







Université du Québec  
à Rimouski

# **Variabilité spatiale des communautés de mésozooplancton de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent en hiver**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie  
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences (M. Sc.)

PAR

© CHRISTOPHE ANDERSON

**Juin 2022**



**Composition du jury :**

**Christian Nozais, président du jury, Université du Québec à Rimouski**

**Céline Audet, directrice de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Dominique Robert, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Gesche Winkler, codirectrice de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Frédéric Maps, examinateur externe, Université Laval**

Dépôt initial le 20 décembre 2021

Dépôt final le 6 juin 2022



UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

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





## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué à cet ouvrage, de près ou de loin, et qui m'ont aidé lors de la rédaction de ce mémoire.

Je voudrais dans un premier temps remercier mon équipe de direction, Céline Audet, Dominique Robert et Gesche Winkler. Votre professionnalisme et vos conseils ont permis d'alimenter ma réflexion tout au long de ce projet. Vous êtes l'inspiration de nombreux élèves et je reconnais la chance que j'ai d'avoir pu collaborer avec vous, je n'aurais pu tomber sur de meilleurs mentors. Outre votre professionnalisme, c'est votre humanisme qui m'a permis de terminer ce mémoire. Merci Céline, pour ton accompagnement, ta compassion et ton esprit rationnel qui a permis de faire progresser ce projet d'un bout à l'autre. Merci Dominique, pour ton expertise, ton tact et ta confiance. Merci Gesche pour ton amour des crustacés et d'avoir accepté de venir à bord de l'équipe pour partager ton expertise en zooplancton ! Ce mémoire n'aurait pu voir le jour sans votre dévouement tout au long du projet. Vous m'avez tous partagés vos connaissances et expériences dans ce milieu à votre façon, tout en m'accordant confiance et une large indépendance dans l'exécution de ce projet valorisant.

Je remercie tous ceux ayant contribué à mes campagnes d'échantillonnages, de l'équipage du Amundsen aux nombreux chercheurs ayant fourni leur aide et conseils. Mention spéciale à ceux ayant activement capturé du zooplancton avec moi ; Catherine, David, Gesche, Jory. De ce fait, merci à la Garde Côtière Canadienne, Amundsen Science et au Réseau Québec Maritime de m'avoir fait une place sur le navire et permis de vivre les tempêtes glacées du Saint-Laurent en hiver.

Lucienne Bouchard, je n'aurais pu passer autant d'heures devant un microscope si ce n'était de toi. Merci de m'avoir accompagné au laboratoire et partagé tes connaissances !

Je remercie également toute l'équipe pédagogique de l'Institut des sciences de la mer et les intervenants professionnels responsables de ma formation, pour avoir assuré la partie théorique de celle-ci.

Merci à mes directeurs d'avoir lu et relu ce mémoire et merci spécialement à Christian Nozais et Frédéric Maps pour leur contribution à ce mémoire en tant que président et membre externe du jury.

Sur une note personnelle, merci à tous ceux qui ont croisé mon chemin pendant ces années de maîtrise. Membres du NEMO, de ma cohorte, des différents laboratoires de recherche duquel je suis membre et qui ont agrémenté mon parcours et permis de continuer, j'espère que vous saurez vous reconnaître ici. Tous ceux qui ont pris de leur temps pour partager un verre, un café ou simplement une conversation de couloir, je vous remercie profondément. Nicholas, Santiago, Louis, Élie-Merlin, Alex, Jade, Alana, Marie-Pier, Catherine, Valérie, Jérôme, Gauthier, Anthony, merci.

Mes parents, mon frère, Marie pour leur soutien constant et leurs encouragements.

Finalement, ce projet n'aurait pu être réalisé sans le support et/ou le financement des organismes suivants : l'Institut des sciences de la mer de Rimouski, Ressources aquatiques Québec et Réseau Québec Maritime.

## RÉSUMÉ

Le zooplancton est un élément clé des écosystèmes marins, nourrissant directement ou indirectement la plupart des consommateurs de second ordre, tels que les poissons, les oiseaux et les mammifères marins. Cependant, dans les régions nordiques, l'échantillonnage est limité pour des raisons logistiques. L'échantillonnage se limite alors généralement aux mois libres du couvert de glace qui caractérisent la période hivernale. L'objectif de cette étude était de décrire la variabilité spatiale du zooplancton et de comparer celle-ci aux conditions environnementales dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL) en hiver. Cette étude offre ainsi une perspective nouvelle sur la diversité estuarienne sous le couvert de glace sur un transect allant de Québec (eau douce) jusqu'au détroit de Cabot (eau salée). Il était attendu que la diversité varie de façon longitudinale en fonction du gradient de salinité. De plus, l'abondance du zooplancton devait être inférieure en hiver comparativement aux autres saisons considérant la plus faible productivité du milieu engendrée par la diminution de la photopériode et la présence d'un couvert de glace, résultant en une réduction de la production primaire. À cet effet, deux missions d'échantillonnage à bord d'un brise-glace de la garde côtière canadienne ont eu lieu en 2018 et 2019 au mois de février, permettant la récolte de 26 échantillons sur 16 stations de l'EGSL. Nos résultats ont montré un changement dans la composition de la communauté qui s'expliquait principalement par la salinité (88,7 % de variation des communautés) à travers l'EGSL. La diversité du zooplancton a augmenté de l'estuaire fluvial, caractérisé par la dominance d'un petit nombre de taxons, jusqu'aux eaux salées du Golfe, où les échantillons étaient composés de 20 taxons et plus. La plupart des changements d'abondance et de composition se sont produits dans l'estuaire fluvial et supérieur, parallèlement au fort gradient de salinité caractérisant cette section du système. Les abondances ont également varié annuellement le long de l'ensemble du transect du Saint-Laurent, avec des abondances totales plus élevées dans tous les secteurs en 2019 par rapport à 2018. Globalement, ces renseignements permettent d'obtenir un premier aperçu des communautés hivernales de zooplancton, qui jouent un rôle crucial pour tous les niveaux trophiques. Le développement des connaissances sur le cycle de vie des espèces de plancton est crucial afin d'obtenir une compréhension plus raffinée du système du Saint-Laurent.

*Mots clés : zooplancton, écologie des communautés, estuaire, glace, hiver, phénologie*



## ABSTRACT

Zooplankton is a key driver in marine ecosystems, feeding directly or indirectly most second order consumers, such as fish, birds and marine mammals. However, in higher latitudes, sampling and field operations are limited during the annual cycle as rigid ice sheets can cover the seascapes, sometimes for many months. For the vast estuary and gulf of St. Lawrence (EGSL), this implies almost no sampling of zooplankton between November and April, limiting our understanding of annual cycles in copepods, community variations and responses to great change in environmental conditions during the ice-covered season, as compared to spring, summer and autumn. Our goal was to describe the spatial variability of zooplankton communities and how they relate to environmental conditions on the large scale of the EGSL, offering a rare synoptic coverage of the system from Quebec City (freshwater) to the Cabot Strait region (marine). The diversity was expected to vary longitudinally as a function of the salinity gradient. In addition, the abundance of zooplankton was expected to be lower in winter compared to other seasons considering the decrease in photoperiod and presence of ice cover, resulting in a reduction of primary production. To test these hypotheses, two surveys were carried out aboard a Canadian Coast Guard icebreaker in February of 2018 and 2019, allowing the collection of 26 samples from 16 sampling sites in the EGSL. Our results showed a clear shift in community composition that was mostly explained by salinity (88.7% of community variations) across the system. Diversity in zooplankton increased from the fluvial estuary, characterized by the dominance of a low number of taxa, to the marine waters of the Gulf where samples were composed of up to 20 taxa. Most of the change in abundance and composition occurred within the fluvial and upper estuary, parallel to the strong salinity gradient characterizing that portion of the system. Annual variations in winter zooplankton communities were observed in the lower estuary and gulf between 2018 and 2019. Abundances also varied annually along the whole St. Lawrence transect, with higher total abundances observed in all sectors in 2019 compared to 2018. Results from the present study provide a first glimpse of EGSL winter zooplankton communities, which play a critical role on many trophic levels. The development of knowledge on the life cycle of plankton species is crucial to obtain a more refined understanding of the St. Lawrence system.

*Keywords: zooplankton, community ecology, estuary, ice, winter, phenology*



## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX.....	xv
LISTE DES FIGURES.....	xvii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xix
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 DIVERSITÉ ESTUARIENNE.....	1
1.2 RÔLES DU ZOOPLANCTON.....	4
1.3 CYCLICITÉ ANNUELLE EN HAUTE LATITUDE.....	5
1.4 SYSTÈME HYDROGRAPHIQUE DU ST. LAURENT.....	7
1.5 CONTEXTE, OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES.....	10
CHAPITRE 1 UN NOUVEAU REGARD SOUS LES PAYSAGES DE GLACE: VARIABILITÉ SPATIALE DES COMMUNAUTÉS ZOOPLANCTONIQUES DE L'ESTUAIRE ET DU GOLFE DU SAINT-LAURENT EN HIVER.....	11
1.1 INTRODUCTION.....	14
1.2 METHODS.....	17
1.2.1 Study Area.....	17
1.2.2 Field Sampling.....	18
1.2.3 Laboratory analysis.....	19
1.2.4 Data analysis.....	19

1.3	RESULTS.....	21
1.3.1	Habitat characteristics .....	21
1.3.2	Richness, diversity and evenness of zooplankton assemblages .....	24
1.3.3	Abundance and composition .....	25
1.3.4	Spatial patterns along the St. Lawrence .....	26
1.4	DISCUSSION.....	32
1.4.1	Gradient patterns and relation to environmental conditions .....	32
1.4.2	Composition and abundance in winter .....	35
1.4.3	Key species in the LEGSL .....	37
	CONCLUSION GÉNÉRALE .....	41
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	48



## **LISTE DES TABLEAUX**

<b>Table 1.</b> Similarity within each zooplankton group and main species contributions up to 50% among groups in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February 2018 and 2019 .....	29
<b>Table 2.</b> Pairwise dissimilarity (%) between zooplankton groups in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February 2018 and 2019.. .....	300



## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 1.</b> Diversité estuarienne par rapport à la salinité (adapté de Remane (1934)).....	26
<b>Figure 2.</b> Cartographie des régions du système du Saint-Laurent modifié du Plan d'action Saint-Laurent (2020).....	8
<b>Figure 3.</b> Stratification et circulation des eaux du Saint-Laurent (modifiée de Levasseur (Levasseur, 1996)).....	9
<b>Figure 4.</b> Map of the 16 sampling sites along the transect from Quebec City to Cabot Strait in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February of 2018 and 2019. ....	18
<b>Figure 5.</b> Vertical structure of environmental conditions in the water column along the transect of sample sites in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February of 2018 and 2019.....	222
<b>Figure 6.</b> Means of main environmental variables (averaged over top 50 m) at each sampling site in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February of 2018 and 2019.....	233
<b>Figure 7.</b> Main diversity measures of zooplankton at each station sampled along the transect in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February of 2018 and 2019.....	244
<b>Figure 8.</b> Zooplankton abundance (A, B) and composition (relative abundance) (C, D) of 16 most important taxa among samples along the transect from the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February of 2018 and 2019 .....	266
<b>Figure 9.</b> (A) Hierarchical cluster presenting zooplankton sampling site groupings, revealed by similarity analysis (SIMPROF test, 999 permutations; $\alpha = 0.02$ ). (B) Map projection of groups based on similarity along the transect in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. ....	277
<b>Figure 10.</b> Ordination of zooplankton groups based on zooplankton abundance matrix (nMDS) superposed with main species drivers (Pearson correlation $\geq 0.6$ ) from sampling in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February of 2018 and 2019. ....	28



