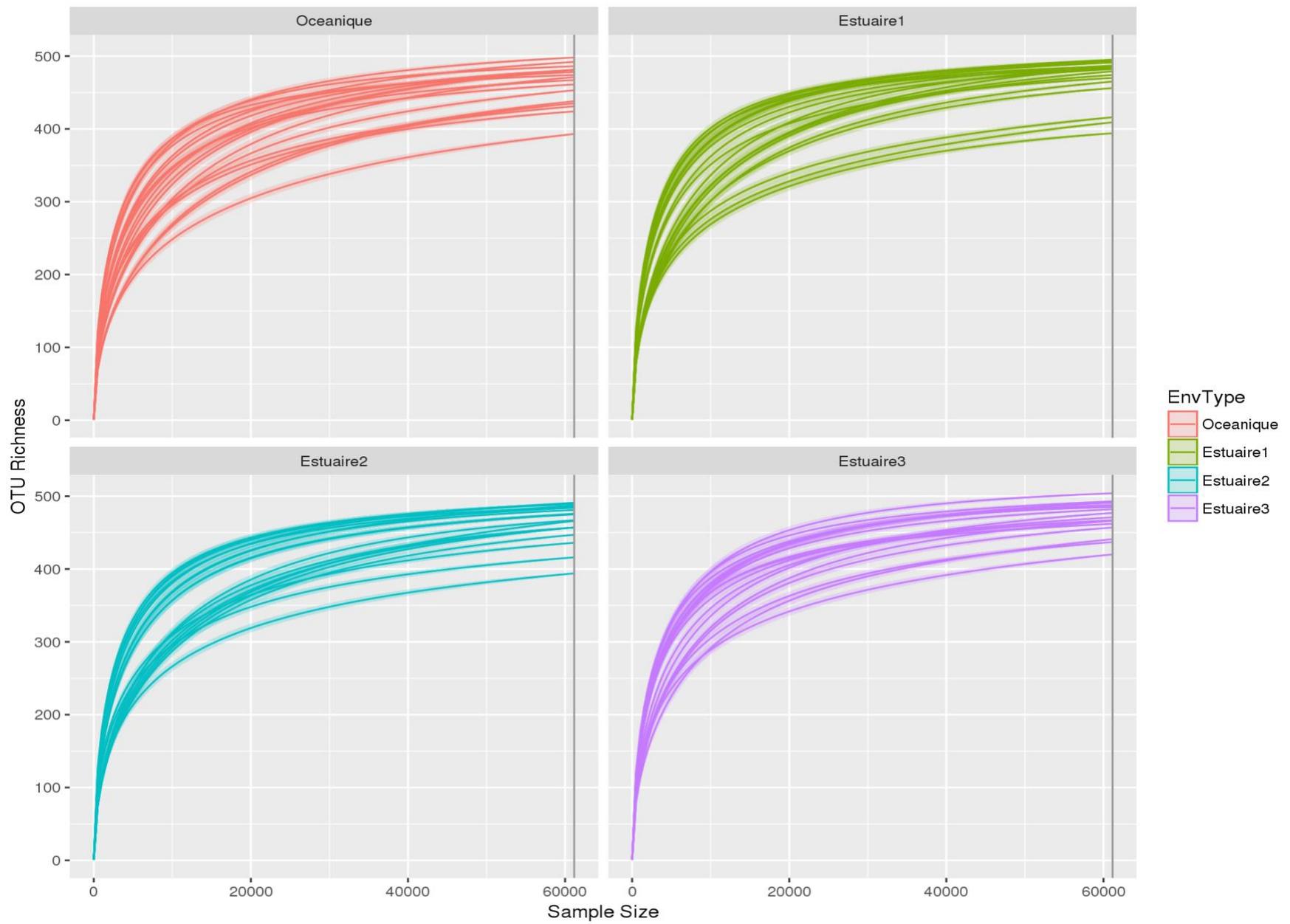
Annexe 6. B. Tableau récapitulatif de la variation des abondances bactériennes totales, attachées et libres ainsi que des abondances virales au cours du temps pour le traitement Estuaire 1.

Traitement Estuaire 2								
Journée	Bactéries totales (cell/mL)		Bactéries attachées (cell/mL)		Bactéries libres (cell/mL)		Virus totaux (virus /mL)	
	Moyenne	SD	Moyenne	SD	Moyenne	SD	Moyenne	SD
0	1,97 E +06	3,35 E +05	9,67 E +04	5,09 E +04	1,88 E +06	3,78 E +05	3,25 E +07	7,45 E +06
1	3,47 E +06	4,26 E +05	1,32 E +05	5,15 E +04	3,34 E +06	4,20 E +05	7,18 E +07	4,09 E +06
2	4,40 E +06	4,71 E +05	2,06 E +05	1,13 E +04	4,19 E +06	4,75 E +05	9,18 E +07	6,67 E +06
3	5,44 E +06	1,34 E +06	2,14 E +05	4,80 E +04	5,22 E +06	1,38 E +06	1,37 E +08	1,14 E +07
4	5,89 E +06	1,04 E +06	1,28 E +05	3,37 E +04	5,77 E +06	1,04 E +06	1,90 E +08	3,77 E +07
5	5,32 E +06	8,88 E +05	1,60 E +05	2,11 E +04	5,16 E +06	8,76 E +05	1,86 E +08	1,98 E +07
6	4,09 E +06	5,71 E +05	1,46 E +05	3,09 E +04	3,95 E +06	5,85 E +05	1,70 E +08	1,84 E +07
7	2,34 E +06	8,85 E +05	1,45 E +05	2,93 E +04	2,20 E +06	8,64 E +05	1,94 E +08	1,14 E +07
8	1,13 E +06	5,38 E +05	1,31 E +05	3,54 E +04	9,98 E +05	5,73 E +05	1,91 E +08	1,46 E +07
9	6,59 E +05	2,65 E +05	1,14 E +05	3,20 E +04	5,45 E +05	2,62 E +05	1,76 E +08	1,96 E +07
10	6,29 E +05	2,27 E +05	1,17 E +05	3,69 E +04	5,12 E +05	1,91 E +05	1,61 E +08	1,44 E +07
11	6,02 E +05	1,83 E +05	1,23 E +05	2,42 E +04	4,79 E +05	1,59 E +05	1,31 E +08	2,38 E +07
12	6,10 E +05	7,52 E +04	1,45 E +05	2,42 E +04	4,66 E +05	5,33 E +04	1,08 E +08	2,56 E +07
13	8,71 E +05	6,41 E +05	1,45 E +05	5,43 E +04	7,25 E +05	6,62 E +05	8,59 E +07	2,66 E +07
14	6,21 E +05	2,92 E +05	1,64 E +05	2,81 E +04	4,57 E +05	2,64 E +05	8,15 E +07	3,48 E +07
15	7,55 E +05	1,95 E +05	1,91 E +05	3,05 E +04	5,63 E +05	1,69 E +05	9,39 E +07	1,17 E +07
16	9,40 E +05	3,69 E +05	1,70 E +05	3,52 E +04	7,70 E +05	3,37 E +05	1,06 E +08	1,18 E +07

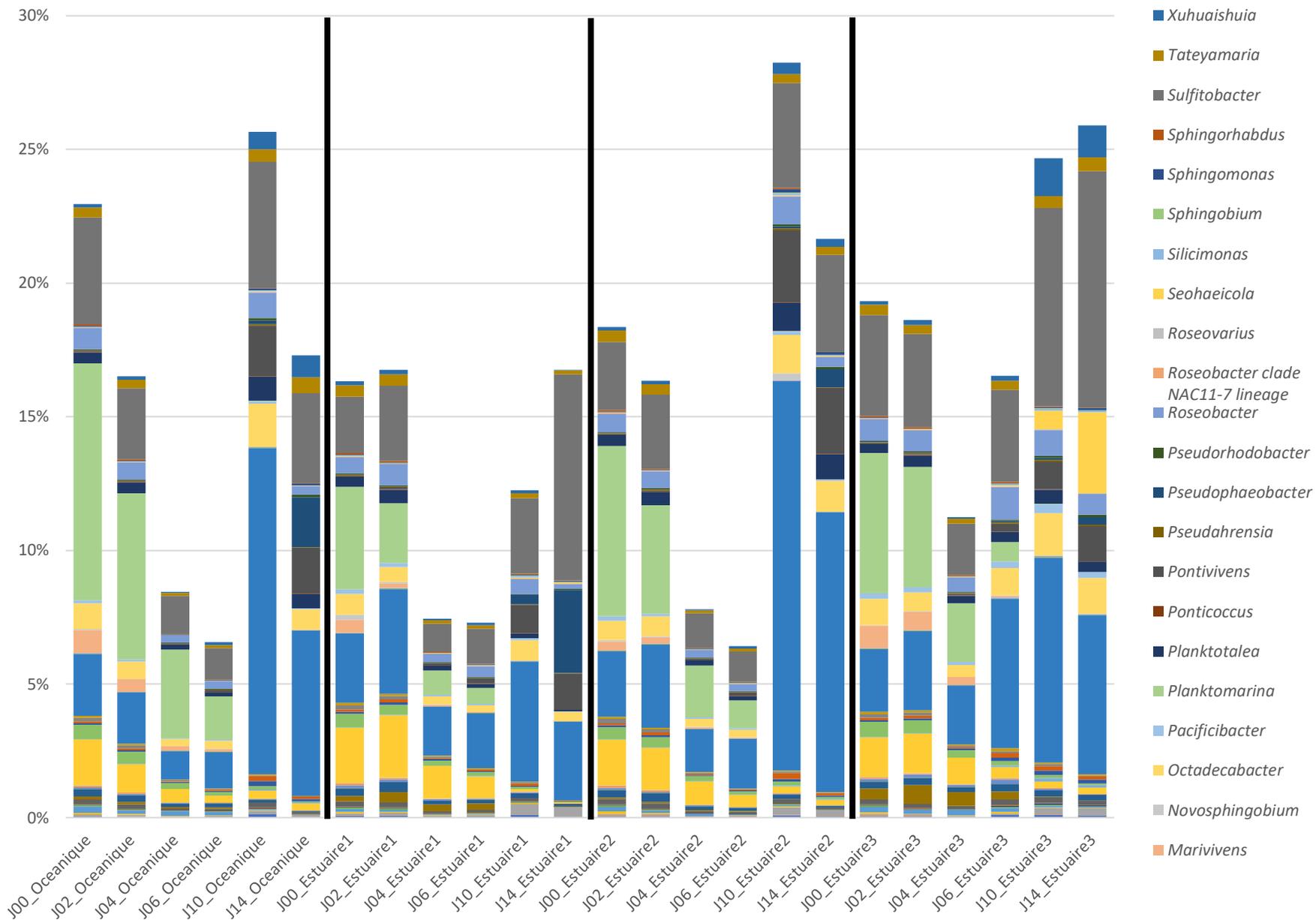
Annexe 6. C. Tableau récapitulatif de la variation des abondances bactériennes totales, attachées et libres ainsi que des abondances virales au cours du temps pour le traitement Estuaire 2.

Traitement Estuaire 3								
	Bactéries totales (cell/mL)		Bactéries attachées (cell/mL)		Bactéries libres (cell/mL)		Virus totaux (virus/mL)	
Temps	Moyenne	SD	Moyenne	SD	Moyenne	SD	Moyenne	SD
0	2,14 E +06	1,66 E +05	7,70 E +04	1,43 E +04	2,06 E +06	1,55 E +05	3,54 E +07	4,49 E +06
1	3,51 E +06	3,58 E +05	1,53 E +05	8,09 E +04	3,36 E +06	2,77 E +05	7,39 E +07	1,59 E +05
2	4,83 E +06	5,51 E +05	1,99 E +05	5,58 E +04	4,63 E +06	4,97 E +05	9,48 E +07	8,62 E +06
3	5,27 E +06	1,61 E +06	2,02 E +05	3,65 E +04	5,07 E +06	1,58 E +06	1,35 E +08	9,37 E +06
4	5,91 E +06	8,03 E +05	1,26 E +05	1,74 E +04	5,78 E +06	7,97 E +05	1,83 E +08	2,10 E +07
5	4,39 E +06	5,90 E +05	1,62 E +05	7,69 E +03	4,23 E +06	5,83 E +05	1,72 E +08	1,77 E +07
6	2,61 E +06	6,45 E +05	1,22 E +05	1,20 E +04	2,49 E +06	6,44 E +05	1,50 E +08	1,91 E +07
7	1,59 E +06	4,37 E +05	1,34 E +05	1,15 E +04	1,46 E +06	4,40 E +05	1,62 E +08	2,30 E +07
8	1,05 E +06	3,26 E +05	8,83 E +04	2,52 E +04	9,63 E +05	3,32 E +05	1,68 E +08	3,77 E +07
9	7,72 E +05	1,87 E +05	9,34 E +04	3,07 E +04	6,78 E +05	1,74 E +05	1,50 E +08	4,38 E +07
10	7,06 E +05	2,10 E +05	7,94 E +04	9,16 E +03	6,26 E +05	2,02 E +05	1,46 E +08	4,66 E +07
11	7,16 E +05	1,27 E +05	8,66 E +04	1,61 E +04	6,29 E +05	1,41 E +05	1,22 E +08	4,83 E +07
12	9,35 E +05	5,33 E +05	1,07 E +05	1,87 E +04	8,27 E +05	5,46 E +05	1,08 E +08	5,26 E +07
13	7,11 E +05	2,23 E +05	1,02 E +05	3,64 E +04	6,09 E +05	2,55 E +05	9,90 E +07	2,47 E +07
14	7,18 E +05	2,79 E +05	1,24 E +05	1,75 E +04	5,94 E +05	2,88 E +05	9,42 E +07	4,18 E +07
15	8,19 E +05	3,35 E +05	1,07 E +05	2,59 E +04	7,12 E +05	3,57 E +05	1,09 E +08	4,62 E +07
16	8,76 E +05	3,92 E +05	1,02 E +05	3,04 E +04	7,74 E +05	4,08 E +05	1,18 E +08	5,61 E +07