## **LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES**

<b>FSLE</b>	Fluvial St. Lawrence Estuary (estuaire fluvial du Saint-Laurent)
<b>LSLE</b>	Lower St. Lawrence Estuary (estuaire maritime du Saint-Laurent)
<b>LEGSL</b>	Lower Estuary and Gulf of St. Lawrence (estuaire maritime et golfe du Saint-Laurent)
<b>USLE</b>	Upper St. Lawrence estuary (estuaire supérieur du Saint-Laurent)
<b>GSL</b>	Gulf of St. Lawrence (golfe du Saint-Laurent)
<b>EGSL</b>	Estuary and Gulf of St. Lawrence (estuaire et golfe du Saint-Laurent)



## **INTRODUCTION GÉNÉRALE**

### **1.1 DIVERSITÉ ESTUARIEENNE**

Les écologistes terrestres soulignent depuis longtemps l'importance de la biodiversité comme indicateur de la santé et du bon fonctionnement des écosystèmes. La conservation de points chauds de biodiversité (sites ou régions qui présentent un grand nombre d'espèces) dans les écosystèmes terrestres est reconnue comme un outil efficace de protection, visant ainsi plusieurs espèces simultanément (Worm et al., 2006; van der Plas, 2019). Toutefois, le peu d'attention accordé aux écosystèmes océaniques par rapport aux milieux terrestres, ces derniers étant souvent plus accessibles que leurs homologues marins, a engendré des lacunes dans les connaissances sur la biodiversité marine. Ainsi, le lien entre la biodiversité et son incidence sur le fonctionnement des écosystèmes marins demeure moins bien compris (Beaugrand et al., 2002; Worm et al., 2006; Tilman et al., 2014). Ceci empêche le développement d'une réglementation adaptée aux réalités de l'écosystème, notamment en conservation, mais également dans le domaine de l'exploitation des ressources. La nécessité de documenter davantage la diversité des espèces aquatiques devient urgente compte tenu des préoccupations liées au réchauffement climatique, à la dégradation des habitats et aux menaces anthropiques qui se révèlent de plus en plus complexes (Archambault et al., 2010; Peck, 2018).

La difficulté de documenter les zones océaniques est encore plus marquée en hiver dans les hautes latitudes puisque le couvert de glace devient un obstacle majeur à l'échantillonnage et à l'acquisition de connaissances. Les variations saisonnières des conditions environnementales sont toutefois susceptibles d'avoir un impact marqué sur les espèces aquatiques. Ceci est particulièrement vrai dans les écosystèmes dynamiques, tels les estuaires, pour lesquels la diversité de conditions environnementales est déjà importante.

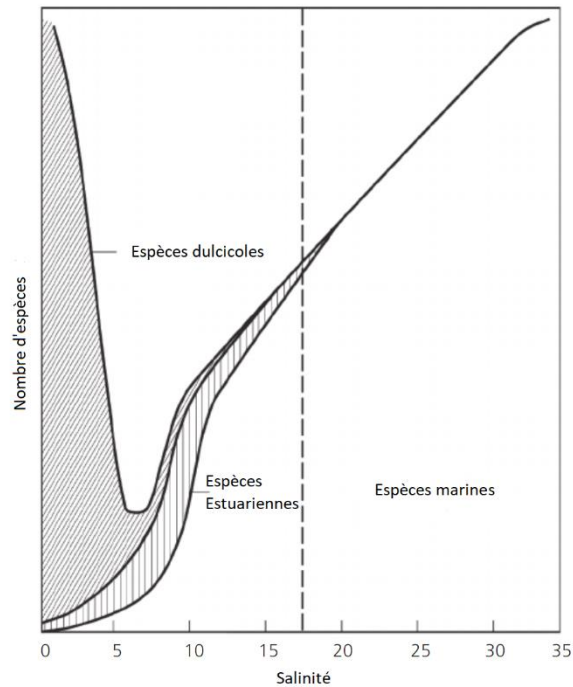
Cette diversité de conditions à l'échelle spatiale et temporelle peut alors influencer de façon importante les communautés présentes (Cognetti & Maltagliati, 2000).

Les estuaires sont caractérisés par des zones de mélanges entre eau douce et eau salée, influencées par les courants et les marées, ce qui en fait généralement des milieux dynamiques avec des caractéristiques très variables (El-Sabh et Silverberg, 1990). Ils servent de zone de transition entre les milieux marins et dulcicoles et peuvent comprendre des habitats complexes et multiples. Toutefois, l'emphase en recherche a souvent été placée sur les milieux entourant les estuaires, mais rarement sur ceux-ci (McLusky & Elliott, 2007; Elliott & Whitfield, 2011). Toutefois, selon leur taille et leur situation géographique, ils peuvent représenter des milieux de haute valeur écosystémique, avec des fonctions écologiques importantes (Worm et al., 2006; Barbier et al., 2011).

La dégradation des milieux côtiers et estuariens affecte au moins trois services écosystémiques majeurs : la quantité d'habitats de reproduction et de croissance tels les récifs et les herbiers aquatiques (-69%), les services de filtration et détoxification fournis par les milieux humides, les organismes suspensivores et la végétation submergée (-63%), ainsi que le nombre de pêcheries viables (-33%) sont tous affectés (Worm et al., 2006). Les bénéfices économiques de ces milieux sont également importants, ils servent notamment de voie de transport et sont fortement utilisés par les humains. De ce fait, la plupart des estuaires subissent une détérioration majeure au niveau mondial (Barbier et al., 2011).

La diversité dans les estuaires peut notamment être décrite par la théorie de Remane (1934), basée sur la diversité de macro-zoobenthos dans la mer Baltique (Fig. 1). Selon cette théorie, les variations de salinité influencent directement la diversité estuarienne et la distribution des espèces. La théorie de Remane décrit ainsi l'observation d'un minimum de diversité (*Artenminimum*) dans la zone de salinité entre 5 et 8 PSU (Remane, 1934). Ce minimum s'expliquerait par la présence d'un milieu extrême, où les variations de salinité sont quotidiennes et les espèces nécessitent ainsi une capacité adaptative particulière pour y survivre. Cette théorie est couramment utilisée pour comparer la diversité estuarienne, en considérant que la plupart des estuaires possèdent des conditions similaires.





**Figure 1.** Diversité estuarienne par rapport à la salinité (adapté de Remane (1934))

Plusieurs auteurs ont remis en question les fondements de cette théorie (Attrill, 2002; Elliott & Whitfield, 2011; Telesh et al., 2011; Whitfield et al., 2012). Toutefois, les concepts s’y rattachant fournissent un cadre d’étude théorique utile permettant de positionner et de comparer la diversité en fonction des conditions de salinité présentes dans les estuaires. Dans les dernières décennies, l’étude des estuaires et de leur diversité a mis en lumière la présence de nombreux cas contraires et mis de l’avant une panoplie de facteurs qui influencent également la diversité dans les estuaires (Attrill, 2002). Le temps de marée et la saison de l’échantillonnage peuvent avoir un impact majeur sur la diversité, et doivent être pris en compte. Aussi, la taille et la situation géographique de l’estuaire en question font en sorte qu’il est impossible d’appliquer directement cette théorie à tout estuaire, et tout groupe d’espèces (Whitfield et al., 2012). Il devient ainsi nécessaire de caractériser chaque estuaire afin de comprendre la diversité spatiale qui lui est propre.

## 1.2 RÔLES DU ZOOPLANCTON

Une grande quantité d'énergie passe à travers les organismes pélagiques (Steele et al., 2007). Le zooplancton et le necton pélagique servent de lien entre la production et les consommateurs qui peuvent avoir une importance commerciale et écologique. Les communautés de zooplancton jouent un rôle crucial dans les réseaux trophiques marins en transférant la majeure partie de l'énergie produite par les microalgues vers les prédateurs supérieurs, tels les poissons, oiseaux et mammifères marins (Turner, 2004; Frederiksen et al., 2006; Morissette et al., 2006; Overholtz & Link, 2007; Tyrrell et al., 2008; Sorochan et al., 2019).

Dans les écosystèmes nordiques, le méso-zooplancton, organismes de 0.2-20 mm, domine la communauté de zooplancton. Il est composé de plusieurs groupes et espèces avec des histoires de vie adaptées aux hautes latitudes (Sainmont et al., 2014) qui diffèrent selon leurs caractéristiques physiologiques (Varpe et al., 2009). Par exemple, le genre *Calanus*, dominant au sein des écosystèmes marins nordiques, accumule du capital énergétique en période de forte productivité primaire pour survivre à l'hiver en état de diapause (Durbin et al., 2003; Niehoff et al., 2014), mais plusieurs espèces de ce genre le font aussi pour des fins de reproduction (« *capital breeding* », Ohman et Runge, 1994). Toutefois plusieurs espèces de petite taille ne peuvent accumuler de réserves suffisantes et certaines ont un cycle de vie sans diapause. Elles dépendent de la productivité primaire momentanée du milieu pour stimuler la reproduction (« *income breeding* ») (Sainmont et al., 2014). Les différentes histoires de vie peuvent donc avoir un impact sur la présence des stades de développement des copépodes, mais leur abondance demeure largement inconnue pour la période hivernale dans le système du Saint-Laurent. Ces informations pourraient fournir un indice sur le recrutement et ultimement sur la dynamique de population de ces espèces.

### 1.3 CYCLICITÉ ANNUELLE EN HAUTE LATITUDE

Le zooplancton, par définition, est soumis aux aléas des conditions qui l'entourent. Les individus sont constamment soumis à de l'advection horizontale (Runge & Simard, 1990; Descroix et al., 2005a; Maps et al., 2011) et ont une capacité de déplacement très limitée, qui s'exprime surtout par leur déplacement vertical dans la colonne d'eau (migration nyctémérale). Les caractéristiques environnementales sont alors déterminantes dans sa distribution et son abondance. Dans les milieux nordiques, la saisonnalité importante peut causer des changements majeurs dans les conditions hydrographiques. Les variations de température peuvent être marquées, induites par des changements majeurs dans la durée de l'ensoleillement. Ceci cause notamment la formation de glace, qui peut diminuer encore davantage la quantité de lumière atteignant le milieu aquatique, et imposant ainsi des limitations importantes à la productivité primaire du milieu. Cette diminution de la productivité primaire se répercute ensuite tout le long du réseau trophique. Ainsi, le zooplancton est susceptible de subir une diminution d'une portion majeure de sa nourriture disponible en hiver dans les écosystèmes tempérés et nordiques.

Dans ces régions, la dynamique de l'écosystème pélagique est fortement liée à la croissance du phytoplancton. Celle-ci est caractérisée par des floraisons printanières et parfois automnales, qui surviennent lorsque les conditions de la colonne d'eau permettent un apport simultané de lumière et de nutriments (Tian et al., 2000; Behrenfeld, 2010; Chiswell, 2011). Les floraisons sont responsables de la formation d'une quantité importante de matière organique particulaire (MOP), assimilable par le réseau trophique pélagique. En conséquence, les espèces qui dépendent directement ou indirectement du phytoplancton ont un cycle de vie axé sur le cycle de production de ce dernier (Edwards & Richardson, 2004). Toutefois, dans les régions couvertes de glace, la phénologie peut fortement différer selon la latitude (Conover & Huntley, 1991). Dans ces écosystèmes, on observe généralement des périodes de pointe de flux verticaux de MOP proches des floraisons phytoplanctoniques, car celles-ci occasionnent une forte production et transformation de MOP. Les flux sont généralement plus faibles le reste de l'année, notamment l'hiver et la croissance

phytoplanctonique est ralentie. En régions tempérées et de hautes latitudes, les flux verticaux varient temporellement au rythme des saisons (Romero et al., 2000; Ru Cheng Tian et al., 2001; Lalande et al., 2016).

Dans l'Arctique, l'étendue du recouvrement de glace dans les régions côtières est déterminante dans le rôle du zooplancton dans le cycle du carbone (Møller et al., 2006). Une longue période de couverture de glace, c'est-à-dire une courte période d'eau libre, semble entraîner une dominance du genre *Calanus* (Rysgaard et al., 1999). Ce genre est intimement lié à la biomasse du phytoplancton tout au long de la période de production (Rysgaard et al., 1999). D'autre part, dans la baie de Disko dans l'ouest du Groenland (Schultz et al., 2020), où la période d'eau libre est plus longue, les plus petites espèces de zooplancton dominent la production secondaire à la fin de l'été. Ceci est possible car les *Calanus* quittent les eaux de surface dès le milieu de l'été pour commencer leur diapause hivernale. Une fois que *Calanus* a quitté les eaux de surface, les espèces plus petites et les stades juvéniles des copépodes dominent cette portion de la biomasse. Cependant, la biomasse totale des copépodes est faible durant cette période (Møller et al., 2006).

Ceci illustre que la saisonnalité se reflète chez le zooplancton en haute latitude, mais chaque système comporte des particularités qui influencent la distribution et l'abondance des espèces planctoniques. Dans le système du Saint-Laurent, l'effet de la saisonnalité se fait ressentir différemment qu'en Arctique, où le couvert de glace est annuel à certains endroits, et la productivité primaire dépend notamment des algues de glaces (Leu et al., 2011). Dans le Saint-Laurent, le couvert de glace est présent de janvier à avril (Bourgault & Koutitonsky, 1999; Blais et al., 2018; Galbraith et al., 2019; 2020), avec une variation importante entre l'estuaire et le Golfe qui dépend notamment des températures atmosphériques à l'automne et l'hiver. Des variations annuelles sont aussi présentes et dépendent de la décharge en eau douce et des variations annuelles de température. D'ailleurs, considérant sa dépendance aux conditions environnementales, le zooplancton peut servir d'indicateur pertinent pour suivre et analyser les effets du changement climatique sur les écosystèmes marins (Hays et al., 2005).

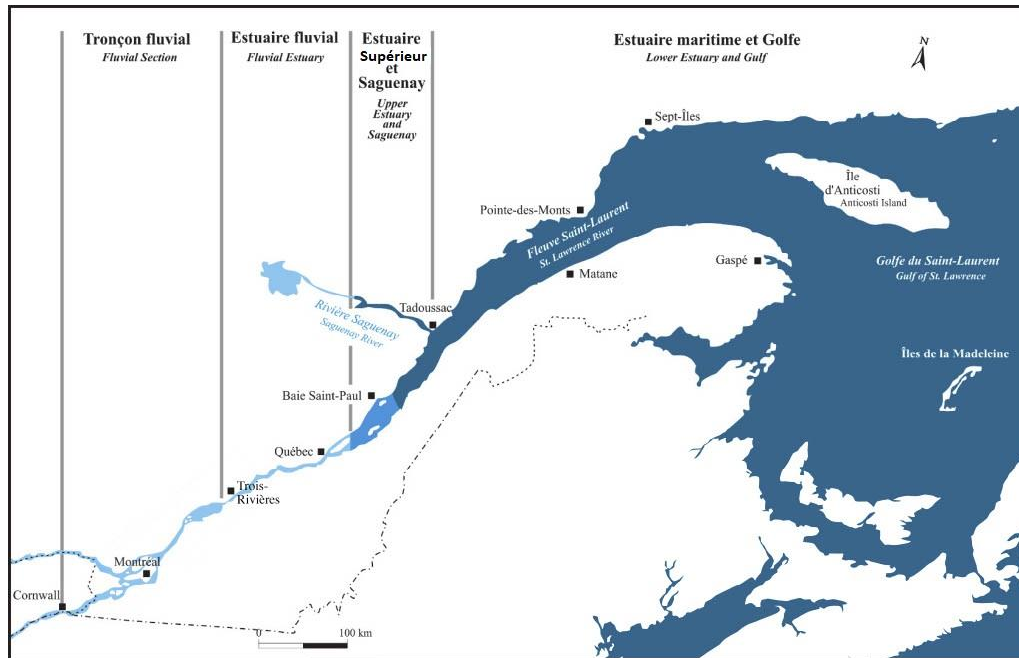
#### 1.4 SYSTÈME HYDROGRAPHIQUE DU SAINT-LAURENT

L'estuaire du Saint-Laurent draine un bassin de 1 320 000 km<sup>2</sup>, représentant l'un des plus grands bassins versants en Amérique du Nord (El-Sabh & Silverberg, 1990). Des Grands Lacs, l'eau douce est acheminée vers le fleuve, puis l'estuaire pour une décharge de 11 900 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> au niveau de la ville de Québec (El-Sabh & Silverberg, 1990). Ceci correspond à la deuxième plus grande décharge d'eau douce en Amérique du nord après le Mississippi et représente plus de 1% de toute l'eau douce disponible sur la planète (El-Sabh & Silverberg, 1990).

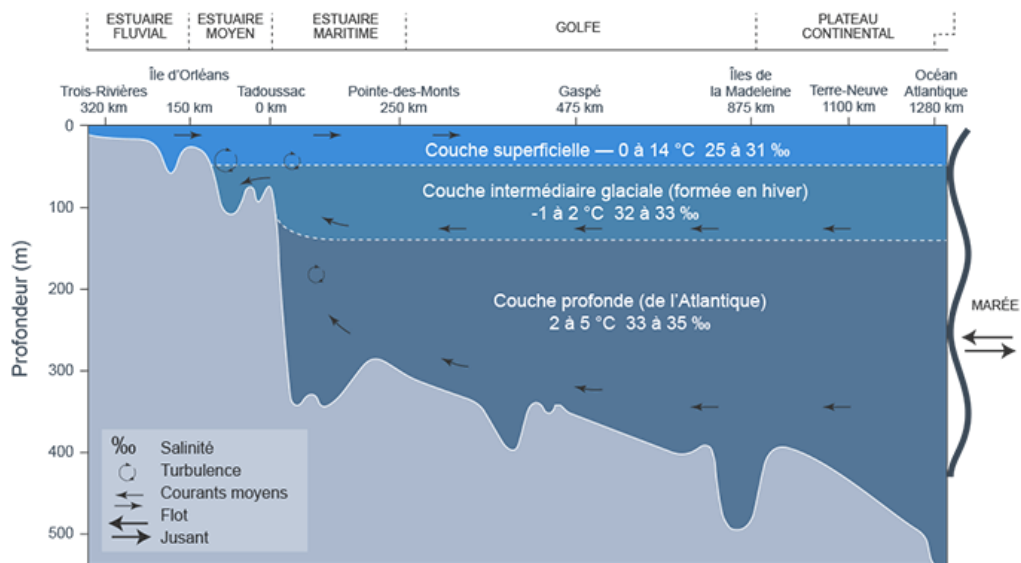
Ce grand déversoir d'eau douce a été formé par l'érosion des Appalaches et du Bouclier canadien, en plus des contributions des événements glaciaires du quaternaire ayant modelé la topographie actuelle du Saint-Laurent (El-Sabh et Silverberg, 1990). Ce système estuarien comprend donc un vaste territoire et des caractéristiques variables permettant d'en distinguer différentes sections.

L'estuaire décrit ici comprend la zone située entre la pointe est de l'Île d'Orléans, jusqu'à Pointe-des-Monts, où l'estuaire s'élargit considérablement pour faire place au Golfe (Fig. 2). Le golfe du Saint-Laurent fait ensuite place à l'océan Atlantique au niveau du détroit de Cabot au sud et du détroit de Belle-Isle au nord. L'estuaire supérieur se situe de la pointe est de l'île D'Orléans jusqu'à Tadoussac (Fig. 2). Cette zone est caractérisée par un mélange progressif des eaux, avec une très faible salinité à l'ouest et une eau essentiellement marine, et donc salée, à l'est. Selon la classification, on nomme aussi cette zone l'estuaire moyen

(Fig. 3). L'estuaire maritime s'étend de Tadoussac jusqu'à Pointe-des-Monts et est composé majoritairement d'eau salée. On retrouve en son centre le chenal Laurentien, profond de plus de 350 m par endroits (Fig. 3).



**Figure 2.** Cartographie des régions du système du Saint-Laurent, modifié du Plan d'action Saint-Laurent (2020).



**Figure 3.** Stratification et circulation des eaux du Saint-Laurent (modifiée de Levasseur, (1996)).

Le système du Saint-Laurent possède une stratification classique pour un estuaire, c'est-à-dire qu'il possède un système bicouche, où l'eau froide et salée s'insère en profondeur et l'eau douce s'écoule en surface sur la couche superficielle (Fig. 3). Toutefois, il possède également une couche intermédiaire se formant à l'hiver, qui contient des eaux salées et très froides (-1 à 2 °C). Au printemps, l'augmentation de la température accélère la fonte des neiges et augmente le débit d'eau douce et chaude dans l'estuaire, celle-ci demeure en surface et forme la couche superficielle. Ainsi, la couche froide formée à l'hiver demeure coincée entre les couches profondes et superficielles (Bourgault & Koutitonsky, 1999). Elle devient alors la couche intermédiaire froide (CIF) et demeure généralement présente tout l'été et l'automne (Galbraith, 2006). L'épaisseur et la durée que perdure cette couche peuvent varier selon les conditions environnementales interannuelles (Galbraith, 2006; Galbraith et al., 2018, 2019). La stratification et la circulation forment des zones de mélanges importants dans l'estuaire, notamment à la tête du chenal Laurentien. La résurgence présente à cet endroit permet d'apporter des nutriments à la surface et de créer une zone de forte productivité. Cette productivité accrue est d'ailleurs synonyme de fortes densités de phytoplancton et

zooplancton, attirant ainsi une grande quantité d'animaux marins, de nombreuses espèces de poissons, d'oiseaux et de mammifères marins (El-Sabh & Silverberg, 1990).

## 1.5 CONTEXTE, OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

Pour le système du Saint-Laurent, la difficulté d'accès après la formation de glace limite la plupart des échantillonnages aux mois d'été, la majeure partie des études portant sur les mois de mai à septembre. C'est d'ailleurs pourquoi le Réseau Québec Maritime a jugé nécessaire d'entreprendre la première mission hivernale dans le cadre du programme Odyssée Saint-Laurent en 2018. Cette mission avait pour but de permettre un suivi des conditions du fleuve à partir de Québec jusqu'au golfe du Saint-Laurent au mois de février, évaluant une gamme de paramètres sur la totalité de l'estuaire du Saint-Laurent. Notre étude porte ainsi sur les deux premières années d'échantillonnages de ce suivi. L'objectif principal était d'évaluer, pour la première fois, la diversité et l'abondance du zooplancton sur l'ensemble de l'estuaire et une portion du golfe du Saint-Laurent en hiver. Plus précisément, l'objectif était de dresser un portrait précis des variations spatiales dans l'abondance hivernale des espèces de méso-zooplancton et de caractériser la structure de communautés de l'estuaire fluvial jusqu'au golfe du Saint-Laurent. Il était attendu que la diversité varie de façon longitudinale en fonction du gradient de salinité. De plus, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle l'abondance du zooplancton devrait être inférieure en hiver comparativement aux autres saisons en comparant avec la littérature. Ceci en considérant que la plus faible productivité du milieu engendrée par la diminution de la photopériode et la présence d'un couvert de glace devant résulter en une réduction de la production primaire.



## CHAPITRE 1

### UN NOUVEAU REGARD SOUS LES PAYSAGES DE GLACE : VARIABILITÉ SPATIALE DES COMMUNAUTÉS ZOOPLANCTONIQUES DE L'ESTUAIRE ET DU GOLFE DU SAINT-LAURENT EN HIVER.