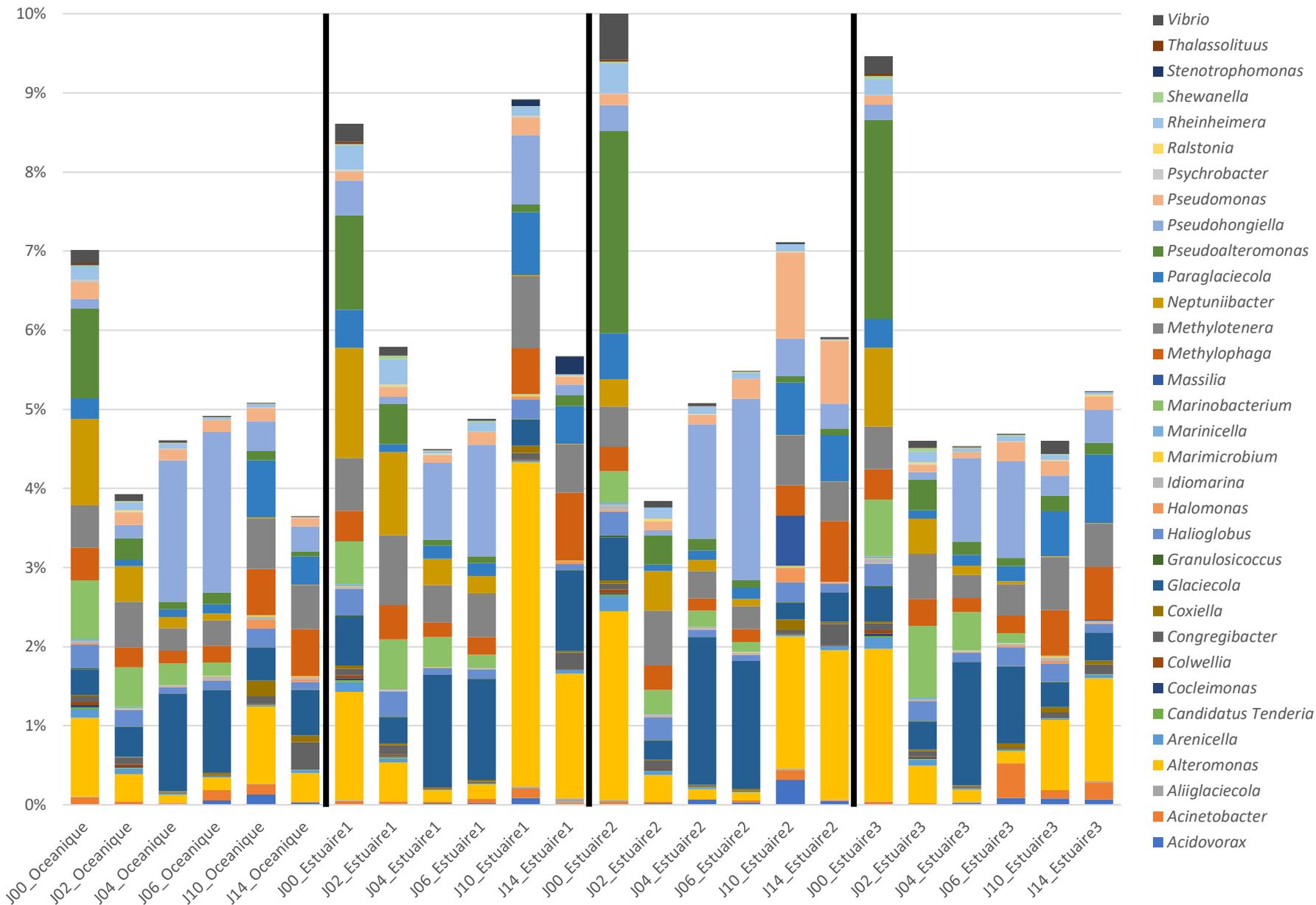
Annexe 6. D. Tableau récapitulatif de la variation des abondances bactériennes totales, attachées et libres ainsi que des abondances virales au cours du temps pour le traitement Estuaire 3.



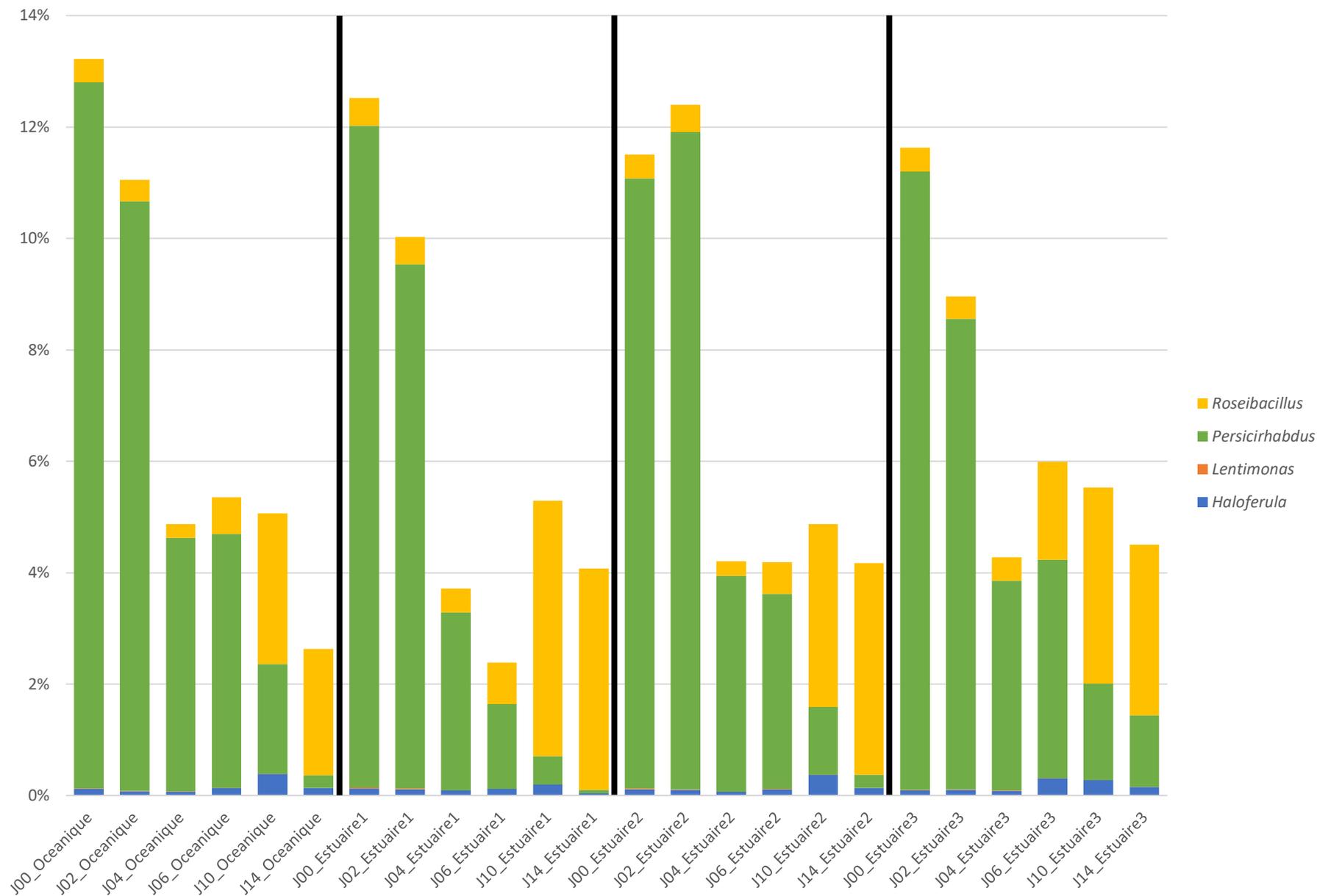
Annexe 7. Courbes de raréfaction par traitement. La droite noire symbolise le seuil de normalisation à 61 159 séquences.



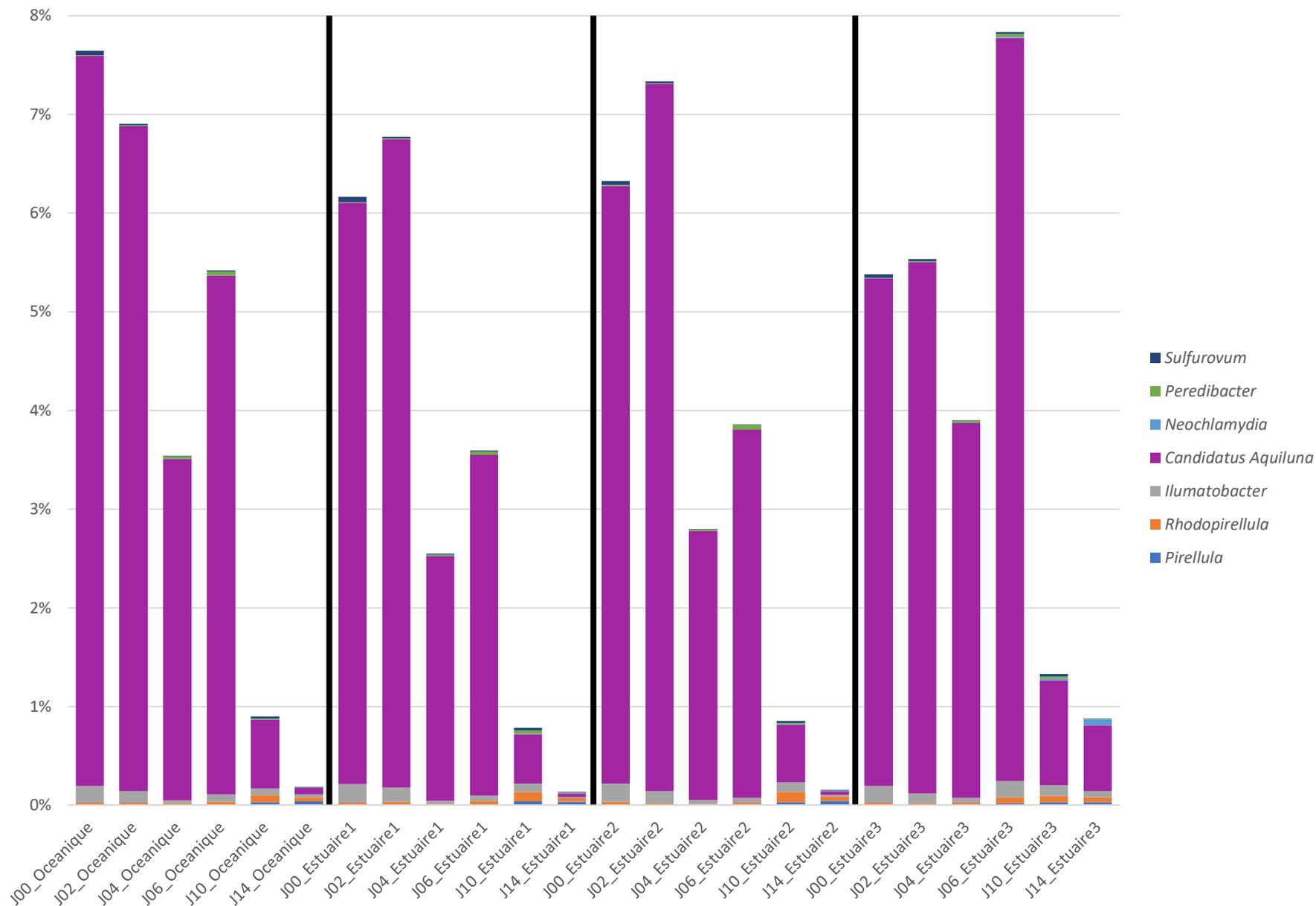
Annexe 9. Histogrammes des pourcentages relatifs des genres présents dans le phylum des *Alphaproteobacteria* au cours du temps par traitement.



Annexe 10. Histogrammes des pourcentages relatifs des genres présents dans le phylum des *Gammaproteobacteria* au cours du temps par traitement.



Annexe 11. Histogrammes des pourcentages relatifs des genres présents dans le phylum des *Verrucomicrobia* au cours du temps par traitement.



Annexe 12. Histogrammes des pourcentages relatifs des genres présents dans le phylum des *Actinobacteria*, *Planctomycetia*, *Acidimicrobiae*, *Chlamydiae*, *Campylobacteria* et *Delataproteobacteria* au cours du temps par traitement.

RÉFÉRENCES

Agence européenne de l'environnement (AEE) (2006). Priority issues in the Mediterranean environment. Chapter 6. Key Issue : Harmful Algal Blooms, Copenhagen, p.51-54, ISBN 92-9167-812-0.

Alderkamp, A. C., Sintes, E., & Herndl, G. J. (2006). Abundance and activity of major groups of prokaryotic plankton in the coastal North Sea during spring and summer. *Aquatic Microbial Ecology*, 45(3), 237-246.

Alexander, D. W., Sooley, D. R., Mullins, C. C., Chiasson, M. I., Cabana, A. M., Klvana, I., & Brennan, J. A. (2010). Gulf of St. Lawrence: Human Systems Overview Report. Oceans, habitat and species at risk publication series, Newfoundland and Labrador Region, 154 pages

Allredge, A. L., Passow, U., & Logan, B. E. (1993). The abundance and significance of a class of large, transparent organic particles in the ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 40(6), 1131-1140.

Allen, A. E., Booth, M. G., Frischer, M. E., Verity, P. G., Zehr, J. P., & Zani, S. (2001). Diversity and detection of nitrate assimilation genes in marine bacteria. *Environmental Microbiology*, 67(11), 5343-5348.

Allen, A. E., Booth, M. G., Verity, P. G., & Frischer, M. E. (2005). Influence of nitrate availability on the distribution and abundance of heterotrophic bacterial nitrate assimilation genes in the Barents Sea during summer. *Aquatic Microbial Ecology*, 39(3), 247-255.

Allers, E., Gómez-Consarnau, L., Pinhassi, J., Gasol, J. M., Šimek, K., & Pernthaler, J. (2007). Response of Alteromonadaceae and Rhodobacteriaceae to glucose and phosphorus manipulation in marine mesocosms. *Environmental Microbiology*, 9(10), 2417-2429.

Alonso-Sáez, L., Arístegui, J., Pinhassi, J., Gómez-Consarnau, L., González, J. M., Vaqué, D., Agustí, S., & Gasol, J. M. (2007). Bacterial assemblage structure and carbon metabolism along a productivity gradient in the NE Atlantic Ocean. *Aquatic Microbial Ecology*, 46(1), 43-53.

Alonso-Sáez, L., Unanue, M., Latatu, A., Azua, I., Ayo, B., Artolozaga, I., & Iriberry, J. (2009). Changes in marine prokaryotic community induced by varying types of dissolved organic matter and subsequent grazing pressure. *Journal of Plankton Research*, 31(11), 1373-1383.

Amann, R. I., Ludwig, W., & Schleifer, K. H. (1995). Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation. *Microbiology and Molecular Biology Review*, 59 (1), 143-169.

Amblard, C., Boisson, J., Bourdier, G., Fontvieille, D., Gayte, X., & Sime-Ngando, T. (1998). Ecologie microbienne en milieu aquatique : des virus aux protozoaires. *Revue des sciences de l'eau/Journal of Water Science*, 11, 145-162.

Amin, S. A., Green, D. H., Hart, M. C., Küpper, F. C., Sunda, W. G., & Carrano, C. J. (2009). Photolysis of iron-siderophore chelates promotes bacterial-algal mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(40), 17071-17076.