Cet article, intitulé « *Shedding new light under frozen seascapes : spatial variability in meso-zooplankton communities in the estuary and Gulf of St. Lawrence during winter* », fut corédigé par moi-même ainsi que par les professeurs de l'Institut des sciences de la mer de Rimouski Céline Audet, Dominique Robert et Gesche Winkler. Il sera soumis pour publication dans le *Journal of Plankton Research* en 2022. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la recherche, incluant la récolte des échantillons, l'identification des spécimens suivies par l'analyse des données et la rédaction. Les professeurs m'ont tous appuyé et aidé sur les divers aspects, utilisant leur expertise pour développer le projet et les axes de recherche.

Le zooplancton est un élément clé des écosystèmes marins, nourrissant directement ou indirectement la plupart des consommateurs de second ordre, tels que les poissons, les oiseaux et les mammifères marins. Cependant, dans les régions nordiques, l'échantillonnage est limité au cours du cycle annuel pour cause du recouvrement de glace qui se prolonge parfois pendant plusieurs mois. Pour le vaste estuaire et golfe du Saint-Laurent (EGSL), ceci implique pratiquement l'absence d'échantillonnage entre novembre et avril, ce qui limite notre compréhension des cycles de vie des copépodes, des variations saisonnières des communautés et des réponses aux changements des conditions environnementales au cours de la période hivernale. L'objectif de cette étude était de décrire la variabilité spatiale du zooplancton sous les conditions environnementales hivernales dans l'EGSL. Cette étude offre ainsi une perspective nouvelle sur la diversité estuarienne sous le couvert de glace sur un transect allant de Québec (eau douce) jusqu'au détroit de Cabot (eau salée). Il était attendu que la diversité varie de façon longitudinale en fonction du gradient de salinité. Il était également attendu que l'abondance du zooplancton soit inférieure en hiver comparativement aux autres saisons considérant la plus faible productivité du milieu engendrée par la diminution de la photopériode et la présence d'un couvert de glace, résultant en une réduction de la production primaire. Pour réaliser notre objectif, deux missions d'échantillonnage à bord d'un brise-glace de la garde côtière canadienne ont eu lieu en 2018 et 2019 au mois de février, permettant la récolte de 26 échantillons sur 16 stations de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Nos résultats ont montré un changement dans la composition de la communauté qui s'expliquait principalement par la salinité (88,7 % de variation des communautés) à travers l'EGSL. La plupart des changements d'abondance et de composition se sont produits dans l'estuaire fluvial et supérieur, parallèlement au fort gradient de salinité caractérisant cette section du système. Les abondances variaient également annuellement le long de l'ensemble du transect du Saint-Laurent, avec des abondances totales plus élevées dans tous les secteurs en 2019 par rapport à 2018. Globalement, ces résultats permettent

d'obtenir un premier aperçu de la variation dans la structure des communautés hivernales de zooplancton, qui joue un rôle crucial pour tous les niveaux trophiques.

## **SHEDDING NEW LIGHT UNDER FROZEN SEASCAPES: SPATIAL VARIABILITY IN MESO-ZOOPLANKTON COMMUNITIES IN THE ESTUARY AND GULF OF ST. LAWRENCE DURING WINTER.**

Christophe Anderson, Céline Audet, Dominique Robert, Gesche Winkler

Institut des sciences de la mer, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1

Zooplankton is a key driver of marine ecosystem dynamics, feeding directly or indirectly most second order consumers, such as fish, birds and marine mammals. However, at higher latitudes, sampling and field operations are limited during the annual cycle as ice sheets can cover the seascapes, sometimes for many months. For the vast estuary and gulf of St. Lawrence (EGSL) system, this implies almost no sampling of zooplankton between November and April, limiting our understanding of annual cycles in copepods, community variations and responses to great change in environmental conditions during the ice-covered season, as compared to the ice-free season. Our goal was to describe the spatial variability of zooplankton communities and how it relates to environmental conditions on the large scale of the EGSL in winter, offering a rare synoptic coverage of the system from Quebec City (fresh water) to the Cabot Strait region (marine). The diversity was expected to vary longitudinally as a function of the salinity gradient. In addition, the abundance of zooplankton is expected to be lower in winter compared to other seasons considering the decrease in photoperiod and presence of ice cover, resulting in a reduction of primary production. To this end, two sampling missions aboard a Canadian Coast Guard icebreaker took place in 2018 and 2019 in February, allowing the collection of 26 samples from 16 sampling sites in the estuary and the Gulf of St. Lawrence. Our results showed a clear shift in community composition that was mostly explained by salinity (88.7% of community variations) across the system. Most of the variation in abundance and composition occurred within the fluvial and upper estuary, parallel to the strong salinity gradient characterizing that portion of the system. Abundances also varied interannually along the whole St. Lawrence transect, with higher total abundances in all sectors in 2019 compared to 2018. This information provides a first glimpse of overwintering zooplankton communities, which play a critical role at many trophic levels.

## 1.6 INTRODUCTION

Zooplankton is a key component of aquatic and marine pelagic ecosystems, transferring energy from primary producers towards higher trophic levels, including fish, birds, and marine mammals (Turner, 2004; Plourde et al., 2008; Sorochan et al., 2019). In high-latitude ecosystems, the seasonal cycle in the productivity and abundance of secondary producers is driven by the high variability in irradiance, leading to temperature variations, and nutrient availability (Brown et al., 2020). During winter, low irradiance levels combined with a seasonal ice cover strongly limit productivity and allow the replenishment of nutrients in the surface layer (Conover & Huntley, 1991). The concurrent increase in irradiance and surface temperature in spring typically results in a bloom of primary production, which constitutes the start of a productive period lasting until mid-autumn (Davis, 1987; McLaren et al., 1989). The response of secondary producers in terms of species composition, abundance and phenology is generally driven by bottom-up forcing linked to interannual variations in temperature, stratification and the timing of primary productivity (Mackas & Beaugrand, 2010). While the spring and summer dynamics of zooplankton productivity have received a high level of attention in a wide variety of boreal systems, major knowledge gaps remain in our understanding of the winter dynamics of zooplankton. Knowledge on zooplankton phenology and productivity during winter is particularly scarce in ice-covered estuarine and marine systems due to the logistical challenges associated with sampling (Melle et al., 2014).

Knowledge of winter zooplankton dynamics under the ice cover primarily comes from Arctic systems, where the ice cover can persist for up to ten months per year in some regions (Conover & Huntley, 1991). In these regions, secondary producers strongly depend on ice algae during the ice-covered season (Leu et al., 2011), and on the timing of ice breakup to initiate the start of reproduction in many species (Gregory et al., 2009; Leu et al., 2011; Ormańczyk et al., 2017). These highly variable environments require specific adaptations, and zooplankton have developed particular life traits allowing them to survive harsh winter conditions. Overwintering strategies such as diapause, where species lower their metabolic

rate to the minimum during winter to survive long periods at low food availability, play a key role in zooplankton survival and reproduction (Hirche, 1996; Maps et al., 2014). Seasonal succession of planktonic copepod species has been linked to differential timing in reproduction. Income breeders depend on immediate energy intake to fuel their reproduction and are often highly dependent on the spring phytoplankton bloom, even though some species with short life cycles can reproduce year-round (Davis, 1987; McLaren et al., 1989). Some large sized copepods are capital breeders, they accumulate energy as lipids during high phytoplankton production. This lipid accumulation then fuels reproduction which will occur much later, prior to the spring bloom, when energy sources are still scarce (Falk-Petersen et al., 2009; Varpe et al., 2009; Sainmont et al., 2014). Overall, the variability in overwintering success of zooplankton organisms can have an incidence on the magnitude and composition of the phytoplankton spring bloom through variability in grazing pressure (Legendre et al., 1993).

The variability in winter zooplankton dynamics over the salinity gradient of ice-covered estuaries remains mostly unknown. Estuaries are known to present high heterogeneity of environmental conditions year round, resulting in a mosaic of communities along salinity gradients, which can vary greatly at relatively small spatial scale (Laprise & Dodson, 1994; Kimmerer et al., 1998; Massicotte et al., 2014). The Estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL) (Canada) form a large boreal system subjected to long winters with ice cover 80 to 120 days per year, mostly distributed between December and April (Drinkwater et al., 1999). However, ice distribution, thickness and timing vary importantly from one year to the other and also spatially across the St. Lawrence system (Drinkwater et al., 1999). Being one of the largest estuaries in North America, it presents a diversity of physical, chemical, geological and biological conditions over the scale of 1500 km (El-Sabh and Silverberg, 1990). However, winter sampling is logistically difficult due to the thickness of the ice cover, and consequently our understanding of zooplankton dynamics between November and April remains scarce. This impedes our ability to predict the characteristics of the phytoplankton

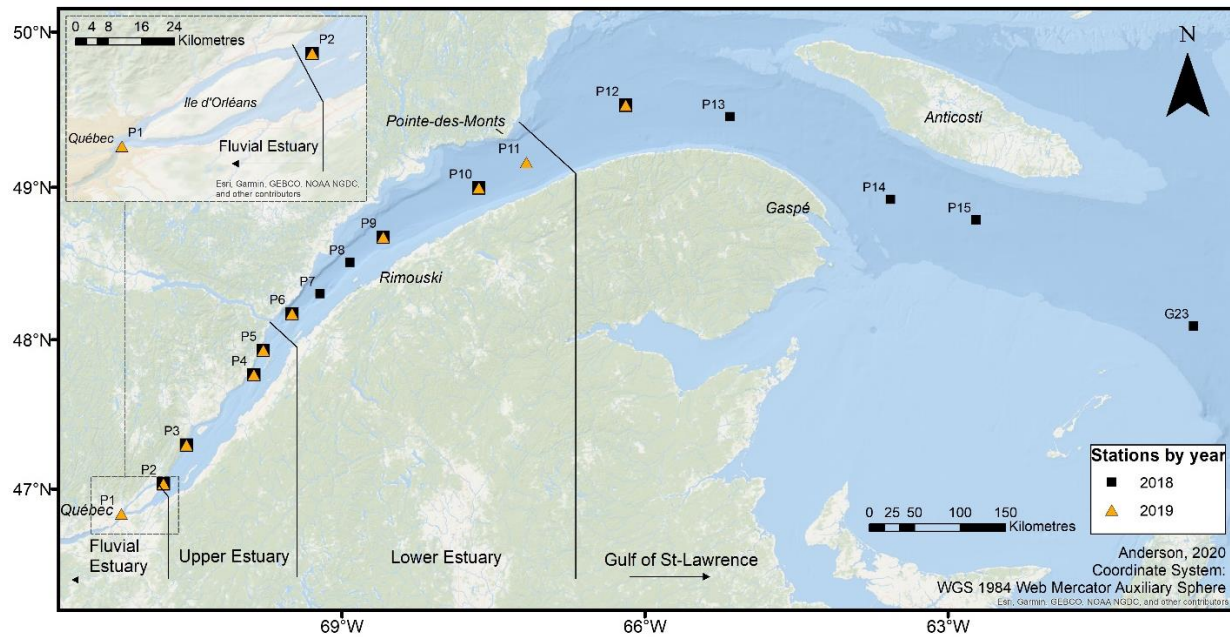
spring bloom and impacts of interannual variability in winter conditions on higher trophic levels such as zooplankton.

In the present study, we relied on the unique access to a Canadian Coast Guard icebreaker to sample zooplankton during two consecutive winters over the whole salinity gradient of the EGSL, and study for the first time the patterns in composition, abundance, and diversity of zooplankton under the ice-cover. We characterized zooplankton collections to the species to get an understanding of the overwintering strategy and phenology of the dominant zooplankton species over the entire system. This first synoptic insight on the EGSL zooplankton dynamics during winter represents a unique opportunity to improve our year-round understanding of seasonal patterns and structure in communities.

## 1.7 METHODS

### 1.7.1 Study Area

The EGSL is a large estuarine system extending for about 1500 km from the Atlantic Ocean and characterized by a maximum depth of ~500 m. Three distinct sections form the estuarine portion of the system: the Fluvial Estuary (FSLE), the Upper Estuary (USLE) and the Lower Estuary (LSLE) (Fig. 4). The FSLE mostly consists of freshwater under tidal influence. The USLE (upstream depth of 20 m and width of 25 km) is a shallow section that includes a maximum turbidity zone caused by tidal mixing of sediment and organic matter (Lucotte & d'Anglejan, 1986). Most of the salinity transition occurs within the USLE, starting near 0 PSU at Ile d'Orléans and reaching 30 PSU by Tadoussac, near the head of the Laurentian Channel. The LSLE comprises the relatively deep Laurentian Channel (300-450 m), which extends from the margin of the continental shelf to the head of the LSLE. The USLE and LSLE are characterized by a typical two-layer estuarine circulation with the outflow of the relatively fresh surface layer (0 m to 75 m) and the inflow of marine waters through the deep layer, which is driven by the seasonal pattern in freshwater runoff from the St. Lawrence River (Tee & Lim, 1987; Gilbert & Pettigrew, 1997; Saucier et al., 2009). The LSLE widens near Pointe-des-Monts into the Gulf of St. Lawrence (GSL). The GSL is connected to the Atlantic Ocean through the Cabot Strait to the south-east and the Strait of Belle-Isle to the north-east.



**Figure 4.** Map of the 16 sampling sites along the transect from Quebec City to Cabot Strait in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February of 2018 and 2019. The sampling sites are identified by year of sampling, squares are sites from 2018 and triangles 2019.

## 1.7.2 Field Sampling

Zooplankton and environmental data were collected during surveys carried out in the consecutive winters of 2018 and 2019 aboard the scientific icebreaker CCGS Amundsen. The study covered a large transect over the EGSL, ranging from Quebec City (station P1) to Cabot Strait (station G23, Fig. 4). Overall, 16 sites were sampled during the period of February 9-21 in 2018, while 10 sites were sampled during the period of February 1-17 in 2019. Seven of the sites sampled in 2018 were visited again in 2019. For each station, a 1 m diameter ring net equipped with 200  $\mu\text{m}$  mesh and a strobe light was deployed. The net was brought down to 5 m above the bottom and retrieved vertically at the speed of 0.5  $\text{m s}^{-1}$ . Due to the flowmeter malfunctioning in freezing conditions, filtered volume for each vertical tow was calculated by multiplying cable length and net mouth area. Zooplankton was preserved



in ethanol (95%), changed once after 24h and kept at -20 °C for species identification and abundance estimation. The environmental data were collected using a CTD-Rosette system equipped with a Sea-bird Electronics SBE 3 plus temperature sensor, SBE 4C conductivity sensor, SBE 43 dissolved oxygen sensor, and Seapoint fluorimeter calibrated using chlorophyll *a* water samples on location. The CTD-Rosette was deployed at each station immediately before zooplankton sampling. Sampling was carried out in an opportunistic fashion, given that the primary task of the CCGS Amundsen icebreaker in the EGSL was to keep the maritime seaway maneuverable for maritime traffic during both missions.

### **1.7.3 Laboratory analysis**

Zooplankton samples were processed following the method described by Van Guelpen *et al.* (1982). After pouring off the ethanol, organisms larger than 1 cm (including hyperid amphipods, euphausiids, jellyfish, ctenophores) were manually sorted and excluded from further analysis. Samples were then diluted in a known volume of tap water, stirred, and subsampled using a 10 ml Hensen-Stempel pipette. All zooplankton organisms in the subsampled fraction were counted and identified to the lowest possible taxonomic level, and copepods were identified to the developmental stage. This procedure was repeated until both thresholds of 300 copepods and 30 *Calanus* spp. copepodite stages were reached. This method allows for an accurate description of the zooplankton community by limiting subsampling biases.

### **1.7.4 Data analysis**

Environmental data at every depth (1 m increment) was averaged across both years to illustrate vertical stratification for salinity, temperature, and oxygen. The only station where environmental data were not available was P2 in 2018. Environmental data for surface

waters was averaged using the first 50 m of the water column, as to best identify upper layer conditions and compare them annually since most variations in environmental conditions were expected in surface waters.

Different indices of diversity were calculated for each sampling site, such as species richness (total number of species (S)), the Shannon Wiener ( $H = \sum[(p_i) \times \ln(p_i)]$ ); where p is the proportion of individuals of  $i$  species in a whole community), and Evenness ( $J = H/\ln(S)$ ) indices. Samples were represented by abundance of the 15 most dominant taxa based on overall abundance, this cut-off allowed all key species identified in the SIMPROF analysis (see below) to be represented. A total of 22 taxa were pooled in a group labelled “others” for this analysis, each taxon representing less than 1% of total abundance except for *Leptodiatomus sp.*, *Haectinosoma curticorne* and freshwater *Diplostraca* as they were only present in a single sampling site but required proper representation for that sample to be useful. Abundances were expressed as integrated abundances (ind. m<sup>-2</sup>).

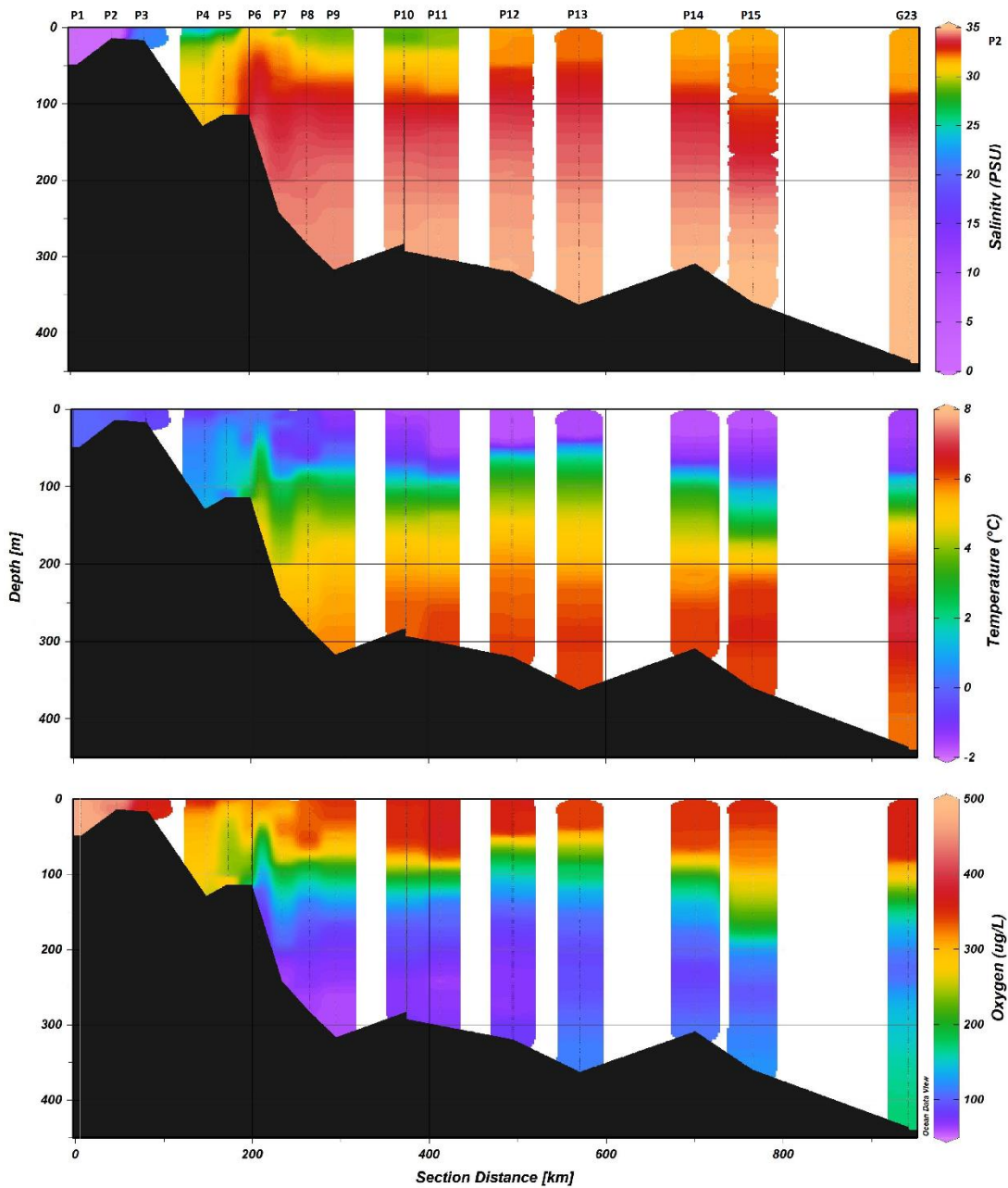
Multivariate analyses were carried out to identify zooplankton communities and quantify spatial variability by linking them to environmental data. Abundance data were fourth root transformed because of major differences in species composition and abundance among samples (Clarke & Gorley, 2015). To compare sampling sites, transformed abundance data were used to build a similarity matrix using Bray-Curtis index, in which differences among abundant species contribute more to similarity among sampling sites than do differences among rarer species. CLUSTER analysis with complete linkage was performed with this matrix to illustrate similarity among sampling sites. A similarity profile analysis (SIMPROF) routine ( $\alpha = 0.02$ ; 999 permutations) was performed to detect station groupings of similar zooplankton composition. These groupings aimed to better identify zooplankton communities based on similarity of abundance and composition. Best environmental variable analysis (BEST) was used to determine which environmental factors most influenced variability in zooplankton data. Some factors were eliminated from analysis since linear correlation existed between them, depth and salinity were notably correlated. This was expected considering the strong change in depth near Tadoussac, which is greatly linked to

water mass flow in the estuary. Salinity was kept as a factor instead of depth since it is more ecologically meaningful to zooplankton, even though it results from water flow, which can be explained by depth in the EGSL. Contributing species to within-group similarity and between-group dissimilarity were determined using similarity percentage analysis (SIMPER). Non-metric multidimensional scaling (nMDS) was used to visualize similarity in terms of 2D-distance among samples. These data were overlaid with species abundance vectors using species with highest correlation (Pearson correlation  $\geq 0.6$ ). The CLUSTER analysis, nMDS, BEST, SIMPROF test and SIMPER analysis were performed with the PRIMER v7 statistical software (PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK).