Anderson, D. M., Glibert, P. M., & Burkholder, J. M. (2002). Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries*, 25 (4), 704-726.

Anderson, D. M., & Tides, R. (2014). The growing problem of harmful algae. *Oceanus Magazine*, 43(2), 1-5.

Antia, N. J., Harrison, P. J., & Oliveira, L. (1991). The role of dissolved organic nitrogen in phytoplankton nutrition, cell biology and ecology. *Phycologia*, 30(1), 1-89.

Assessment, M. E. (2005). *Ecosystems and human well-being*. Washington, DC : Island press, 5(1), 1-563.

Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., & Thingstad, F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 257-263.

Azam, F., & Ammerman, J. W. (1984). Flows of energy and materials in marine ecosystems. *Springer:Boston, MA, USA*.

Azam, F., Cho, B. C., Smith, D. C., & Simon, M. (1990). Bacterial cycling of matter in the pelagic zone of aquatic ecosystems. In *Large Lakes* (pp. 477-488). Springer, Berlin, Heidelberg.

Azam, F., & Smith, D. C. (1991). Bacterial influence on the variability in the ocean's biogeochemical state: a mechanistic view. In *Particle analysis in oceanography* (pp. 213-236). Springer, Berlin, Heidelberg.

Azam, F., & Malfatti, F. (2007). Microbial structuring of marine ecosystems. *Nature Reviews Microbiology*, 5(10), 782-791.

Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., & Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, 81(2), 169-193.

Basset, A., Barbone, E., Elliott, M., Li, B. L., Jorgensen, S. E., Lucena-Moya, P., Pardo, I., & Mouillot, D. (2013). A unifying approach to understanding transitional waters: fundamental properties emerging from ecotone ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 132, 5-16.

Baudoux, A. C., & Brussaard, C. P. (2005). Characterization of different viruses infecting the marine harmful algal bloom species *Phaeocystis globosa*. *Virology*, 341(1), 80-90.

Baudoux, A. C., Noordeloos, A. A., Veldhuis, M. J., & Brussaard, C. P. (2006). Virally induced mortality of *Phaeocystis globosa* during two spring blooms in temperate coastal waters. *Aquatic Microbial Ecology*, 44(3), 207-217.

Battin, T. J., Kaplan, L. A., Findlay, S., Hopkinson, C. S., Marti, E., Packman, A. I., Newbold, J.D., & Sabater, F. (2008). Biophysical controls on organic carbon fluxes in fluvial networks. *Nature Geoscience*, 1(2), 95-100.

- Beardsley, C., Pernthaler, J., Wosniok, W., & Amann, R. (2003). Are readily culturable bacteria in coastal North Sea waters suppressed by selective grazing mortality?. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(5), 2624-2630.
- Bell, R. T. (1993). Estimating production of heterotrophic bacterioplankton via incorporation of tritiated thymidine. *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*.
- Belzile, C., Brugel, S., Nozais, C., Gratton, Y., & Demers, S. (2008). " Variations of the abundance and nucleic acid content of heterotrophic bacteria in Beaufort Shelf waters during winter and spring." *Journal of Marine Systems*, 74(3), 946-956.
- Bérard-Therriault, L., Poulin, M., & Bossé, L. (1999). *Guide d'identification du phytoplancton marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent: incluant également certains protozoaires* (No. 128). NRC Research Press.
- Berg, G. M., Balode, M., Purina, I., Bekere, S., Béchemin, C., & Maestrini, S. Y. (2003). Plankton community composition in relation to availability and uptake of oxidized and reduced nitrogen. *Aquatic Microbial Ecology*, 30(3), 263-274.
- Berman, T., & Bronk, D. A. (2003). Dissolved organic nitrogen: a dynamic participant in aquatic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*, 31(3), 279-305.
- Bianchi, T. S. (2007). *Biogeochemistry of estuaries*. Oxford University Press on Demand.
- Biddanda, B. A., & Pomeroy, L. R. (1988). Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater. I. Microbial succession. *Marine Ecology Progress Series*. Oldendorf, 42(1), 79-88.
- Bidigare, R. R. (1983). Nitrogen excretion by marine zooplankton. *Nitrogen in the marine environment*, 385-409.
- Board, O. S., & National Research Council. (2000). *Clean coastal waters: understanding and reducing the effects of nutrient pollution*. National Academies Press.

Boesch, D. F., Field, J. C., & Scavia, D. (Eds.). (2000). *The potential consequences of climate variability and change on coastal areas and marine resources: Report of the Coastal Areas and Marine Resources Sector Team, US National Assessment of the Potential Consequences of Climate Variability and Change, US Global Change Research Program* (No. 21). US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Ocean Service, National Centers for Coastal Ocean Science, Coastal Ocean Program.

Bouchard, L. K. (2016). *La dynamique de population de Neomysis americana (Mysidacea ; Crustacea) dans la zone de transition estuarienne du Saint-Laurent* (Doctoral dissertation, Université du Québec à Rimouski).

Bourgault, D., & Koutitonsky, V. G. (1999). Real-time monitoring of the freshwater discharge at the head of the St. Lawrence Estuary. *Atmosphere-Ocean*, 37(2), 203-220.

Boyd, S. R. (2001). Nitrogen in future biosphere studies. *Chemical Geology*, 176(1-4), 1-30.

Boynton, W. R., Kemp, W. M., & Keefe, C. W. (1982). A comparative analysis of nutrients and other factors influencing estuarine phytoplankton production. *Estuarine Comparisons* (pp. 69-90). Academic Press.

Boyer, E. W., Goodale, C. L., Jaworski, N. A., & Howarth, R. W. (2002). Anthropogenic nitrogen sources and relationships to riverine nitrogen export in the northeastern USA. *Biogeochemistry*, 57(1), 137-169.

Boyer, E. W., & Howarth, R. W. (2008). Nitrogen fluxes from rivers to the coastal oceans. In *Nitrogen in the marine environment* (pp. 1565-1587). Elsevier Inc.

Braatz, S., Fortuna, S., Broadhead, J., & Leslie, R. (2007). Coastal protection in the aftermath of the Indian Ocean tsunami: What role for forests and trees?. *RAP Publication (FAO)*.

Bradley, P. B., Sanderson, M. P., Frischer, M. E., Brofft, J., Booth, M. G., Kerkhof, L. J., & Bronk, D. A. (2010). Inorganic and organic nitrogen uptake by phytoplankton and heterotrophic bacteria in the stratified Mid-Atlantic Bight. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 88(4), 429-441.

Bratbak, G., Heldal, M., Norland, S., & Thingstad, T. F. (1990). Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics. *Applied and Environmental Microbiology*, 56(5), 1400-1405.

Bratbak, G., Heldal, M., Thingstad, T. F., Riemann, B., & Haslund, O. H. (1992). Incorporation of viruses into the budget of microbial C-transfer. A first approach. *Marine Ecology Progress Series*, 273-280.

Bratbak, G., Egge, J. K., & Heldal, M. (1993). Viral mortality of the marine alga *Emiliania huxleyi* (Haptophyceae) and termination of algal blooms. *Marine Ecology Progress Series*, 39-48.

Bricker, S.B., Clement, C.G., Pirhalla, D.E., Orlando, S.P., Farrow, D.T.G. (1999). *National Estuarine Eutrophication Assessment: Effects of Nutrient Enrichment in the Nation's Estuaries*. National Oceanic and Atmospheric Administration, National Ocean Service, Special Projects Office and the National Centers for Coastal Ocean Service, Silver Spring, MD 71 pp.

Bricker, S. B., Longstaff, B., Dennison, W., Jones, A., Boicourt, K., Wicks, C., & Woerner, J. (2008). Effects of nutrient enrichment in the nation's estuaries: a decade of change. *Harmful Algae*, 8(1), 21-32.

Brickman, D., & Petrie, B. (2003). *Nitrate, silicate and phosphate atlas for the Gulf of St. Lawrence*. Fisheries & Oceans Canada, Maritimes Region, Ocean Sciences Division, Bedford Institute of Oceanography.

Bronk, D. A., See, J. H., Bradley, P., & Killberg, L. (2007). DON as a source of bioavailable nitrogen for phytoplankton. *Biogeosciences* 4, 283–296.

Brum, J. R., Ignacio-Espinoza, J. C., Roux, S., Doucier, G., Acinas, S. G., Alberti, A., & Gorsky, G. (2015). Patterns and ecological drivers of ocean viral communities. *Science*, 348 (6237), 1 261 498.

- Brussaard, C. P. D., Kempers, R. S., Kop, A. J., Riegman, R., & Heldal, M. (1996). Virus-like particles in a summer bloom of *Emiliania huxleyi* in the North Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, *10*(2), 105-113.
- Brussaard, C. P. (2004). Viral Control of Phytoplankton Populations—a Review 1. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, *51*(2), 125-138.
- Brussaard, C. P. (2004). Optimization of procedures for counting viruses by flow cytometry. *Applied and Environmental Microbiology*, *70*(3), 1506-1513.
- Buchan, A., LeClerc, G. R., Gulvik, C. A., & González, J. M. (2014). Master recyclers: features and functions of bacteria associated with phytoplankton blooms. *Nature Reviews Microbiology*, *12*(10), 686-698.
- Bugden, G. L. (1981). Salt and heat budgets for the Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *38*(9), 1153-1167.
- Caraco, N. (1988). What is the mechanism behind the seasonal switch between N and P limitation in estuaries?. *Can J. Fish. aquat. Sci.*, *45*, 381-382.
- Carritt, D. E., & Goodgal, S. (1954). Sorption reactions and some ecological implications. *Deep Sea Research (1953)*, *1*(4), 224-243.
- Caspers, H. (1987). GESAMP (Joint Group of Experts on the Scientific Aspects of Marine Pollution); Reports and Studies No. 25. Report of the Fifteenth Session New York, March 1985.–51 pp. New York: United Nations 1985. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, *72* (3), 338-338.
- Capone, D. G. (2000). The marine microbial nitrogen cycle. *Microbial ecology of the oceans*, 455-494.
- Carlson, C. A., & Ducklow, H. W. (1996). Growth of bacterioplankton and consumption of dissolved organic carbon in the Sargasso Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, *10*(1), 69-85.

Carlson, C. A., Giovannoni, S. J., Hansell, D. A., Goldberg, S. J., Parsons, R., Otero, M. P., Vergin, K., & Wheeler, B. R. (2002). Effect of nutrient amendments on bacterioplankton production, community structure, and DOC utilization in the northwestern Sargasso Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, 30(1), 19-36.

Caron, D. A., Lim, E. L., Sanders, R. W., Dennett, M. R., & Berninger, U. G. (2000). Responses of bacterioplankton and phytoplankton to organic carbon and inorganic nutrient additions in contrasting oceanic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*, 22(2), 175-184.

Castro, P. and M. E. Huber (2010). *The microbial world. Marine biology.* McGraw-Hill. New York.

Chadwick, T. D., & Wright, P. A. (1999). Nitrogen excretion and expression of urea cycle enzymes in the Atlantic cod (*Gadus morhua* L.): a comparison of early life stages with adults. *Journal of Experimental Biology*, 202(19), 2653-2662.

Cho, B. C., & Azam, F. (1995). Urea decomposition by bacteria in the Southern California Bight and its implications for the mesopelagic nitrogen cycle. *Marine Ecology Progress Series*, 122, 21-26.

Cho, B. C., & Azam, F. (1996). Urea decomposition by bacteria in the southern California Bight and its implications for the mesopelagic nitrogen cycle. *Oceanographic Literature Review*, 2(43), 132-133.

Chróst, R. J., Münster, U., Rai, H., Albrecht, D., Witzel, P. K., & Overbeck, J. (1989). Photosynthetic production and exoenzymatic degradation of organic matter in the euphotic zone of a eutrophic lake. *Journal of Plankton Research*, 11(2), 223-242.

Church, M. J. (2008). Resource control of bacterial dynamics in the sea. *Microbial ecology of the oceans*, 1, 335-382.

Cloern, J. E., Alpine, A. E., Cole, B. E., Wong, R. L., Arthur, J. F., & Ball, M. D. (1983). River discharge controls phytoplankton dynamics in the northern San Francisco Bay estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 16(4), 415-429.

Cloern, J. E. (2001). Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*, 210, 223-253.

Cochard, R., Ranamukhaarachchi, S. L., Shivakoti, G. P., Shipin, O. V., Edwards, P. J., & Seeland, K. T. (2008). The 2004 tsunami in Aceh and Southern Thailand: a review on coastal ecosystems, wave hazards and vulnerability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 10(1), 3-40.

Cole, J. J. (1982). Interactions between bacteria and algae in aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 291-314.

Cole, J. J., Findlay, S., & Pace, M. L. (1988). Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Marine Ecology Progress Series*. 43(1), 1-10.

Conley, D. J., Markager, S., Andersen, J., Ellermann, T., & Svendsen, L. M. (2002). Coastal eutrophication and the Danish national aquatic monitoring and assessment program. *Estuaries*, 25(4), 848-861.

Constant, K. M., & Sheldrick, W. F. (1992). World Nitrogen Survey. World Bank Technical paper 174. *Washington, District of Columbia*, [9].

Coote, A. R., & Yeats, P. A. (1979). Distribution of nutrients in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 36(2), 122-131.

Corner, E. D. S., & Newell, B. S. (1967). On the nutrition and metabolism of zooplankton IV. The forms of nitrogen excreted by *Calanus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 47(1), 113-120.

Costa, L. S., Huszar, V. L. M., & Ovalle, A. R. (2009). Phytoplankton functional groups in a tropical estuary: hydrological control and nutrient limitation. *Estuaries and Coasts*, 32(3), 508-521.

Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... & Raskin, R. G. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387 (6630), 253-260.

Costanza, R., Low, B., Ostrom, E., & Wilson, J. (2000). *Institutions, ecosystems, and sustainability*. CRC Press.

Costanza, R., De Groot, R., Sutton, P., Van der Ploeg, S., Anderson, S. J., Kubiszewski, I., ... & Turner, R. K. (2014). Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change*, 26, 152-158.

Cottingham, K. L., Knight, S. E., Carpenter, S. R., Cole, J. J., Pace, M. L., & Wagner, A. E. (1997). Response of phytoplankton and bacteria to nutrients and zooplankton: a mesocosm experiment. *Journal of Plankton Research*, 19(8), 995-1010.

Cottrell, M. T., & Kirchman, D. L. (2000). Natural assemblages of marine proteobacteria and members of the Cytophaga-Flavobacter cluster consuming low-and high-molecular-weight dissolved organic matter. *Applied and Environmental Microbiology*, 66(4), 1692-1697.