## 1.8 RESULTS

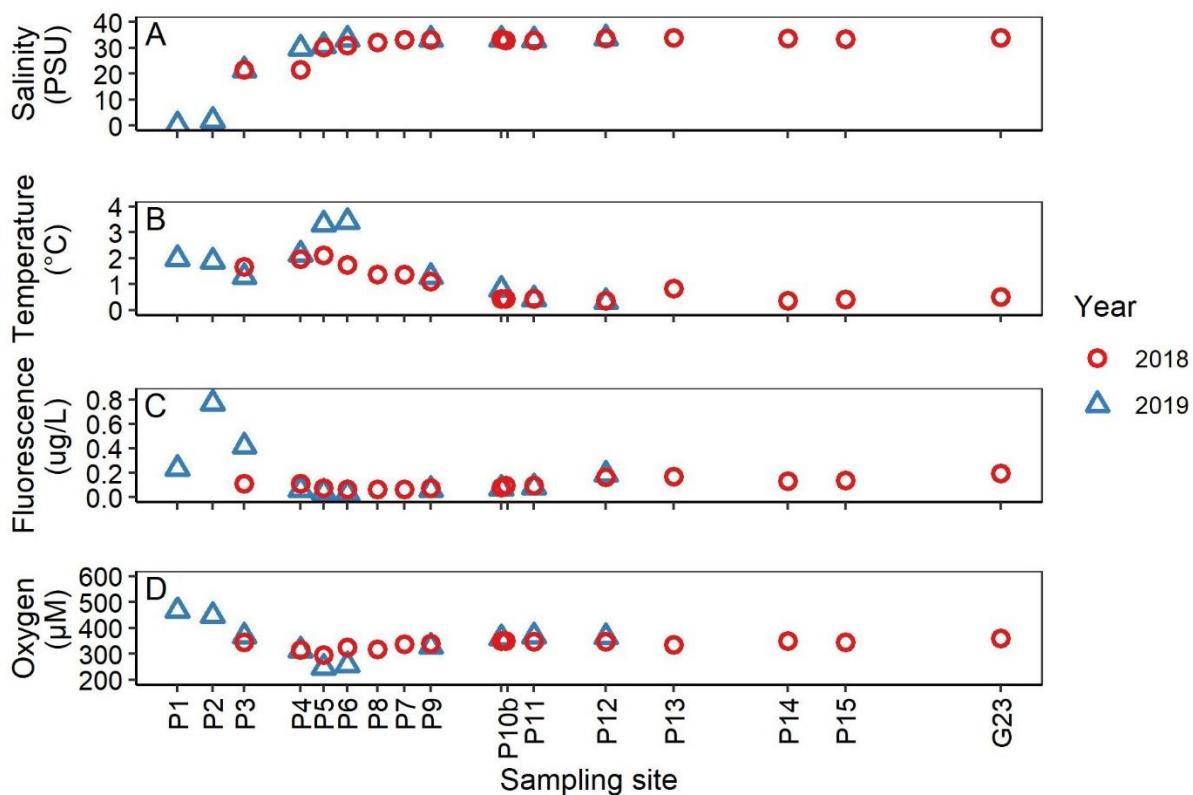
### 1.8.1 Habitat characteristics

Environmental conditions (salinity, temperature, oxygen, fluorescence) varied within and among sampling sites. Salinity increased along the St. Lawrence system, from the FSLE (P1, 0 PSU) to the GSL (G23, 30 PSU). The increase was sharp in the USLE as most of the salinity variation was observed between P1 and P5 (30 PSU) (Fig. 5A). There was no observable variation in surface water salinity between sampling years (Fig. 6A). Temperature also varied horizontally along the St. Lawrence, surface temperature dropped near 2 °C between P1 and G23 (Fig. 5B). Yearly temperature variation was also observed at P5 and P6, as temperature for both was 1°C warmer in 2019 than in 2018. Variation of oxygen was also observed along the transect, mainly at the shallower sites of the USLE (Fig. 5C). Surface oxygen was at its highest in the FSLE and lowest at sites P4 to P6. Levels remained similar across the LSLE and GSL without any noticeable annual differences (Fig. 6D). Chl *a* was only detected in surface waters and was therefore excluded from Fig. 2. Chl *a* concentration in surface waters was much higher at sites P1 to P3, while low levels were observed from P4 and beyond (Fig. 6D).



**Figure 5.** Vertical structure of environmental conditions in the water column along the transect of sample sites in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February averaged over 2018 and 2019. (A) salinity; (B) temperature; (C) oxygen. X axis shows sampling sites according to distance (km) between them.

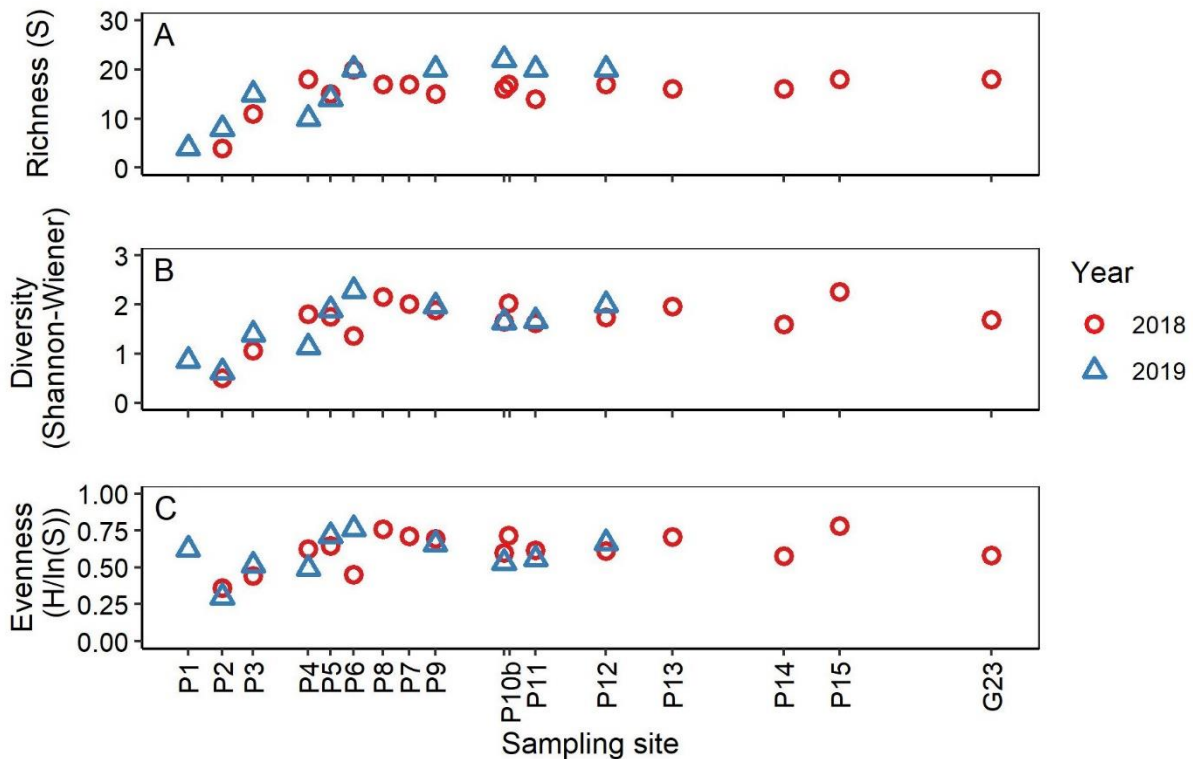
Vertical stratification was noticeable for salinity, temperature, and oxygen, especially in the Laurentian channel at depths below 150 m. Temperature in the LSLE and GSL varied vertically from  $-2^{\circ}\text{C}$  (0 m) to  $6^{\circ}\text{C}$  (-350 m) (Fig. 5B). Vertical stratification of oxygen was observed at every site along the deep Laurentian channel. Oxygen levels were highest in the upper strata and decreased with depth. Hypoxic conditions were observed towards the bottom at station P6 (Fig. 5B).



**Figure 6.** Means of main environmental variables (averaged over top 50 m) at each sampling site in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February of 2018 and 2019. (A) salinity; (B) temperature; (C) fluorescence; (D) oxygen. (A-D) red circles represent 2018 sampling sites according to distance (km) between them.

## 1.8.2 Richness, diversity and evenness of zooplankton assemblages

Richness ( $S$ ) was similar in the two years, and overall, the number of species varied from 4 to 22 species per sample (Fig. 7A). Richness increased from Quebec City (P1) to Tadoussac (P6) and eastward stayed at a high level of 18 and 20 species in 2018 and 2019 respectively. At P1 and P2 less than 10 species were observed. Shannon-Wiener index showed a similar pattern, increasing from the FSLE through the USLE and then remaining similar across the LSLE and GSL (Fig. 7B). Evenness followed the same pattern except for P1, where high evenness was found despite low species diversity (Fig. 7C). In the turbidity maximum zone (P2), low diversity was coupled with low evenness, indicating the dominance of few species.

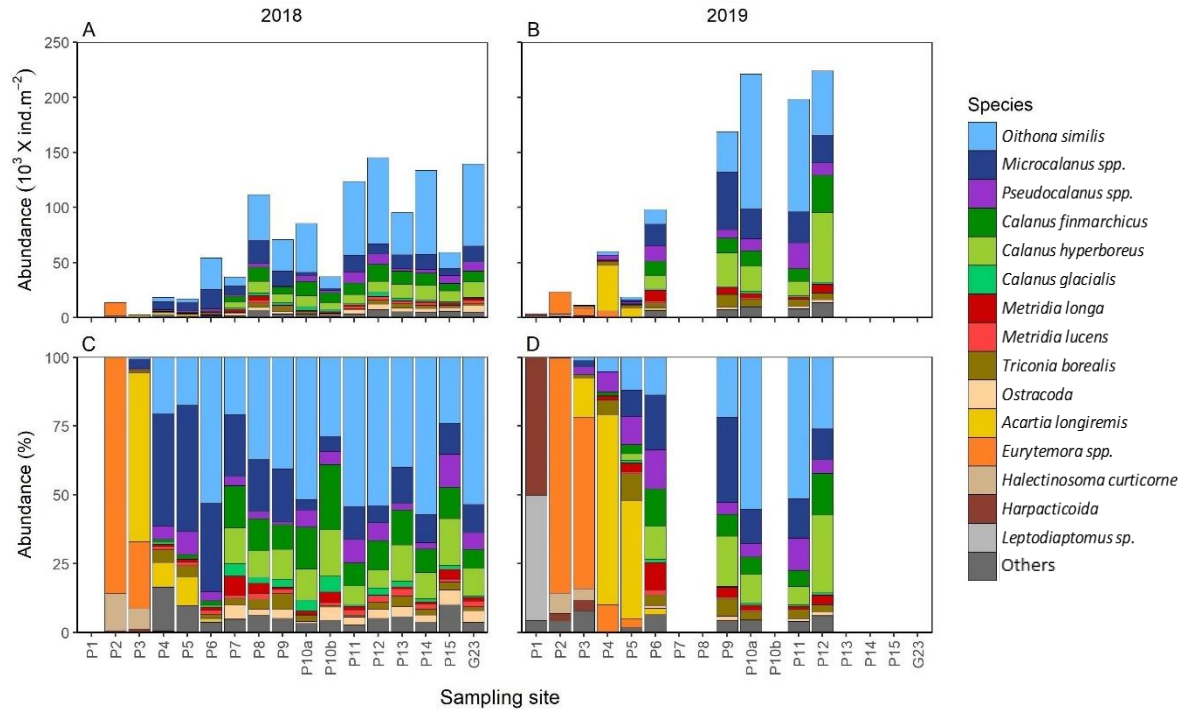


**Figure 7.** Main diversity measures of zooplankton at each station sampled along the transect in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February of 2018 and 2019. (A) Richness (number of species); (B) Shannon-Wiener index ( $H = -\sum[(p_i) \times \ln(p_i)]$ ); (C) Evenness ( $H/\ln(S)$ ). (A-C) red circles represent 2018 samples while blue triangles represent 2019 samples. Y axis shows sampling sites according to distance (km) between them.

### 1.8.3 Abundance and composition

Higher abundances were observed in the LSLE and GSL compared to the USLE and FSLE (Fig. 8A-B). Lower abundances were found in all samples from 2018 compared to abundances from the same stations in 2019. Highest abundances (above  $200 \cdot 10^3$  ind.  $m^{-2}$ ) were found in 2019 in the LSLE, while 2018 abundances never exceeded  $150 \cdot 10^3$  ind.  $m^{-2}$ .