Croft, M. T., Lawrence, A. D., Raux-Deery, E., Warren, M. J., & Smith, A. G. (2005). Algae acquire vitamin B 12 through a symbiotic relationship with bacteria. *Nature*, 438 (7064), 90-93.

Crump, B. C., Armbrust, E. V., & Baross, J. A. (1999). Phylogenetic analysis of particle-attached and free-living bacterial communities in the Columbia River, its estuary, and the adjacent coastal ocean. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(7), 3192-3204.

Cunha, A., & Almeida, A. (2009). Inorganic nutrient regulation of bacterioplankton heterotrophic activity in an estuarine system (Ria de Aveiro, Portugal). *Hydrobiologia*, 628(1), 81-93.

Currie, D. J., & Kalff, J. (1984). A comparison of the abilities of freshwater algae and bacteria to acquire and retain phosphorus 1. *Limnology and Oceanography*, 29(2), 298-310.

d'Anglejan, B. (1990). Recent sediments and sediment transport processes in the St. Lawrence estuary. In *Oceanography of a Large-Scale Estuarine System* (pp. 109-129). Springer, New York, NY.

Danovaro, R., & Pusceddu, A. (2007). Biodiversity and ecosystem functioning in coastal lagoons: does microbial diversity play any role?. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75(1-2), 4-12.

Davidson-Arnott, R. G., Van Proosdij, D., Ollerhead, J., & Schostak, L. (2002). Hydrodynamics and sedimentation in salt marshes: examples from a macrotidal marsh, Bay of Fundy. *Geomorphology*, 48(1-3), 209-231.

Davidson, K., Gilpin, L. C., Hart, M. C., Fouilland, E., Mitchell, E., Álvarez Calleja, I., Laurent, C., Miller, A.E.J., & Leakey, R. J. (2007). The influence of the balance of inorganic and organic nitrogen on the trophic dynamics of microbial food webs. *Limnology and Oceanography*, 52(5), 2147-2163.

Del Giorgio, P. A., Cole, J. J., & Cimleris, A. (1997). Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Nature*, 385 (6612), 148-151.

Del Giorgio, P. A., & Cole, J. J. (1998). Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1), 503-541.

de Jonge, V. N., Elliott, M., & Orive, E. (2002). Causes, historical development, effects and future challenges of a common environmental problem: eutrophication. In *Nutrients and eutrophication in estuaries and coastal waters* (pp. 1-19). Springer, Dordrecht.

d'Elbée, J. (2016). *Mémento de planctonologie marine*. Editions Quae, France, 527 p.

D'Elia, C. F., Sanders, J. G., & Boynton, W. R. (1986). Nutrient enrichment studies in a coastal plain estuary: phytoplankton growth in large-scale, continuous cultures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(2), 397-406.

De Senerpont Domis, L. N., Van de Waal, D. B., Helmsing, N. R., Van Donk, E., & Mooij, W. M. (2014). Community stoichiometry in a changing world: combined effects of warming and eutrophication on phytoplankton dynamics. *Ecology*, *95*(6), 1485-1495.

de Vernal, A., G. St-Onge et D. Gilbert. 2011. Oceanography and Quaternary geology of the St. Lawrence Estuary and the Saguenay Fjord. IOP Conf Series : *Earth and Environmental Science*, *14* : 012004.

Diaz, R. J. (2001). Overview of hypoxia around the world. *Journal of environmental quality*, *30*(2), 275-281.

Diaz, R. J., & Rosenberg, R. (2008). Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*, *321* (5891), 926-929.

Diner, R. E., Schwenck, S. M., McCrow, J. P., Zheng, H., & Allen, A. E. (2016). Genetic manipulation of competition for nitrate between heterotrophic bacteria and diatoms. *Frontiers in Microbiology*, *7*, 880.

Duarte, C. M. (1995). Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia*, *41*(1), 87-112.

Duarte, C. M., Agusti, S., & Agawin, N. S. (2000). Response of a Mediterranean phytoplankton community to increased nutrient inputs: a mesocosm experiment. *Marine Ecology Progress Series*, *195*, 61-70.

Dufour, R., Benoît, H., Castonguay, M., Chassé, J., Devine, L., Galbraith, P., Harvey, M., Larouche, P., Lessard, S., Petrie, B., Savard, L., Savenkoff, C., St-Amand, L., & Starr, M. (2010). Ecosystem status and trends report: Estuary and Gulf of St. Lawrence ecozone. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, *30*, 193.

Durham, B. P., Sharma, S., Luo, H., Smith, C. B., Amin, S. A., Bender, S. J., Dearth, S.T.O., Van Mooy, B.A.S., Campagna, S.R., Kujawinski, E.B., & Armbrust, E. V. (2015). Cryptic carbon and sulfur cycling between surface ocean plankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(2), 453-457.

Domingues, R. B., Barbosa, A. B., Sommer, U., & Galvão, H. M. (2011). Ammonium, nitrate and phytoplankton interactions in a freshwater tidal estuarine zone: potential effects of cultural eutrophication. *Aquatic Sciences*, 73 (3), 331-343.

Donald, D. B., Bogard, M. J., Finlay, K., & Leavitt, P. R. (2011). Comparative effects of urea, ammonium, and nitrate on phytoplankton abundance, community composition, and toxicity in hypereutrophic freshwaters. *Limnology and Oceanography*, 56(6), 2161-2175.

Donald, D. B., Bogard, M. J., Finlay, K., Bunting, L., & Leavitt, P. R. (2013). Phytoplankton-specific response to enrichment of phosphorus-rich surface waters with ammonium, nitrate, and urea. *PloS one*, 8(1).

Drakare, S. (2002). Competition between picoplanktonic cyanobacteria and heterotrophic bacteria along crossed gradients of glucose and phosphate. *Microbial Ecology*, 44(4), 327-335.

Edmondson, W. T. (1970). Phosphorus, nitrogen, and algae in Lake Washington after diversion of sewage. *Science*, 169 (3946), 690-691.

El-Sabh, M. I., Bourget, E., Bewers, M.J., & Dionne, J.-C (1979). *L'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent* (Vol. 106). Les Presses de l'Université Laval.

El-Sabh, M. I., & Murty, T. S. (1990). Mathematical modelling of tides in the St. Lawrence Estuary. In *Oceanography of a Large-Scale Estuarine System* (pp. 10-50). Springer, New York, NY.

El-Sabh, M.I. & N. Silverberg. (1990). "Coastal and Estuarine Studies : Oceanography of a large-scale estuarine system: the St-Lawrence". *Springer New York*, 434 pp.

El-Sabh, M. I., & Silverberg, N. (Eds.). (2012). *Oceanography of a large-scale estuarine system: the St. Lawrence* (Vol. 39). Springer Science & Business Media.

Elser, J. J., Stabler, L. B., & Hassett, R. P. (1995). Nutrient limitation of bacterial growth and rates of bacterivory in lakes and oceans: a comparative study. *Aquatic Microbial Ecology*, 9(2), 105-110.

Eilers, H., Pernthaler, J., & Amann, R. (2000). Succession of pelagic marine bacteria during enrichment: a close look at cultivation-induced shifts. *Applied and Environmental Microbiology*, 66(11), 4634-4640.

Environnement Canada, 2017. Fleuve Saint-Laurent [en ligne]. Disponible à <https://www.canada.ca/fr/environnement-changement-climatique/services/fleuve-saint-laurent.html>

Epstein, S. S., Alexander, D., Cosman, K., Dompe, A., Gallagher, S., Jarsobski, J., Laning, E., Martinez, R., Panasik, G., Peluso, C., Timmer, E., & Runde, R. (1997). Enumeration of sandy sediment bacteria: Are the counts quantitative or relative?. *Marine Ecology Progress Series*, 151, 11-16.

Escudié, F., Auer, L., Bernard, M., Mariadassou, M., Cauquil, L., Vidal, K., Maman, S., Hernandez-Raquet, G., Combes, S., & Pascal, G. (2018). FROGS : find, rapidly, OTUs with galaxy solution. *Bioinformatics*, 34(8), 1287-1294.

FAO (2020) FAOSTAT Database Collections (<http://www.fao.org/faostat/en/#data>) Food and Agriculture Organization of the United Nations Rome, Italy

Ferreira, G. A., Mostajir, B., Schloss, I. R., Chatila, K., Ferrario, M. E., Sargian, P., ... & Demers, S. (2006). Ultraviolet-B radiation effects on the structure and function of lower trophic levels of the marine planktonic food web. *Photochemistry and Photobiology*, 82(4), 887-897.

Filoso, S., Martinelli, L. A., Howarth, R. W., Boyer, E. W., & Dentener, F. (2006). Human activities changing the nitrogen cycle in Brazil. In *Nitrogen Cycling in the Americas: Natural and Anthropogenic Influences and Controls* (pp. 61-89). Springer, Dordrecht.

Findlay, S., Pace, M. L., Lints, D., & Howe, K. (1992). Bacterial metabolism of organic carbon in the tidal freshwater Hudson Estuary. *Marine Ecology Progress Series*. 89(2), 147-153.

Fisher, T. R., Peele, E. R., Ammerman, J. W., & Harding Jr, L. W. (1992). Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 51-63.

Flindt, M. R., Pardal, M. Â., Lillebø, A. I., Martins, I., & Marques, J. C. (1999). Nutrient cycling and plant dynamics in estuaries: a brief review. *Acta Oecologica*, 20 (4), 237-248.

Fouilland, E., Gosselin, M., Rivkin, R. B., Vasseur, C., & Mostajir, B. (2007). Nitrogen uptake by heterotrophic bacteria and phytoplankton in Arctic surface waters. *Journal of Plankton Research*, 29(4), 369-376.

Fouilland, E., Tolosa, I., Bonnet, D., Bouvier, C., Bouvier, T., Bouvy, M., Got, P., Le Floch, E., Mostajir, B., Roques, C., Vidussi, F., & Sempéré, R. (2014). Bacterial carbon dependence on freshly produced phytoplankton exudates under different nutrient availability and grazing pressure conditions in coastal marine waters. *FEMS Microbiology Ecology*, 87(3), 757-769.

Fox, L. E., Sager, S. L., & Wofsy, S. C. (1986). The chemical control of soluble phosphorus in the Amazon estuary. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 50 (5), 783-794.

Frithsen, J. (1995). An ecosystem level experiment on nutrient limitation in temperate coastal marine environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 116, 171-179.

Froelich, P. N. (1988). Kinetic control of dissolved phosphate in natural rivers and estuaries: a primer on the phosphate buffer mechanism 1. *Limnology and oceanography*, 33(4part2), 649-668.

Fuchs, B. M., Zubkov, M. V., Sahm, K., Burkill, P. H., & Amann, R. (2000). Changes in community composition during dilution cultures of marine bacterioplankton as assessed by flow cytometric and molecular biological techniques. *Environmental Microbiology*, 2(2), 191-201.

Fuhrman, J. A., & Azam, F. (1982). Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results. *Marine Biology*, 66(2), 109-120.

Fuhrman, J. (1992). Bacterioplankton roles in cycling of organic matter: the microbial food web. In *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea* (pp. 361-383). Springer, Boston, MA.

Fuhrman, J. A. (1999). Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, 399 (6736), 541-548.

Fuhrman, J. A., & Noble, R. T. (1995). Viruses and protists cause similar bacterial mortality in coastal seawater. *Limnology and Oceanography*, 40(7), 1236-1242.

Fuhrman, J. A., Hewson, I., Schwalbach, M. S., Steele, J. A., Brown, M. V., & Naeem, S. (2006). Annually reoccurring bacterial communities are predictable from ocean conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(35), 13104-13109.

Fuhrman, J. A., & Steele, J. A. (2008). Community structure of marine bacterioplankton: patterns, networks, and relationships to function. *Aquatic Microbial Ecology*, 53(1), 69-81.

Fuhrman, J. A., & Hagström, Å. (2008). Bacterial and archaeal community structure and its patterns. *Microbial ecology of the oceans*, 2, 45-90.

Galloway, J. N., & Cowling, E. B. (2002). Reactive nitrogen and the world: 200 years of change. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 31(2), 64-71.

Galloway JN, Cowling EB, Seitzinger SP, Socolow RH (2002) Reactive nitrogen: Too much of a good thing? *Ambio* 31:60-63.

Galloway, J. N., Dentener, F. J., Capone, D. G., Boyer, E. W., Howarth, R. W., Seitzinger, S. P., Asner, G.P., Cleveland, C.C., Green, P.A., Holland, E.A., Michaels, A.F., Porter, J.H., Townsend, A.R., Voosmarty, C.J., & Karl, D. M. (2004). Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70(2), 153-226.

Garza, D. R., & Suttle, C. A. (1995). Large double-stranded DNA viruses which cause the lysis of a marine heterotrophic nanoflagellate (*Bodo* sp.) occur in natural marine viral communities. *Aquatic Microbial Ecology*, 9(3), 203-210.

Gasol, J. M., Del Giorgio, P. A., & Duarte, C. M. (1997). Biomass distribution in marine planktonic communities. *Limnology and Oceanography*, 42(6), 1353-1363.

Gasol, J. M., & Del Giorgio, P. A. (2000). Using flow cytometry for counting natural planktonic bacteria and understanding the structure of planktonic bacterial communities. *Scientia Marina*, 64(2), 197-224.

Gearing, J. N., & Pocklington, R. (1990). Organic geochemical studies in the St. Lawrence Estuary. In *Oceanography of a Large-Scale Estuarine System* (pp. 170-201). Springer, New York, NY.

Gibson, G., R. Carlson, J. Simpson, E. Smeltzer, J. Gerritson, S. Chapra, S. Heiskary, J. Jones, and R. Kennedy. 2000. *Nutrient criteria technical guidance manual, lakes and reservoirs*. Washington, D.C.: United States Environmental Protection Agency.

Gilbert, D., Sundby, B., Gobeil, C., Mucci, A., & Tremblay, G. H. (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., Chabot, D., Archambault, P., Rondeau, B., & Hébert, S. (2007). Appauvrissement en oxygène dans les eaux profondes du Saint-Laurent marin : causes possibles et impacts écologiques. *Le Naturaliste Canadien*, 31 (1), 67-75.

Giovannoni, S. J., Tripp, H. J., Givan, S., Podar, M., Vergin, K. L., Baptista, D., Bibbs, L., Eads, J., Richardson, T.H., Noordewier, M., Short, J.M., Carrington, J.C., Mathur, E.J., & Rappé, M. S. (2005). Genome streamlining in a cosmopolitan oceanic bacterium. *Science*, 309 (5738), 1242-1245.

Glibert, P. M., Seitzinger, S., Heil, C. A., Burkholder, J. M., Parrow, M. W., Codispoti, L. A., & Kelly, V. (2005). The role of eutrophication in the global proliferation of harmful algal blooms: new perspectives and new approaches. *Oceanography*, 18(2), 198.

Glibert, P. M., Seitzinger, S., Heil, C. A., Burkholder, J. M., Parrow, M. W., Codispoti, L. A., & Kelly, V. (2005). Eutrophication —new perspectives on its role in the global proliferation of harmful algal blooms. *Oceanography*, 18(2), 198.

Glibert, P. M., Harrison, J., Heil, C., & Seitzinger, S. (2006). Escalating worldwide use of urea—a global change contributing to coastal eutrophication. *Biogeochemistry*, 77(3), 441-463.

Glibert, P. M., & Legrand, C. (2006). The diverse nutrient strategies of harmful algae: focus on osmotrophy. In *Ecology of harmful algae* (pp. 163-175). Springer, Berlin, Heidelberg.

Glibert, P. M., Allen, J. I., Bouwman, A. F., Brown, C. W., Flynn, K. J., Lewitus, A. J., & Madden, C. J. (2010). Modeling of HABs and eutrophication: status, advances, challenges. *Journal of Marine Systems*, 83(3-4), 262-275.

Glibert, P. M., & Burkholder, J. M. (2011). Harmful algal blooms and eutrophication: “strategies” for nutrient uptake and growth outside the Redfield comfort zone. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 29(4), 724-738.

Glibert, P. M., Kana, T. M., & Brown, K. (2013). From limitation to excess: the consequences of substrate excess and stoichiometry for phytoplankton physiology, trophodynamics and biogeochemistry, and the implications for modeling. *Journal of Marine Systems*, 125, 14-28.

Glibert, P. M., Manager R, Sobota DJ, Bouwman L (2014) The Haber-Bosch-Harmful algal bloom (HB-HAB) link. *Environmental Research Letters*, 9(105001), 13.

Glibert, P. M. (2017). Eutrophication, harmful algae and biodiversity—Challenging paradigms in a world of complex nutrient changes. *Marine Pollution Bulletin*, 124 (2), 591-606.

Glibert, P. M., & Burford, M. A. (2017). Globally changing nutrient loads and harmful algal blooms: recent advances, new paradigms, and continuing challenges. *Oceanography*, 30(1), 58-69.

- Grandpre, D. B. D., M. L. El-Sabh & J. C. Salomon. (1981). Two-Dimensional Numerical Model of the Vertical Circulation of Tides in the St. Lawrence Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 12 (4), 375-387.
- Granéli, E., Wallström, K., Larsson, U., Granéli, W., & Elmgren, R. (1990). Nutrient limitation of primary production in the Baltic Sea area. *Ambio*, 142-151.
- Green, J. L., Bohannon, B. J., & Whitaker, R. J. (2008). Microbial biogeography: from taxonomy to traits. *Science*, 320 (5879), 1039-1043.
- Grégori, G. (2010). Analyse de l'ADN et du cycle cellulaire des bactéries marines. *Cycle cellulaire et cytométrie en flux*, 231.
- Goyette, J. O. (2018). Influence des flux anthropiques de nutriments et des caractéristiques du territoire sur la qualité de l'eau : une perspective historique du bassin du Saint-Laurent. (Thèse de doctorat, Université du Québec à Rimouski).
- Granéli, E., Wallström, K., Larsson, U., Granéli, W., & Elmgren, R. (1990). Nutrient limitation of primary production in the Baltic Sea area. *Ambio*, 142-151.
- Greening, H., & Janicki, A. (2006). Toward reversal of eutrophic conditions in a subtropical estuary: Water quality and seagrass response to nitrogen loading reductions in Tampa Bay, Florida, USA. *Environmental Management*, 38 (2), 163-178.
- Greisman, P., & Ingram, G. (1977). Nutrient distribution in the St. Lawrence estuary. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 34(11), 2104-2116.
- Grossart, H. P., & Simon, M. (2007). Interactions of planktonic algae and bacteria: effects on algal growth and organic matter dynamics. *Aquatic Microbial Ecology*, 47(2), 163-176.
- Gryta, A., Fraç, M., & Oszust, K. (2014). The application of the Biolog EcoPlate approach in ecotoxicological evaluation of dairy sewage sludge. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 174(4), 1434-1443.

Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Heineman, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., & Fujita, R. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319 (5865), 948-952.

Hamilton, S. K. (2012). Biogeochemical time lags may delay responses of streams to ecological restoration. *Freshwater Biology*, 57, 43-57.

Han, H., Allan, J. D., & Scavia, D. (2009). Influence of climate and human activities on the relationship between watershed nitrogen input and river export. *Environmental Science & Technology*, 43(6), 1916-1922.

Hansell, D. A., & Goering, J. J. (1989). A method for estimating uptake and production rates for urea in seawater using [14C] urea and [15N] urea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(2), 198-202.

Harrison, J. A., Caraco, N., & Seitzinger, S. P. (2005). Global patterns and sources of dissolved organic matter export to the coastal zone: Results from a spatially explicit, global model. *Global Biogeochemical Cycles*, 19 (4).

Harvey, H. R., Dyda, R. Y., & Kirchman, D. L. (2006). Impact of DOM composition on bacterial lipids and community structure in estuaries. *Aquatic Microbial Ecology*, 42(2), 105-117.

Hayakawa, A., Woli, K. P., Shimizu, M., Nomaru, K., Kuramochi, K., & Hatano, R. (2009). Nitrogen budget and relationships with riverine nitrogen exports of a dairy cattle farming catchment in eastern Hokkaido, Japan. *Soil Science and Plant Nutrition*, 55(6), 800-819.

Hecky, R. E., & Kilham, P. (1988). Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment 1. *Limnology and Oceanography*, 33, 796-822.

- Heil, C. A., Revilla, M., Glibert, P. M., & Murasko, S. (2007). Nutrient quality drives differential phytoplankton community composition on the southwest Florida shelf. *Limnology and Oceanography*, 52(3), 1067-1078.
- Heisler, J., Glibert, P. M., Burkholder, J. M., Anderson, D. M., Cochlan, W., Dennison, W. C., Cochlan, W., Dennison, W.C., Dortch, Q., Gobler, C.J., Heil, C.A., Humphries, E., Magnien, R., Marshall, H.G., Sellner, K., Stockwell, D.A., Stoecker, D.K., & Lewitus, A. (2008). Eutrophication and harmful algal blooms: a scientific consensus. *Harmful Algae*, 8(1), 3-13.
- Heldal, M., & Bratbak, G. (1991). Production and decay of viruses in aquatic environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 72 (3), 205-212.
- Herbert, R. A. (1999). Nitrogen cycling in coastal marine ecosystems. *FEMS Microbiology Reviews*, 23(5), 563-590.
- Herlemann, D. P., Labrenz, M., Jürgens, K., Bertilsson, S., Waniek, J. J., & Andersson, A. F. (2011). Transitions in bacterial communities along the 2000 km salinity gradient of the Baltic Sea. *The ISME Journal*, 5(10), 1571-1579.
- Hitchcock, J. N. (2015). *Freshwater inflows to estuaries: Organic carbon and microbial food webs in south-east Australia* (Thèse de doctorat).
- Hirayama, S., Ueda, R., Sugata, K., & Kamiyoshi, H. (1993). Production of Bacteriolytic Enzyme by Bacteriophage from Seawater. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 57(12), 2166-2167.
- Höfle, M. G., Kirchman, D. L., Christen, R., & Brettar, I. (2008). Molecular diversity of bacterioplankton: link to a predictive biogeochemistry of pelagic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*, 53(1), 39-58.
- Hoikkala, L., Aarnos, H., & Lignell, R. (2009). Changes in nutrient and carbon availability and temperature as factors controlling bacterial growth in the Northern Baltic Sea. *Estuaries and Coasts*, 32(4), 720-733.

Hong, B., Swaney, D. P., Mörth, C. M., Smedberg, E., Hägg, H. E., Humborg, C., ... & Bouraoui, F. (2012). Evaluating regional variation of net anthropogenic nitrogen and phosphorus inputs (NANI/NAPI), major drivers, nutrient retention pattern and management implications in the multinational areas of Baltic Sea basin. *Ecological Modelling*, 227, 117-135.

Hornák, K., Jezbera, J., Nedoma, J., Gasol, J. M., & Simek, K. (2006). Effects of resource availability and bacterivory on leucine incorporation in different groups of freshwater bacterioplankton, assessed using microautoradiography. *Aquatic Microbial Ecology*, 45(3), 277-289.

Howarth, R. W. (1988). Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19(1), 89-110.

Howarth, R. W. (1995). Transport to and processing of phosphorus in near-shore and oceanic waters. *Phosphorus in the Global Environment, Transfers, Cycles and Management*.

Howarth, R. W., Billen, G., Swaney, D., Townsend, A., Jaworski, N., Lajtha, K., ... & Berendse, F. (1996). Regional nitrogen budgets and riverine N & P fluxes for the drainages to the North Atlantic Ocean: Natural and human influences. *Nitrogen cycling in the North Atlantic Ocean and its watersheds* (pp. 75-139). Springer, Dordrecht.

Howarth, R. W. (1998). An assessment of human influences on fluxes of nitrogen from the terrestrial landscape to the estuaries and continental shelves of the North Atlantic Ocean. *Nutrient cycling in agroecosystems*, 52(2-3), 213-223.

Howarth, R. W., & Marino, R. (1998). A mechanistic approach to understanding why so many estuaries and brackish waters are nitrogen limited. *Effects of Nitrogen in the Aquatic Environment, KVA Report, 1*, 117-136.

Howarth, R. W., Anderson, D. B., Cloern, J. E., Elfring, C., Hopkinson, C. S., Lapointe, B., & Walker, D. (2000). Issues in ecology: Nutrient pollution of coastal rivers, bays, and seas. *Issues Ecology*, 7, 1-15.

Howarth, R. W., & Michaels, A. F. (2000). The measurement of primary production in aquatic ecosystems. In *Methods in ecosystem science* (pp. 72-85). Springer, New York, NY.

Howarth, R. W., Swaney, D. P., Butler, T. J., & Marino, R. (2000). Rapid communication: climatic control on eutrophication of the Hudson River Estuary. *Ecosystems*, 3(2), 210-215.

Howarth, R. W., Sharpley, A., & Walker, D. (2002). Sources of nutrient pollution to coastal waters in the United States: Implications for achieving coastal water quality goals. *Estuaries*, 25(4), 656-676.

Howarth, R. W., Boyer, E. W., Pabich, W. J., & Galloway, J. N. (2002). Nitrogen use in the United States from 1961–2000 and potential future trends. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 31(2), 88-96.

Howarth, R. et Scavia, D. (2003). *Nutrient pollution in coastal waters: Priority topics for an integrated national research program for the United States*. National Centers for Coastal Ocean Science.

Howarth, R., Marino, R., & Scavia, D. (2003). Priority topics for nutrient pollution in coastal waters: An integrated national research program for the United States. *National Ocean Service, National Oceanic and Atmospheric Administration, Silver Spring, MD*.

Howarth, R. W. (2004). Human acceleration of the nitrogen cycle: drivers, consequences, and steps toward solutions. *Water Science and Technology*, 49(5-6), 7-13.

Howarth, R. W., & Marino, R. (2006). Nitrogen as the limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems: evolving views over three decades. *Limnology and Oceanography*, 51, 364-376.

Howarth, R. W., Swaney, D. P., Boyer, E. W., Marino, R., Jaworski, N., & Goodale, C. (2006). The influence of climate on average nitrogen export from large watersheds in the Northeastern United States. In *Nitrogen Cycling in the Americas: Natural and Anthropogenic Influences and Controls* (pp. 163-186). Springer, Dordrecht.

Howarth, R. W. (2008). Coastal nitrogen pollution: a review of sources and trends globally and regionally. *Harmful Algae*, 8(1), 14-20.

Howarth, R., & Paerl, H. W. (2008). Coastal marine eutrophication: Control of both nitrogen and phosphorus is necessary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), E103-E103.

Howarth, R., Chan, F., Conley, D. J., Garnier, J., Doney, S. C., Marino, R., & Billen, G. (2011). Coupled biogeochemical cycles: eutrophication and hypoxia in temperate estuaries and coastal marine ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(1), 18-26.

Howarth, R., Chan, F., Conley, D. J., Garnier, J., Doney, S. C., Marino, R., & Billen, G. (2012). Nitrogen fluxes from the landscape are controlled by net anthropogenic nitrogen inputs and by climate Frontiers. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(1), 18-26.

Howarth, R. W. (Ed.). (2012). *Nitrogen cycling in the North Atlantic Ocean and its watersheds: Report of the international scope nitrogen project*. Springer Science & Business Media.

Hudon, C., Armellin, A., Gagnon, P., & Patoine, A. (2010). Variations in water temperatures and levels in the St. Lawrence River (Québec, Canada) and potential implications for three common fish species. *Hydrobiologia*, 647(1), 145-161.

Hudon, C., Gagnon, P., Rondeau, M., Hébert, S., Gilbert, D., Hill, B., & Starr, M. (2017). Hydrological and biological processes modulate carbon, nitrogen and phosphorus flux from the St. Lawrence River to its estuary (Quebec, Canada). *Biogeochemistry*, 135(3), 251-276.

Hudon, C., Jean, M., & Létourneau, G. (2018). Temporal (1970–2016) changes in human pressures and wetland response in the St. Lawrence River (Québec, Canada). *Science of the Total Environment*, 643, 1137-1151.

Hutchinson, G. E. (1957). *A Treatise on Limnology. Vol 1: Georgraphy, Physics and Chemistry*. John Wiley & Sons.

Jackson, M. L. (2016). *Phytoplankton and nutrient dynamics with a focus on nitrogen form in the Anacostia River, in Washington, DC and West Lake, in Hangzhou, China* (Doctoral dissertation).

Jacquet, S., Havskum, H., Thingstad, T. F., & Vaultot, D. (2002). Effects of inorganic and organic nutrient addition on a coastal microbial community (Isefjord, Denmark). *Marine Ecology Progress Series*, 228, 3-14.

Jansson, M. (1993). Uptake, exchange and excretion of orthophosphate in phosphate-starved *Scenedesmus quadricauda* and *Pseudomonas K7*. *Limnology and Oceanography*, 38(6), 1162-1178.

Jarvie, H. P., Sharpley, A. N., Spears, B., Buda, A. R., May, L., & Kleinman, P. J. (2013). Water quality remediation faces unprecedented challenges from “legacy phosphorus”. *Environmental Science & Technology*, 47, 8997-8998.

Jiang, X., Dang, H., & Jiao, N. (2015). Ubiquity and diversity of heterotrophic bacterial *nasA* genes in diverse marine environments. *PloS one*, 10(2).

Jickells, T. (2005). External inputs as a contributor to eutrophication problems. *Journal of Sea Research*, 54(1), 58-69.