Zooplankton composition (Fig. 8C-D) varied according to location, notably between the FSLE and the LSLE. Within the FSLE, the zooplankton community was dominated by freshwater harpacticoid copepods and the freshwater calanoid copepod *Leptodiaptomus* sp. In the USLE, *Eurytemora* spp. were found abundantly and were dominant near the maximum turbidity zone (P2). *Acartia longiremis* was found only in this sector, with presence from P3 to P6 in both years. In the LSLE and GSL, *Oithona similis* was the most abundant species, followed by *Microcalanus* sp.. These *Microcalanus* species had higher relative abundances in 2018, mostly near the head of the Laurentian Channel (Fig. 8C). *Calanus hyperboreus* was the most abundant species of the *Calanus* genus, closely followed by *C. finmarchicus*. Species composition from one year to the other was similar in the LSLE and GSL. In the USLE, however, more variability occurred mostly between sites P3 and P5. At P3, *A. longiremis* was the most abundant species in 2018, while in 2019 *Eurytemora* spp. dominated largely. In 2018, composition at sampling sites P4 and P5 were very similar to the zooplankton composition of the LSLE, with *Microcalanus* sp. and *O. similis* being dominant, while in 2019 these same sampling sites were dominated by *A. longiremis*.

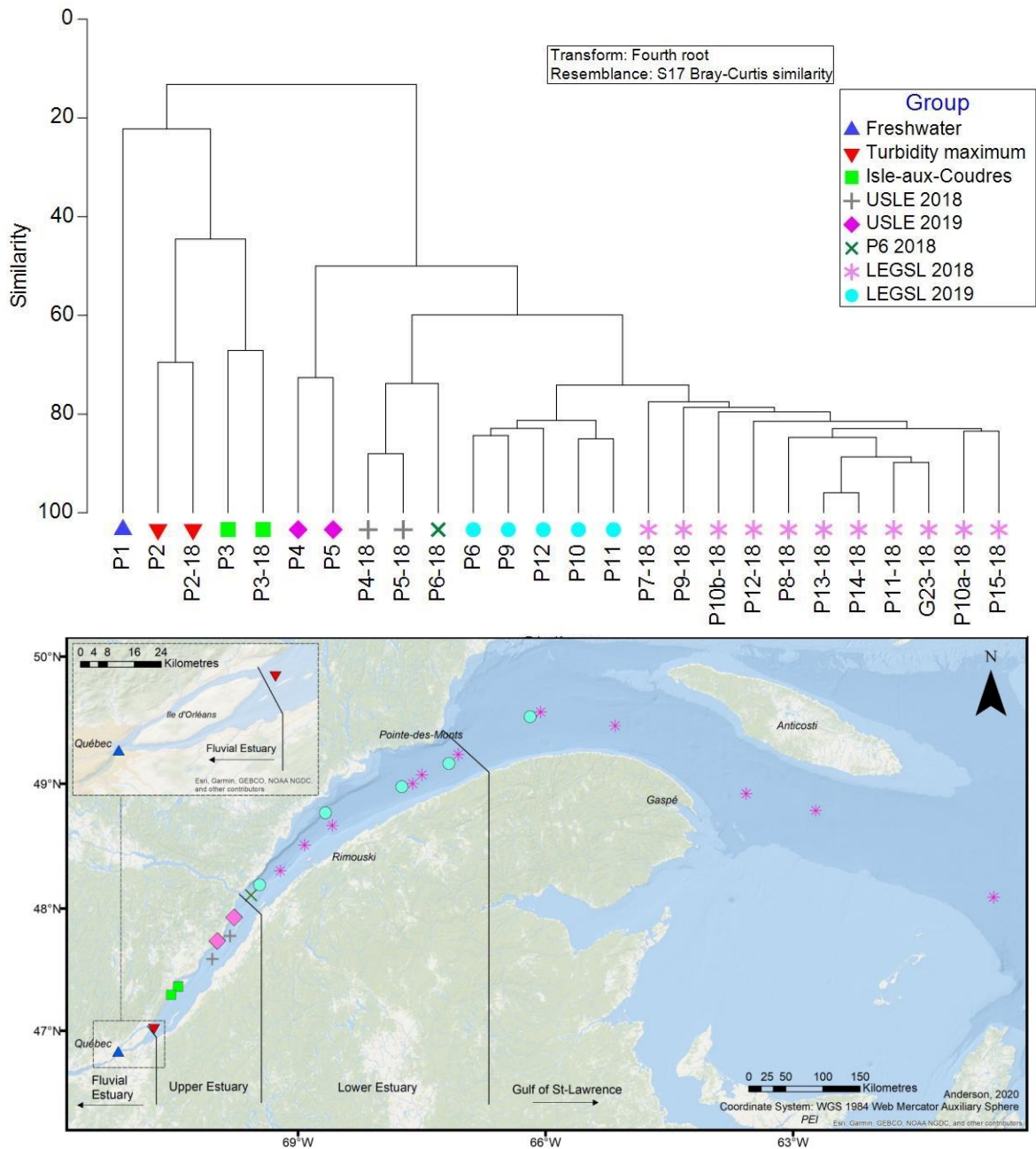


**Figure 8.** Zooplankton abundance (A, B) and composition (relative abundance) (C, D) of 16 most important taxa among samples along the transect from the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February of 2018 and 2019.

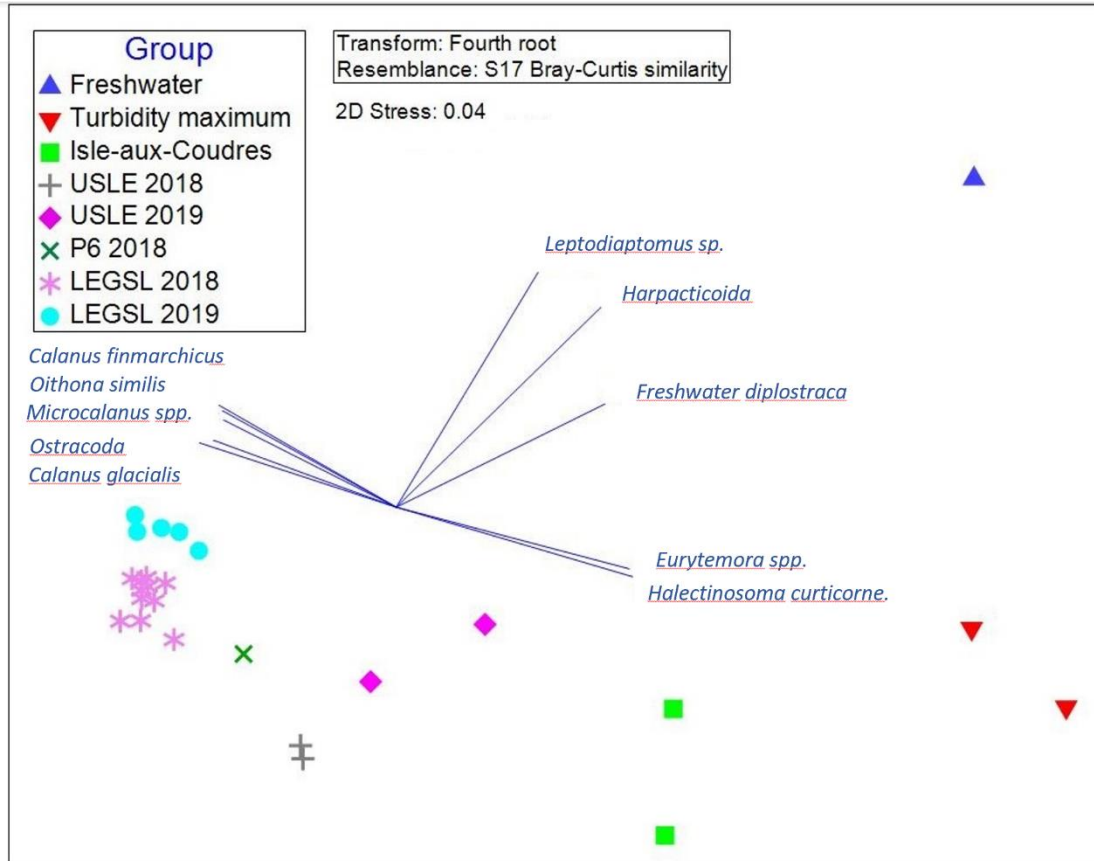
#### 1.8.4 Spatial patterns along the St. Lawrence

The 26 sampling sites clustered into 8 individual groups along the EGSL based on the spatial and interannual variability in zooplankton abundance data (SIMPROF,  $\alpha = 0.02$ , 999 permutations) (Fig. 9A). The global pattern observed showed higher similarity among samples of the LSLE and GSL compared to sampling sites in the FSLE and USLE. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) of samples showed the same trend, with higher dissimilarity in the USLE and FSLE, while Lower estuary and Gulf (LEGSL) samples were clustered together (Fig. 9). The main driver for mesozooplankton group composition was salinity, explaining 88.7% of the changes in zooplankton composition throughout the St. Lawrence system (BEST analysis).





**Figure 9.** (A) Hierarchical cluster presenting zooplankton sampling site groupings, revealed by similarity analysis (SIMPROF test, 999 permutations;  $\alpha = 0.02$ ). (B) Map projection of groups based on similarity along the transect in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. Samples taken in February of 2018 and 2019, sites labelled PXX-18 were from samples taken in 2018, others from 2019. Group legend (Freshwater = P1, Turbidity maximum = P2, Isle-aux-Coudres = P3, USLE = Upper St. Lawrence Estuary, LEGSL = Lower Estuary and Gulf of St. Lawrence).



**Figure 10.** Ordination of zooplankton groups based on zooplankton abundance matrix (nMDS) superposed with main species drivers (Pearson correlation  $\geq 0.6$ ) from sampling in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February of 2018 and 2019.

### *Fluvial St. Lawrence Estuary (FSLE)*

The freshwater site, P1, presented low similarity to all other groups (<25%; Fig. 6A), attributable to a high contribution of harpacticoid copepods at this station (50.17%; Table 1) combined to the presence of a low number of other freshwater species (Fig. 5). A gradient of increasing dissimilarity was revealed along the increasing salinity gradient throughout the St. Lawrence system (Table 2), from 69.11% dissimilarity to the turbidity maximum group to 100% dissimilarity to the zooplankton group of the LEGSL 2018 and 2019 (Table 2).

**Table 1.** Similarity within each zooplankton group and main species contributions up to 50% among groups in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February 2018 and 2019. Groups legend (Freshwater = P1, Turbidity maximum = P2, Isle-aux-Coudres = P3, USLE = Upper St. Lawrence Estuary, LEGSL = Lower Estuary and Gulf of St. Lawrence)

Group	Similarity (%)	Species	Contribution (%)
<b>Freshwater</b>		- <i>Harpacticoida</i>	50.17
<b>Turbidity maximum</b>	69.51	<i>Eurytemora</i> spp.	47.07
		<i>Halectinosoma curticorne</i>	29.17
<b>Isle-aux-Coudres</b>	67.09	<i>Acartia longiremis</i>	20.3
		<i>Eurytemora</i> spp.	16.1
		<i>Halectinosoma curticorne</i>	11.94
		<i>Microcalanus</i> spp.	9.93
<b>USLE 2018</b>	88	<i>Microcalanus</i> spp.	14.4
		<i>Oithona similis</i>	11.42
		<i>Acartia longiremis</i>	9.83
		<i>Polychaeta</i> (larva)	8.83
		<i>Pseudocalanus</i> spp.	8.52
<b>USLE 2019</b>	72.63	<i>Acartia longiremis</i>	18.99
		<i>Oithona similis</i>	13.78
		<i>Pseudocalanus</i> spp.	13.27
		<i>Triconia borealis</i>	13.05
<b>P6 2018</b>	-	<i>Oithona similis</i>	53.12
<b>LEGSL 2018</b>	81.48	<i>Oithona similis</i>	13.16
		<i>Calanus finmarchicus</i>	10.25
		<i>Calanus hyperboreus</i>	10.11
		<i>Microcalanus</i> spp.	9.66
		<i>Pseudocalanus</i> spp.	7.38
<b>LEGSL 2019</b>	82.28	<i>Oithona similis</i>	10.71
		<i>Microcalanus</i> spp.	9.98
		<i>Calanus hyperboreus</i>	8.96
		<i>Calanus finmarchicus</i>	8.54
		<i>Pseudocalanus</i> spp.	8.22
		<i>Triconia borealis</i>	6.84

**Table 2.** Pairwise dissimilarity (%) between zooplankton groups in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in February 2018 and 2019. Groups legend (Freshwater = P1, Turbidity maximum = P2, Isle-aux-Coudres = P3, USLE = Upper St. Lawrence Estuary, LEGSL = Lower Estuary and Gulf of St. Lawrence).