Jeffries, T. C., Schmitz Fontes, M. L., Harrison, D. P., Van-Dongen-Vogels, V., Eyre, B. D., Ralph, P. J., & Seymour, J. R. (2016). Bacterioplankton dynamics within a large anthropogenically impacted urban estuary. *Frontiers in Microbiology*, 6, 1438.

Joint, I., Henriksen, P., Fonnes, G. A., Bourne, D., Thingstad, T. F., & Riemann, B. (2002). Competition for inorganic nutrients between phytoplankton and bacterioplankton in nutrient manipulated mesocosms. *Aquatic Microbial Ecology*, 29(2), 145-159.

Jürgens, K., & Güde, H. (1994). The potential importance of grazing-resistant bacteria in planktonic systems. *Marine Ecology Progress Series*, 169-188.

- Kana, T. M., & Glibert, P. M. (2016). On saturating response curves from the dual perspectives of photosynthesis and nitrogen metabolism. In *Aquatic Microbial Ecology and Biogeochemistry: A Dual Perspective* (pp. 93-104). Springer, Cham.
- Karl, D. M. and A. F. Michaels (2001). Nitrogen Cycle. *Marine Chemistry and Geochemistry*. J. H. Steele, S. A. Thorpe and K. K. Turekian, Elsevier.
- Karl, D.M. & Michaels, A. F. (2010). Nitrogen cycle. *The Upper Ocean. A derivative of Encyclopedia of Ocean Sciences*, 2nd edition, Academic Press/Elsevier, 135-142.
- Karner, M., & Herndl, G. J. (1992). Extracellular enzymatic activity and secondary production in free-living and marine-snow-associated bacteria. *Marine Biology*, 113(2), 341-347.
- Keil, R. G., & Kirchman, D. L. (1991). Contribution of dissolved free amino acids and ammonium to the nitrogen requirements of heterotrophic bacterioplankton. *Marine Ecological Progress Series*, 73 (1), 1-10.
- Kemp, W. M., Boynton, W. R., Adolf, J. E., Boesch, D. F., Boicourt, W. C., Brush, G., & Harding, L. W. (2005). Eutrophication of Chesapeake Bay: historical trends and ecological interactions. *Marine Ecology Progress Series*, 303, 1-29.
- Kendall, C., Elliott, E. M., & Wankel, S. D. (2007). Tracing anthropogenic inputs of nitrogen to ecosystems. *Stable isotopes in ecology and environmental science*, 2, 375-449.
- Kim, S.J. and Kwon, K.K. (2010) *Bacteroidetes*. In, Timmis, K.N. (ed), *Handbook of Hydrocarbon and Lipid Microbiology*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kirchman, D. L. (1994). The uptake of inorganic nutrients by heterotrophic bacteria. *Microbial Ecology*, 28(2), 255-271.
- Kirchman, D. L., & Wheeler, P. A. (1998). Uptake of ammonium and nitrate by heterotrophic bacteria and phytoplankton in the sub-Arctic Pacific. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 45(2-3), 347-365.

Kirchman, D. L. (2003). Inorganic Nutrient Use by Marine Microorganisms. *Encyclopedia of Environmental Microbiology*.

Kirchman, D. L. (2004). A primer on dissolved organic material and heterotrophic prokaryotes in the oceans. In *The Ocean Carbon Cycle and Climate* (pp. 31-63). Springer, Dordrecht.

Kirchman, D. L., Dittel, A. I., Malmstrom, R. R., & Cottrell, M. T. (2005). Biogeography of major bacterial groups in the Delaware Estuary. *Limnology and Oceanography*, *50*(5), 1697-1706.

Klindworth, A., Pruesse, E., Schweer, T., Peplies, J., Quast, C., Horn, M., & Glöckner, F. O. (2013). Evaluation of general 16S ribosomal RNA gene PCR primers for classical and next-generation sequencing-based diversity studies. *Nucleic Acids Research*, *41*(1).

Koch, E. W., Barbier, E. B., Silliman, B. R., Reed, D. J., Perillo, G. M., Hacker, S. D., & Halpern, B. S. (2009). Non-linearity in ecosystem services: temporal and spatial variability in coastal protection. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *7*(1), 29-37.

Kuparinen, J., & Heinänen, A. (1993). Inorganic nutrient and carbon controlled bacterioplankton growth in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *37*(3), 271-285.

Kuoppo-Leinikki, P., Autio, R., Hällfors, S., Kuosa, H., Kuparinen, J., & Pajuniemi, R. (1994). Trophic interactions and carbon flow between picoplankton and protozoa in pelagic enclosures manipulated with nutrients and a top predator. *Marine Ecology Progress Series*, 89-102.

LaMontagne, M. G., & Holden, P. A. (2003). Comparison of free-living and particle-associated bacterial communities in a coastal lagoon. *Microbial Ecology*, *46*(2), 228-237.

Landa, M., Cottrell, M. T., Kirchman, D. L., Blain, S., & Obernosterer, I. (2013). Changes in bacterial diversity in response to dissolved organic matter supply in a continuous culture experiment. *Aquatic Microbial Ecology*, *69*(2), 157-168.

Lapalme, R., De Sève, M., Lefebvre, D., Legaré, F., Nault, J., Prince, M., & Rousseau, M. (2008). Algues bleues, des solutions pratiques. *Bertrand Dumont éditeur inc. Québec, Canada*. 255 p.

Lapierre, J. F., & Frenette, J. J. (2008). Advection of freshwater phytoplankton in the St. Lawrence River estuarine turbidity maximum as revealed by sulfur-stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 372, 19-29.

Lapoussière, A., Michel, C., Starr, M., Gosselin, M., & Poulin, M. (2011). Role of free-living and particle-attached bacteria in the recycling and export of organic material in the Hudson Bay system. *Journal of Marine Systems*, 88(3), 434-445.

Larsson, U., & Hagström, A. (1979). Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. *Marine Biology*, 52(3), 199-206.

Lebaron, P., Servais, P., Agogue, H., Courties, C., & Joux, F. (2001). Does the high nucleic acid content of individual bacterial cells allow us to discriminate between active cells and inactive cells in aquatic systems?. *Applied and Environmental Microbiology*, 67(4), 1775-1782.

Lebaron, P., Servais, P., Baudoux, A. C., Bourrain, M., Courties, C., & Parthuisot, N. (2002). Variations of bacterial-specific activity with cell size and nucleic acid content assessed by flow cytometry. *Aquatic Microbial Ecology*, 28(2), 131-140.

Legendre, L., & Rassoulzadegan, F. (1995). Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia*, 41(1), 153-172.

Lemarchand, K., Berthiaume, F., Maynard, C., Harel, J., Payment, P., Bayardelle, P., Masson, L., & Brousseau, R. (2005). Optimization of microbial DNA extraction and purification from raw wastewater samples for downstream pathogen detection by microarrays. *Journal of Microbiological Methods*, 63(2), 115-126.

Lemarchand, K., & Desbiens, I. (2015). "Revue des connaissances sur les capacités potentielles de dégradation des hydrocarbures dans l'Estuaire maritime et le Golfe du Saint-Laurent par les communautés bactériennes indigènes." Ministère du Développement durable, de

l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques du Québec, Rapport GENV32, Québec, 31.p.

Levasseur, C. (1996). *Biologie Marine — Application aux eaux du Saint-Laurent*, Editions Odile Germain, Québec, Canada, 247 p.

Levasseur, M. E., & Therriault, J. C. (1987). Phytoplankton biomass and nutrient dynamics in a tidally induced upwelling: the role of the NO₃: SiO₄ ratio. *Marine Ecological Progress Series*, 39, 87-97.

Levine, S. N., Stainton, M. P., & Schindler, D. W. (1986). A radiotracer study of phosphorus cycling in a eutrophic Canadian Shield lake, Lake 227, northwestern Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(2), 366-378.

Livingston, R.J. (2000) Eutrophication processes in coastal systems. Boca Raton, Fla. CRC Press, 327 pp.

Lomas, M. W., Trice, T. M., Glibert, P. M., Bronk, D. A., & McCarthy, J. J. (2002). Temporal and spatial dynamics of urea uptake and regeneration rates and concentrations in Chesapeake Bay. *Estuaries*, 25(3), 469-482.

Lomstein, B. A., Blackburn, T. H., & Henriksen, K. (1989). Aspects of nitrogen and carbon cycling in the northern Bering Shelf sediment. I. The significance of urea turnover in the mineralization of NH₄⁺. *Marine Ecology Progress Series*, 237-247.

Long, R. A., & Azam, F. (1996). Abundant protein-containing particles in the sea. *Aquatic Microbial Ecology*, 10(3), 213-221.

Lotze, H. K., Lenihan, H. S., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R. G., Kay, M. C., ... & Jackson, J. B. (2006). Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science*, 312 (5781), 1806-1809.

Lund, B. A., & Blackburn, T. H. (1989). Urea turnover in a coastal marine sediment measured by a ¹⁴C-urea short-term incubation. *Journal of Microbiological Methods*, 9(4), 297-308.

- Mahé, F., Rognes, T., Quince, C., de Vargas, C., & Dunthorn, M. (2014). Swarm: robust and fast clustering method for amplicon-based studies. *PeerJ*, 2, e593.
- Marie, D., Partensky, F., Jacquet, S., & Vaulot, D. (1997). Enumeration and cell cycle analysis of natural populations of marine picoplankton by flow cytometry using the nucleic acid stain SYBR Green I. *Applied and Environmental Microbiology*, 63(1), 186-193.
- Marie, D., Brussaard, C. P., Thyrrhaug, R., Bratbak, G., & Vaulot, D. (1999). Enumeration of marine viruses in culture and natural samples by flow cytometry. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(1), 45-52.
- Marty, D., Bertrand, J. C., & Caumette, P. (1989). Les métabolismes bactériens dans les systèmes sédimentaires marins. *Microorganismes dans les écosystèmes océaniques*. Masson, Paris, France, 101-151.
- Mallin, M. A., McIver, M. R., Wells, H. A., Parsons, D. C., & Johnson, V. L. (2005). Reversal of eutrophication following sewage treatment upgrades in the New River Estuary, North Carolina. *Estuaries*, 28(5), 750-760.
- Malone, T. C., Conley, D. J., Fisher, T. R., Glibert, P. M., Harding, L. W., & Sellner, K. G. (1996). Scales of nutrient-limited phytoplankton productivity in Chesapeake Bay. *Estuaries*, 19(2), 371-385.
- Massana, R., Pedrós-Alió, C., Casamayor, E. O., & Gasol, J. M. (2001). Changes in marine bacterioplankton phylogenetic composition during incubations designed to measure biogeochemically significant parameters. *Limnology and Oceanography*, 46(5), 1181-1188.
- Mason, C. F., Underwood, G. J. C., Baker, N. R., Davey, P. A., Davidson, I., Hanlon, A., ... & Watson, A. (2003). The role of herbicides in the erosion of salt marshes in eastern England. *Environmental Pollution*, 122 (1), 41-49.
- Mayzaud, P. (1973). Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. II. Studies of the metabolic characteristics of starved animals. *Marine Biology*, 21(1), 19-28.

- McCarthy, M. J., James, R. T., Chen, Y., East, T. L., & Gardner, W. S. (2009). Nutrient ratios and phytoplankton community structure in the large, shallow, eutrophic, subtropical Lakes Okeechobee (Florida, USA) and Taihu (China). *Limnology*, *10*(3), 215-227.
- McClelland, J. W., & Valiela, I. (1998). Changes in food web structure under the influence of increased anthropogenic nitrogen inputs to estuaries. *Marine Ecology Progress Series*, *168*, 259-271.
- McCrackin, M. L., Gustafsson, B. G., Hong, B., Howarth, R. W., Humborg, C., Savchuk, O. P., & Swaney, D. P. (2018). Opportunities to reduce nutrient inputs to the Baltic Sea by improving manure use efficiency in agriculture. *Regional Environmental Change*, *18*(6), 1843-1854.
- Meybeck, M. (1982). Carbon, nitrogen, and phosphorus transport by world rivers. *American Journal of Science*, *282*(4), 401-450.
- Meybeck, M. (1993). Riverine transport of atmospheric carbon: sources, global typology and budget. *Water, Air, and Soil Pollution*, *70*(1-4), 443-463.
- Middelboe, M., Søndergaard, M., Letarte, Y., & Borch, N. H. (1995). Attached and free-living bacteria: production and polymer hydrolysis during a diatom bloom. *Microbial Ecology*, *29*(3), 231-248.
- Middelboe, M., Jørgensen, N., & Kroer, N. (1996). Effects of viruses on nutrient turnover and growth efficiency of noninfected marine bacterioplankton. *Applied and Environmental Microbiology*, *62*(6), 1991-1997.
- Miller, C. A., & Glibert, P. M. (1998). Nitrogen excretion by the calanoid copepod *Acartia tonsa*: results of mesocosm experiments. *Journal of Plankton Research*, *20*(9), 1767-1780.
- Mitamura, O., & Saijo, Y. (1980). In situ measurement of the urea decomposition rate and its turnover rate in the Pacific Ocean. *Marine Biology*, *58*(2), 147-152.

Miyajima, T., Yoshimizu, C., Tsuboi, Y., Tanaka, Y., Tayasu, I., Nagata, T., & Koike, I. (2009). Longitudinal distribution of nitrate $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in two contrasting tropical rivers: implications for instream nitrogen cycling. *Biogeochemistry*, 95(2-3), 243-260.

Mocaër, P. Y., & Baudoux, A. C. (2017). Les virus au service de l'écologie marine. *Virologie*, 21 (4), 160-172.

Mohit, V. (2014). Diversité taxonomique et fonctionnelle de la communauté bactérienne d'une lagune côtière aux Îles-de-la-Madeleine, Golfe du Saint-Laurent, Canada.

Moran, M. A., & Covert, J. S. (2003). Photochemically mediated linkages between dissolved organic matter and bacterioplankton. In *Aquatic Ecosystems* (pp. 243-262). Academic Press.

Nixon, S. W., Oviatt, C. A., Frithsen, J., & Sullivan, B. (1986). Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. *Journal of the Limnological Society of Southern Africa*, 12(1-2), 43-71.

Nixon, S. W. (1995). Coastal marine eutrophication : a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia*, 41(1), 199-219.

Nixon, S. W., Ammerman, J. W., Atkinson, L. P., Berounsky, V. M., Billen, G., Boicourt, W. C., ... & Garber, J. H. (1996). The fate of nitrogen and phosphorus at the land-sea margin of the North Atlantic Ocean. *Biogeochemistry*, 35(1), 141-180.

Noble, R. T., Middelboe, M., & Fuhrman, J. A. (1999). Effects of viral enrichment on the mortality and growth of heterotrophic bacterioplankton. *Aquatic Microbial Ecology*, 18(1), 1-13.

Nold, S. C., & Zwart, G. (1998). Patterns and governing forces in aquatic microbial communities. *Aquatic Ecology*, 32(1), 17-35.

NRC (National Research Council). 2000. *Clean coastal waters: understanding and reducing the effects of nutrient pollution*. Washington, DC: National Academies Press.

Orth, R. J., Carruthers, T. J., Dennison, W. C., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., & Short, F. T. (2006). A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience*, 56 (12), 987-996.

Overdahl C.J., Rehm Q.W. and Meredith H.L. 1991. Fertilizer Urea. University of Minnesota Extension service pub # FO-00636-GO.

Pace, N. R., Stahl, D. A., Lane, D. J., & Olsen, G. J. (1986). The analysis of natural microbial populations by ribosomal RNA sequences. In *Advances in Microbial Ecology* (pp. 1-55). Springer, Boston, MA.

Paerl, H. W. (1988). Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters 1. *Limnology and Oceanography*, 33, 823-843.

Paerl, H. W. (2006). Assessing and managing nutrient-enhanced eutrophication in estuarine and coastal waters: Interactive effects of human and climatic perturbations. *Ecological Engineering*, 26(1), 40-54.

Paerl, H. W., Valdes, L. M., Peierls, B. L., Adolf, J. E., & Harding, L. J. W. (2006). Anthropogenic and climatic influences on the eutrophication of large estuarine ecosystems. *Limnology and Oceanography*, 51, 448-462.

Paerl, H. W., & Scott, J. T. (2010). Throwing fuel on the fire: synergistic effects of excessive nitrogen inputs and global warming on harmful algal blooms.

Paerl, H. W., Hall, N. S., Peierls, B. L., & Rossignol, K. L. (2014). Evolving paradigms and challenges in estuarine and coastal eutrophication dynamics in a culturally and climatically stressed world. *Estuaries and Coasts*, 37(2), 243-258.

Page, H. M., Petty, R. L., & Meade, D. E. (1995). Influence of watershed runoff on nutrient dynamics in a southern California salt marsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 41(2), 163-180.

Paré, S. (2010). *Analyse de la marée rouge meurtrière de 2008 dans le Saint-Laurent : évènement isolé ou symptôme d'un développement non durable?* (Doctoral dissertation, Université de Sherbrooke.).

Pêches et Océans Canada (MPO) (2013). Plan de gestion intégrée du système du Saint-Laurent. 32 p.

Peierls, B. L., & Paerl, H. W. (1997). Bioavailability of atmospheric organic nitrogen deposition to coastal phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 42(8), 1819-1823.

Peñuelas, J., Sardans, J., Rivas-ubach, A., & Janssens, I. A. (2012). The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Global Change Biology*, 18 (1), 3-6.

Perry, J.J., Staley, J.T., & Lory, S. (2004). *Microbiologie. Cours et questions de révision*. Dunod, 891 p.

Peterson, B., Fry, B., Hullar, M., Saupe, S., & Wright, R. (1994). The distribution and stable carbon isotopic composition of dissolved organic carbon in estuaries. *Estuaries*, 17(1), 111-121.

Pinckney, J. L., Paerl, H. W., Tester, P., & Richardson, T. L. (2001). The role of nutrient loading and eutrophication in estuarine ecology. *Environmental Health Perspectives*, 109, 699-706.

Pinhassi, J., Azam, F., Hemphälä, J., Long, R. A., Martinez, J., Zweifel, U. L., & Hagström, Å. (1999). Coupling between bacterioplankton species composition, population dynamics, and organic matter degradation. *Aquatic Microbial Ecology*, 17(1), 13-26.

Pinhassi, J., Sala, M. M., Havskum, H., Peters, F., Guadayol, O., Malits, A., & Marrasé, C. (2004). Changes in bacterioplankton composition under different phytoplankton regimens. *Applied and Environmental Microbiology*, 70(11), 6753-6766.

Pinhassi, J., Gómez-Consarnau, L., Alonso-Sáez, L., Sala, M. M., Vidal, M., Pedrós-Alió, C., & Gasol, J. M. (2006). Seasonal changes in bacterioplankton nutrient limitation and their effects

on bacterial community composition in the NW Mediterranean Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, 44(3), 241-252.

Piontek, J., Händel, N., De Bodt, C., Harlay, J., Chou, L., & Engel, A. (2011). The utilization of polysaccharides by heterotrophic bacterioplankton in the Bay of Biscay (North Atlantic Ocean). *Journal of Plankton Research*, 33(11), 1719-1735.

Pocklington, R., & Leonard, J. D. (1979). Terrigenous organic matter in sediments of the St. Lawrence Estuary and the Saguenay Fjord. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 36(10), 1250-1255.

Pohland, B., & Owen, B. (2009). *TAS technical bulletin Biolog.* 1,1-3.

Pomero, L. R., Smith, E. E., & Grant, C. M. (1965). The exchange of phosphate between estuarine water and sediments 1. *Limnology and Oceanography*, 10(2), 167-172.

Pomeroy, L. R. (2000). Food web connections : links and sinks. *Microbial biosystems: New frontiers. Atlantic Canada Society for Microbial Ecology*, 81-87.

Pomeroy, L. R. (2001). Caught in the food web: complexity made simple?. *Scientia Marina*, 65 (S2), 31-40.

Poulin, P. (2008). *Cycle biogéochimique de l'azote dans l'estuaire du Saint-Laurent ; rôle des marais côtiers* (Doctoral dissertation, Université du Québec à Rimouski).

Prasad, C. S., Gowda, N. K. S., Anandan, S., Sharma, K., & Mohini, M. (2017). Reactive Nitrogen in Environment vis-à-vis Livestock Production System : Possible Remedies. *The Indian Nitrogen Assessment* (pp. 235-247). Elsevier.

Prescott, L. M., J. P. Harley & D. A. Klein (2003). *Microbiology*, Fifth Edition. Bruxelles, McGraw-Hill.

Proctor, L. M., & Fuhrman, J. A. (1990). Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature*, 343 (6253), 60-62.

Quast, C., Pruesse, E., Yilmaz, P., Gerken, J., Schweer, T., Yarza, P., & Glöckner, F. O. (2012). The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research*, *41*(D1), D590-D596.

Rabalais, N. N. (2002). Nitrogen in aquatic ecosystems. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, *31*(2), 102-112.

Rabalais, N.N., (2004). Eutrophication. In *The Sea*, Volume 13, Editions Allan R. Robinson, James McCarthy, and Brian J. Rothschild, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, p. 819-865.

Ramanan, R., Kim, B. H., Cho, D. H., Oh, H. M., & Kim, H. S. (2016). Algae–bacteria interactions: evolution, ecology and emerging applications. *Biotechnology Advances*, *34*(1), 14-29.

Redfield, A. C. (1934). On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. *James Johnstone memorial volume*, 176-192.

Regroupement des organismes de bassin versant du Québec (ROBVQ) (2010). Le ROBVQ. Planifier, Agir, Tous ensemble. [En ligne]. <http://www.robvq.qc.ca/>

Reisser, W., Grein, S., & Krambeck, C. (1993). Extracellular DNA in aquatic ecosystems may in part be due to phycovirus activity. *Hydrobiologia*, *252*(3), 199-201.

Riebesell, U. (1991). Particle aggregation during a diatom bloom II. Biological aspects. *Marine Ecology Progress Series*, *69*, 281-291.

Riemann, L., Steward, G. F., & Azam, F. (2000). Dynamics of bacterial community composition and activity during a mesocosm diatom bloom. *Applied and Environmental Microbiology*, *66*(2), 578-587.

Riemann, L., & Winding, A. (2001). Community dynamics of free-living and particle-associated bacterial assemblages during a freshwater phytoplankton bloom. *Microbial Ecology*, *42*(3), 274-285.

Rognes, T., Flouri, T., Nichols, B., Quince, C., & Mahé, F. (2016). VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics. *PeerJ*, 4, e2584.

Ryther, J. H. (1954). The ecology of phytoplankton blooms in Moriches Bay and Great South Bay, Long Island, New York. *The Biological Bulletin*, 106(2), 198-209.

Ryther, J. H., & Dunstan, W. M. (1971). Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, 171 (3975), 1008-1013.

Saucier, F. J., & Chassé, J. (2000). Tidal circulation and buoyancy effects in the St. Lawrence Estuary. *Atmosphere-Ocean*, 38(4), 505-556.

Savenkoff, C., Vézina, A. F., Packard, T. T., Silverberg, N., Therriault, J. C., Chen, W., & Tremblay, J. E. (1996). Distributions of oxygen, carbon, and respiratory activity in the deep layer of the Gulf of St. Lawrence and their implications for the carbon cycle. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(11), 2451-2465.

Savenkoff, C., Vézina, A. F., Smith, P. C., & Han, G. (2001). Summer transports of nutrients in the Gulf of St. Lawrence estimated by inverse modelling. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 52(5), 565-587.

Scavia, D., Field, J. C., Boesch, D. F., Buddemeier, R. W., Burkett, V., Cayan, D. R., & Reed, D. J. (2002). Climate change impacts on US coastal and marine ecosystems. *Estuaries*, 25(2), 149-164.

Schäfer, H., Servais, P., & Muyzer, G. (2000). Successional changes in the genetic diversity of a marine bacterial assemblage during confinement. *Archives of Microbiology*, 173(2), 138-145.

Schindler, D. W. (1974). Eutrophication and recovery in experimental lakes: implications for lake management. *Science*, 184 (4139), 897-899.

Schindler, D. W. (1978). Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwaters. *Limnology and Oceanography*, 23(3), 478-486.

Schwartz, M.L. (2005). Encyclopedia of Coastal Science. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Department of Geology. Western Washington University. Springer. 1211 p.

Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique (CBD) (2010). 3ème édition des Perspectives mondiales de la diversité biologique. Montréal, ISBN-92-9225-220-8, 94 p.

Seitzinger, S. P., & Sanders, R. W. (1999). Atmospheric inputs of dissolved organic nitrogen stimulate estuarine bacteria and phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 44(3), 721-730.

Seitzinger, S. P., Kroeze, C., Bouwman, A. F., Caraco, N., Dentener, F., & Styles, R. V. (2002). Global patterns of dissolved inorganic and particulate nitrogen inputs to coastal systems: Recent conditions and future projections. *Estuaries*, 25(4), 640-655.

Seitzinger, S. P., Sanders, R. W., & Styles, R. (2002). Bioavailability of DON from natural and anthropogenic sources to estuarine plankton. *Limnology and Oceanography*, 47(2), 353-366.

Seitzinger, S. P., Harrison, J. A., Dumont, E., Beusen, A. H., & Bouwman, A. F. (2005). Sources and delivery of carbon, nitrogen, and phosphorus to the coastal zone: An overview of Global Nutrient Export from Watersheds (NEWS) models and their application. *Global Biogeochemical Cycles*, 19 (4).

Sekiguchi, H., Koshikawa, H., Hiroki, M., Murakami, S., Xu, K., Watanabe, M., & Uchiyama, H. (2002). Bacterial distribution and phylogenetic diversity in the Changjiang estuary before the construction of the Three Gorges Dam. *Microbial Ecology*, 82-91.

Seymour, J. R., Amin, S. A., Raina, J. B., & Stocker, R. (2017). Zooming in on the phycosphere: the ecological interface for phytoplankton–bacteria relationships. *Nature Microbiology*, 2(7), 17065.

Shangguan, Y., Glibert, P. M., Alexander, J., Madden, C. J., & Murasko, S. (2017). Phytoplankton assemblage response to changing nutrients in Florida Bay : Results of mesocosm studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 494, 38-53.

Sharpley, A., Jarvie, H.P., Buda, A., May, L., Spears, B., & Kleinman, P. (2013). Phosphorus Legacy: Overcoming the Effects of Past Management Practices to Mitigate Future Water Quality Impairment *Journal of Environmental Quality* 42, 1308-1326.

Simons, R. D., Monismith, S. G., Johnson, L. E., Winkler, G., & Saucier, F. J. (2006). Zooplankton retention in the estuarine transition zone of the St. Lawrence Estuary. *Limnology and Oceanography*, 51(6), 2621-2631.

Sipura, J., Haukka, K., Helminen, H., Lagus, A., Suomela, J., & Sivonen, K. (2005). Effect of nutrient enrichment on bacterioplankton biomass and community composition in mesocosms in the Archipelago Sea, northern Baltic. *Journal of Plankton Research*, 27(12), 1261-1272.

Smil, V. (2001). *Feeding the world: A challenge for the twenty-first century*. MIT press.

Smil, V., & Emsley, J. (2001). Enriching the Earth: Fritz Haber, Carl Bosch, and the Transformation of World Food. *Nature*, 410 (6829), 633-633.

Smith, S. V., & Mackenzie, F. T. (1987). The ocean as a net heterotrophic system: implications from the carbon biogeochemical cycle. *Global Biogeochemical Cycles*, 1 (3), 187-198.

Smith, D. C., Simon, M., Alldredge, A. L., & Azam, F. (1992). Intense hydrolytic enzyme activity on marine aggregates and implications for rapid particle dissolution. *Nature*, 359 (6391), 139-142.

Smith, S. V., & Hollibaugh, J. T. (1993). Coastal metabolism and the oceanic organic carbon balance. *Reviews of Geophysics*, 31(1), 75-89.

Smith, D. C., Steward, G. F., Long, R. A., & Azam, F. (1995). Bacterial mediation of carbon fluxes during a diatom bloom in a mesocosm. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 42(1), 75-97.

Smith, V. H. (2006). Responses of estuarine and coastal marine phytoplankton to nitrogen and phosphorus enrichment. *Limnology and Oceanography*, 51, 377-384.

Smith, S. V., & Hollibaugh, J. T. (2006). Water, salt, and nutrient exchanges in San Francisco Bay. *Limnology and Oceanography*, 51, 504-517.

Solow, A. R. (2005). Red tides and dead zones: The coastal ocean is suffering from an overload of nutrients. *Oceanus*, 43(1), 43-46.

Solow, A. R., & Director, M. P. C. (2004). Red tides and dead zones. *Oceanus Magazine*, 43(1).

Søndergaard, M., Borch, N. H., & Riemann, B. (2000a). Dynamics of biodegradable DOC produced by freshwater plankton communities. *Aquatic Microbial Ecology*, 23(1), 73-83.

Søndergaard, M., Williams, P. J. L. B., Cauwet, G., Riemann, B., Robinson, C., Terzic, S., & Worm, J. (2000 b). Net accumulation and flux of dissolved organic carbon and dissolved organic nitrogen in marine plankton communities. *Limnology and Oceanography*, 45(5), 1097-1111.

SooHoo, J. B., & Kiefer, D. A. (1982). Vertical distribution of phaeopigments—I. A simple grazing and photooxidative scheme for small particles. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 29(12), 1539-1551.

Starr, M., St-Armand, L., & Břard-Therriault, L. (2002). *State of phytoplankton in the Estuary and Gulf of St. Lawrence during 2001*. Canadian Science Advisory Secretariat.

Starr, M., St-Amand, L., Devine, L., Therriault, L., & Galbraith, P.S. (2004). État du phytoplancton dans l'Estuaire et le Golfe du Saint-Laurent en 2003. Pêches et Océans Canada. Dartmouth, Nouvelle Écosse, Mont-Joli, Québec. 35 pages.

Stepanauskas, R., Jorgensen, N. O., Eigaard, O. R., Žvikas, A., Tranvik, L. J., & Leonardson, L. (2002). Summer inputs of riverine nutrients to the Baltic Sea: bioavailability and eutrophication relevance. *Ecological Monographs*, 72(4), 579-597.

Sterner, R. W., & Elser, J. J. (2002). *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton university press.

Suttle, C. A. (1994). The significance of viruses to mortality in aquatic microbial communities. *Microbial Ecology*, 28(2), 237-243.

Teira, E., Gasol, J. M., Aranguren-Gassis, M., Fernández, A., González, J., Lekunberri, I., & Álvarez-Salgado, X. A. (2008). Linkages between bacterioplankton community composition, heterotrophic carbon cycling and environmental conditions in a highly dynamic coastal ecosystem. *Environmental Microbiology*, 10(4), 906-917.

Teira, E., Martínez-García, S., Lønborg, C., & Álvarez-Salgado, X. A. (2009). Growth rates of different phylogenetic bacterioplankton groups in a coastal upwelling system. *Environmental Microbiology Reports*, 1 (6), 545-554.

Teira, E., Martínez-García, S., Calvo-Díaz, A., & Morán, X. A. G. (2010). Effects of inorganic and organic nutrient inputs on bacterioplankton community composition along a latitudinal transect in the Atlantic Ocean. *Aquatic Microbial Ecology*, 60(3), 299-313.

Teira, E., Martínez-García, S., Carreira, C., & Morán, X. A. G. (2011). Changes in bacterioplankton and phytoplankton community composition in response to nutrient additions in coastal waters off the NW Iberian Peninsula. *Marine Ecology Progress Series*, 426, 87-104.

Teeling, H., Fuchs, B. M., Becher, D., Klockow, C., Gardebrecht, A., Bennke, C. M., & Weber, M. (2012). Substrate-controlled succession of marine bacterioplankton populations induced by a phytoplankton bloom. *Science*, 336 (6081), 608-611.

Testa, J. M., Kemp, W. M., Boynton, W. R., & Hagy, J. D. (2008). Long-term changes in water quality and productivity in the Patuxent River estuary: 1985 to 2003. *Estuaries and Coasts*, 31(6), 1021-1037.

Therkildsen, M. S., & King, G. M. (1996). Urea production and turnover following the addition of AMP, CMP, RNA and a protein mixture to a marine sediment. *Aquatic Microbial Ecology*, 10(2), 173-179.

Therriault, J. C., Painchaud, J., & Levasseur, M. (1985). Factors controlling the occurrence of *Protogonyaulax tamarensis* and shellfish toxicity in the St. Lawrence Estuary: freshwater runoff and the stability of the water column. *Toxic dinoflagellates*. Elsevier, New York, 141-146.

Therriault, J. C., & Levasseur, M. (1986). Freshwater runoff control of the spatio-temporal distribution of phytoplankton in the lower St. Lawrence Estuary (Canada). In *The Role of Freshwater Outflow in Coastal Marine Ecosystems* (pp. 251-260). Springer, Berlin, Heidelberg.

Therriault, J. C., Legendre, L., & Demers, S. (1990). Oceanography and ecology of phytoplankton in the St. Lawrence Estuary. In *Oceanography of a Large-Scale Estuarine System* (pp. 269-295). Springer, New York, NY.

Thibault, B., Larouche, P., & Dubois, J. M. (2002). Variabilité des phénomènes hydrodynamiques de l'estuaire supérieur du Saint-Laurent à l'aide des données thermiques TM de Landsat-5. *International Journal of Remote Sensing*, 23(3), 511-524.

Thibodeau, B., de Vernal, A., & Mucci, A. (2006). Recent eutrophication and consequent hypoxia in the bottom waters of the Lower St. Lawrence Estuary: Micropaleontological and geochemical evidence. *Marine Geology*, 231 (1-4), 37-50.

Thingstad, T. F., Skjoldal, E. F., & Bohne, R. A. (1993). Phosphorus cycling and algal-bacterial competition in Sandsfjord, western Norway.

Thyssen, M., Ferreyra, G., Moreau, S., Schloss, I., Denis, M., and Demers, S. (2011). "The combined effect of ultraviolet B radiation and temperature increase on phytoplankton dynamics and cell cycle using pulse shape recording flow cytometry." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 406(1), 95-107.

Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., & Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292 (5515), 281-284.

Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., & Befort, B. L. (2011). Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(50), 20260-20264.

Traving, S. J., Rowe, O., Jakobsen, N. M., Sørensen, H., Dinasquet, J., Stedmon, C. A., & Riemann, L. (2017). The effect of increased loads of dissolved organic matter on estuarine microbial community composition and function. *Frontiers in Microbiology*, *8*, 351.

Tremblay, J. É., Legendre, L., Klein, B., & Therriault, J. C. (2000). Size-differential uptake of nitrogen and carbon in a marginal sea (Gulf of St. Lawrence, Canada): significance of diel periodicity and urea uptake. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *47*(3-4), 489-518.

Troussellier, M., Courties, C., Lebaron, P., and Servais, P. (1999). "Flow cytometric discrimination of bacterial populations in seawater based on SYTO 13 staining of nucleic acids." *FEMS Microbiology Ecology*, *29*(4), 319–330.

Tsuboi, S., Amemiya, T., Seto, K., Itoh, K., & Rajendran, N. (2013). The ecological roles of bacterial populations in the surface sediments of coastal lagoon environments in Japan as revealed by quantification and qualification of 16S rDNA. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, *29*(5), 759-774.

Vallino, J. J., Hopkinson, C. S., & Hobbie, J. E. (1996). Modeling bacterial utilization of dissolved organic matter: optimization replaces Monod growth kinetics. *Limnology and Oceanography*, *41*(8), 1591-1609.

Vallino, J. J. (2000). Improving marine ecosystem models: use of data assimilation and mesocosm experiments. *Journal of Marine Research*, *58*(1), 117-164.

Van Dolah, F. M. (2000). Marine algal toxins : origins, health effects, and their increased occurrence. *Environmental Health Perspectives*, *108* (suppl 1), 133-141.

- Van Meter, K. J., Basu, N. B., Veenstra, J. J., & Burras, C. L. (2016). The nitrogen legacy: emerging evidence of nitrogen accumulation in anthropogenic landscapes. *Environmental Research Letters*, *11*(3), 035014.
- Vince, S., & Valiela, I. (1973). The effects of ammonium and phosphate enrichments on chlorophyll a, pigment ratio and species composition of phytoplankton of Vineyard Sound. *Marine Biology*, *19* (1), 69-73.
- Vincent, W. F., J. J. Dodson, N. Bertrand et J. J. Frenette. 1996. "Photosynthetic and bacterial production gradients in a larval fish nursery: the St. Lawrence river transition zone". *Marine Ecology Progress Series* 139: 227–238.
- Verity, P. G., & Smetacek, V. (1996). Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, *130*, 277-293.
- Vitousek, P. M., & Howarth, R. W. (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur?. *Biogeochemistry*, *13*(2), 87-115.
- Vincent, W. F., & Dodson, J. J. (1999). The St. Lawrence River, Canada-USA: the need for an ecosystem-level understanding of large rivers. *Japanese Journal of Limnology (Rikusuigaku Zasshi)*, *60*(1), 29-50.
- Vitousek, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., & Tilman, D. G. (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications*, *7*(3), 737-750.
- Walsh, P. J., Heitz, M. J., Campbell, C. E., Cooper, G. J., Medina, M., Wang, Y. S., & Smith, C. P. (2000). Molecular characterization of a urea transporter in the gill of the gulf toadfish (*Opsanus beta*). *Journal of Experimental Biology*, *203*(15), 2357-2364.
- Waters, C. C. (2000). Understanding and Reducing the Effects of Nutrient Pollution. *Committee on the Causes and Management of Coastal Eutrophication, Oceans Studies Board and Water Science and Technology Board, Commission on Geosciences, Environment, and Resources, National Research Council*, 10.

Watnick, P., & Kolter, R. (2000). Biofilm, city of microbes. *Journal of Bacteriology*, 182(10), 2675-2679.

Wassmann, P., & Reigstad, M. (2011). Future Arctic Ocean seasonal ice zones and implications for pelagic-benthic coupling. *Oceanography*, 24(3), 220-231.

Wawrik, B., Callaghan, A. V., & Bronk, D. A. (2009). Use of inorganic and organic nitrogen by *Synechococcus* spp. and diatoms on the West Florida Shelf as measured using stable isotope probing. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(21), 6662-6670.

Waycott, M., Duarte, C. M., Carruthers, T. J., Orth, R. J., Dennison, W. C., Olyarnik, S., & Kendrick, G. A. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(30), 12377-12381.

Weil, J.-H. (1997). *Biochimie générale*. Masson, 603 p.

Weinbauer, M. G., & Peduzzi, P. (1995). Effect of virus-rich high molecular weight concentrates of seawater on the dynamics of dissolved amino acids and carbohydrates. *Marine Ecology Progress Series*, 127, 245-253.

Weinbauer, M. G., Fuks, D., Puskaric, S., & Peduzzi, P. (1995). Diel, seasonal, and depth-related variability of viruses and dissolved DNA in the Northern Adriatic Sea. *Microbial Ecology*, 30(1), 25-41.

Weinbauer, M. G. (2004). Ecology of prokaryotic viruses. *FEMS Microbiology Reviews*, 28(2), 127-181.

Weinbauer, M. G., Mari, X., & Gattuso, J. P. (2011). Effect of ocean acidification on the diversity and activity of heterotrophic marine microorganisms. *Ocean acidification*. Oxford University Press, Oxford, 83-98.

Wheeler, P. A., & Kirchman, D. L. (1986). Utilization of inorganic and organic nitrogen by bacteria in marine systems 1. *Limnology and Oceanography*, 31(5), 998-1009.

White, P. A., Kalff, J., Rasmussen, J. B., & Gasol, J. M. (1991). The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats. *Microbial Ecology*, *21*(1), 99-118.

Whitall, D., Bricker, S., Ferreira, J., Nobre, A. M., Simas, T., & Silva, M. (2007). Assessment of eutrophication in estuaries: pressure–state–response and nitrogen source apportionment. *Environmental Management*, *40* (4), 678-690.

White, L. (1997). *Évaluation du milieu marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent*. Pêches et océans Canada, Programme d'étude des produits chimiques toxiques.

White, L. & F. Johns. (1997). *Évaluation du milieu marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent*. Pêches et Océans Canada. Dartmouth, Nouvelle Écosse, Mont-Joli, Québec.

Wiegner, T. N., Seitzinger, S. P., Glibert, P. M., & Bronk, D. A. (2006). Bioavailability of dissolved organic nitrogen and carbon from nine rivers in the eastern United States. *Aquatic Microbial Ecology*, *43*(3), 277-287.

Winter, C., Herndl, G. J., & Weinbauer, M. G. (2004). Diel cycles in viral infection of bacterioplankton in the North Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, *35*(3), 207-216.

Wood, C. M., Gilmour, K. M., Perry, S. F., Part, P., & Walsh, P. J. (1998). Pulsatile urea excretion in gulf toadfish (*Opsanus beta*): evidence for activation of a specific facilitated diffusion transport system. *Journal of Experimental Biology*, *201*(6), 805-817.

Worm, J., & Søndergaard, M. (1998). Dynamics of heterotrophic bacteria attached to *Microcystis* spp.(Cyanobacteria). *Aquatic Microbial Ecology*, *14*(1), 19-28.

Worm, J., Gustavson, K., Garde, K., Borch, N. H., & Søndergaard, M. (2001). Functional similarity of attached and free-living bacteria during freshwater phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology*, *25*(2), 103-111.

Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., ... & Sala, E. (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, *314* (5800), 787-790.

Wright, P., Felskie, A. N. D. R. E. W., & Anderson, P. (1995). Induction of ornithine-urea cycle enzymes and nitrogen metabolism and excretion in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) during early life stages. *Journal of Experimental Biology*, *198*(1), 127-135.

Xu, Z. H., Guo, Z. R., Xu, X., Huang, D. J., Sun, X. X., Jiang, L. M., & Yang, J. F. (2014). The impact of nutrient enrichment on the phytoplankton and bacterioplankton community during a mesocosm experiment in Nan'ao of Daya Bay. *Marine Biology Research*, *10*(4), 374-382.

Yoch, D. C. (2002). Dimethylsulfoniopropionate: its sources, role in the marine food web, and biological degradation to dimethylsulfide. *Applied and Environmental Microbiology*, *68*(12), 5804-5815.

Zak, J. C., Willig, M. R., Moorhead, D. L., & Wildman, H. G. (1994). Functional diversity of microbial communities: a quantitative approach. *Soil Biology and Biochemistry*, *26*(9), 1101-1108.

Zehr, J. P., & Ward, B. B. (2002). Nitrogen cycling in the ocean: new perspectives on processes and paradigms. *Applied and Environmental Microbiology*, *68*(3), 1015-1024.

Zhang, Y., Jiao, N., Cottrell, M. T., & Kirchman, D. L. (2006). Contribution of major bacterial groups to bacterial biomass production along a salinity gradient in the South China Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, *43*(3), 233-241.

Zhang, W., Swaney, D. P., Hong, B., Howarth, R. W., & Li, X. (2017). Influence of rapid rural-urban population migration on riverine nitrogen pollution: perspective from ammonia-nitrogen. *Environmental Science and Pollution Research*, *24*(35), 27201-27214.

Zhang, W., Swaney, D. P., Hong, B., & Howarth, R. W. (2017). Anthropogenic Phosphorus Inputs to a River Basin and Their Impacts on Phosphorus Fluxes Along Its Upstream-

Downstream Continuum. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 122(12), 3273-3287.

Zwart, G., Crump, B. C., Kamst-van Agterveld, M. P., Hagen, F., & Han, S. K. (2002). Typical freshwater bacteria: an analysis of available 16S rRNA gene sequences from plankton of lakes and rivers. *Aquatic Microbial Ecology*, 28(2), 141-155.

Zweifel, U. L., Norrman, B., & Hagstrom, A. (1993). Consumption of dissolved organic carbon by marine bacteria and demand for inorganic nutrients. *Marine Ecology Progress Series*, 101, 23-23.