	Freshwater	Turbidity Maximum	Isle-aux- Coudres	USLE 2018	USLE 2019	P6 2018	LEGSL 2018	LEGSL 2019
<b>Freshwater</b>	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Turbidity Maximum</b>	69.11	-	-	-	-	-	-	-
<b>Isle-aux- Coudres</b>	86.49	55.45	-	-	-	-	-	-
<b>USLE 2018</b>	97.47	94.13	53.57	-	-	-	-	-
<b>USLE 2019</b>	96.22	81.74	53.75	40.14	-	-	-	-
<b>P6 2018</b>	94.41	91.48	65.38	26.22	45.27	-	-	-
<b>LEGSL 2018</b>	100	98.01	76.75	42.21	50.27	30.85	-	-
<b>LEGSL 2019</b>	100	96.86	77.21	48.33	54.21	34.55	25.87	-

### ***Upper St. Lawrence Estuary (USLE)***

The USLE was highly differentiated with the presence of four different zooplankton groups (Fig. 9), each including only one or two samples. The turbidity maximum (P2) and Isle-aux-Coudres (P3) groups were characterized by high contributions of *Eurytemora* spp. and *Halectinosoma curticorne* (Table 1). However, the dissimilarity between the two zooplankton groups was 55.45% (Table 2) as the highest contributor from the Isle-aux-Coudres group was *Acartia longiremis* (Table 1). The other samples from the USLE were grouped by sampling year. Within groups, similarity was highest in USLE 2018 group at 88%, mainly due to contributions of *Microcalanus* sp. and *Oithona similis*, while USLE 2019 group similarity was related to highest contributions of *A. longiremis* and *O. similis* (Table 1).

### ***Lower Estuary and Gulf of St. Lawrence (LEGSL)***

One zooplankton community was determined throughout the regions of the LSLE and the GSL, identified hereafter as the LEGSL (Lower Estuary and Gulf of St. Lawrence). This community showed interannual differences of within-group composition (LEGSL 2018 and LEGSL 2019; Fig. 9). Dissimilarity of 25.87% was observed between the zooplankton groups of the LEGSL in 2018 and 2019, the lowest among all zooplankton groups (Table 2). Within-group similarity of LEGSL 2018 and LEGSL 2019 samples was high despite the vast geographic scope of the region (81.48% and 82.28% respectively, Table 1). The two LEGSL groups shared *Oithona similis* as the highest contributing species to in-group similarity, with important, but varying contributions of *Microcalanus* sp., *Pseudocalanus* sp., *Calanus hyperboreus* and *C. finmarchicus*. The dissimilarity between these two zooplankton groups was associated to a higher contribution of *Aetideidae* sp. (copepodites), *Chiridius gracilis*, and *Oithona atlantica* in 2019 as compared to 2018.

## 1.9 DISCUSSION

This study was an opportunity to define for the first time the patterns in composition, abundance, and diversity of zooplankton communities under the seasonal winter ice cover from Québec (fresh water) to the Gulf of St. Lawrence (salt water). Our results showed a clear shift in community composition that was mostly explained by salinity (88.7% of community variations) across the EGSL. Diversity in zooplankton increased from the FSLE, characterized by the dominance of a low number of taxa, to the marine waters of the GSL where samples were composed of up to 20 taxa. The largest change in abundance and composition occurred between the FSLE and USLE, parallel to the strong salinity gradient characterizing that portion of the system. The strong gradient also coincided with depth variation along the St. Lawrence, depth variation is a key factor in explaining water mass properties in the St. Lawrence system, which includes salinity. Depth wasn't included in the analysis since it covaried with salinity and explained less of the observed community variations. Annual variations in winter zooplankton were observed at the within-group level in the LEGSL between 2018 and 2019. Abundances also varied annually along the whole St. Lawrence transect, with higher total abundances in all sectors in 2019 compared to 2018. *Calanus hyberboreus* was the most abundant species of the *Calanus* genus, however smaller species such as *Oithona similis* and *Microcalanus* sp. dominated in terms of average abundance.

### 1.9.1 Gradient patterns and relation to environmental conditions

Estuaries display a wide range of environmental conditions, reflected by a diversity of habitats that define the succession of communities from upstream to downstream areas. In the St. Lawrence Estuary, winter zooplankton communities were tightly linked to the salinity gradient, while other parameters had little influence on community composition. This pattern had previously been described in the St. Lawrence in summer (Laprise & Dodson, 1994;

Winkler et al., 2003) as well as in many other temperate estuaries. On such a large salinity scale, different communities were expected between fresh and sea water, but salinity has also been shown to be the main driver of zooplankton composition even over finer salinity scales (Collins & Williams, 1982; Truong et al., 2014). Responses and distribution of zooplankton to environmental variables could be probabilistic (random), indicating that unstable and transient assemblages are observed. However, when consistency and persistence can be observed over the years, meaning deterministic processes make way to stable assemblages of species having ecological meaning, these assemblages or groupings can be considered communities (Mills, 1969). Our analysis showed that the observed groupings in the St. Lawrence varied on an annual basis, which could be indicative of unstable communities mostly made up of transient assemblages. However, when closely examining the groupings, we could confirm that the most abundant species exhibited persistence between the two years and groupings varied mostly based on slight abundance variations in those species. This is especially true in the LEGSL, where dissimilarity between years was of only 25.87%, even though location of the sampling sites was not identical between years. These groupings had the highest similarity between two groups and showed consistency in composition, suggesting that they represent the same true marine community, despite limited interannual variability in abundance of the main taxa. Interannual variability in taxonomic composition has previously been reported in the GSL and LSLE and has been associated with vertical stratification of the water masses and change in physical conditions of the water column, most notably temperature and salinity (Descroix et al., 2005b). Relying on the presence of species instead of their abundance would possibly reduce the dissimilarity between groupings and provide a different basis for communities with ecological meaning. When comparing our community composition results with available data from spring to fall samplings (Runge & Simard, 1990; Laprise & Dodson, 1994; Plourde et al., 2002, 2003; Pepin et al., 2015; Blais et al., 2018, 2021), we notice a persistence in species composition and abundance over the LEGSL which provides further support for defined communities.

Bulger et al. (1993) proposed a division of estuarine systems in five overlapping zones based on biological criteria to explain community variations along the estuarine gradient. In the St.

Lawrence Estuary, the strong correlation between salinity and community composition had previously been observed (Laprise & Dodson, 1994), but winter data was lacking until the present study. The LEGSL is consistent with the euryhaline zone (24-35 PSU) of the estuary based on biological zonation of salinity zones (Bulger et al., 1993). In the upper estuary, four different groupings were observed which were dominated by typically estuarine and marine species. This pattern fit mostly the polyhaline zonation (16-27 PSU), apart from station P2, considered oligohaline (0.5-5 PSU). In our study, the polyhaline zone showed many varying groupings, with community variations seemingly associated with the sampling year. Few sites were sampled in the polyhaline zone, but great variation in community was shown. Also, no samples were taken in the mesohaline salinity zone according to mean salinity data, which impedes proper classification. Previous studies in the St. Lawrence used only three zones that were not based on biological criteria (polyhaline (>18 PSU), mesohaline (5-18 PSU) and euryhaline (0-5 PSU)) (Laprise & Dodson, 1994), which has proven to impede accurate analysis (Bulger et al., 1993; Mouny & Dauvin, 2002). Our study shows high variation in the polyhaline zone (Bulger biological zonation (16-27 PSU) and many communities were observed, indicating that even 5 zones might not be sufficient to precisely characterize community variations in zooplankton in the St. Lawrence. Precise classification of the communities relative to salinity, with a stronger emphasis on the estuarine transition zone would benefit our understanding of communities along the St. Lawrence salinity gradient.

Even though species distribution varied according to salinity, the number of species observed in fresh water was much lower than in marine waters. Diversity variations along the estuarine transect did not correspond to common patterns observed in estuaries. We did not observe a species minimum near 8 PSU (*Artenminimum*) as defined by Remane (1934). Instead, the lowest values of species richness were found in fresh water. Among crustaceans, small bosminids, cyclopoid copepods, and nauplii are the most abundant within rivers (Pace et al., 1992; Thorp et al., 1994; Basu & Pick, 1997), including the St. Lawrence river (Basu & Kalff, 2000). The life cycle of bosminids and cyclopoid copepods could be indicative of low diversity and abundance in the freshwater zone. These groups found in the FSLE are known



to emerge mostly in spring following diapause, either in copepodite stages or as benthic eggs (Hairston Jr et al., 2000).

Marine environments in temperate climates show less seasonal differences in environmental conditions compared to freshwater systems, which are also characterized by thick ice cover and important seasonal cyclicity. Richness and diversity are higher in the deeper channels of the LEGSL rather than in the USLE, which had been observed in the spring and fall as well (Pepin et al., 2015). According to Pepin *et al.* (2015), diversity showed similar patterns between fall (October-November) and spring (April-May), suggesting that few changes in diversity might occur in the LEGSL in winter, especially when compared to the FSLE and the LSLE. Variation throughout zooplankton communities might occur more in abundance and species life stages rather than in diversity. Species richness alone does not reveal how zooplankton evolves along the environmental gradient since zooplankton is susceptible to be transported to unsuitable habitats (Laprise & Dodson, 1994). Identifying accurately the transition in composition and abundance can help better characterize communities along the St. Lawrence.

### **1.9.2 Composition and abundance in winter**

The freshwater group showed a distinct community as it was highly dissimilar to all other groups; freshwater diplostraca and *Leptodiatomus* sp. were dominant, and few other species were found. Higher diversity and richness have previously been observed near Quebec City in the summer, where common taxa are *Bosmina* sp, various chydorids, *Daphnia* spp., *Ceriodaphnia* spp. and *Polyphemus* spp. as well as *Eurytemora affinis* and some cyclopoid copepods were reported (Casper & Thorp, 2007; Pinel-Alloul et al., 2011). Of the above, cyclopoids and various Diplostraca are known to enter a diapause stage in winter which greatly influences their abundance and distribution in the water column (Hutchinson, 1967; Hairston Jr et al., 2000). *Eurytemora* spp. diapausing eggs are benthic and nauplii release massively in the spring in fresh water bodies (Ban & Minoda, 1992), which might explain why they were absent from the freshwater group. We did find *Eurytemora* spp. at sites P2

and P3, indicating there could be varying life cycles between freshwater and brackish water populations and even between species of this genus, as many are present in that area (Favier & Winkler, 2014; Winkler et al., 2016). It has been shown that local environmental conditions, riverscape connectivity and heterogeneity are all important factors influencing community structure and functional diversity in the FSLE in summer (Massicotte et al., 2014). Fresh water sampling was very limited, and results should therefore be interpreted with caution. A longer transect with a few samples westward and replicates in the FSLE should help better identify freshwater species and categorize additional communities in winter along the St. Lawrence.

Total abundances were higher than hypothesized. Abundances over  $200 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2} \times 10^3$  are much higher than the average of  $50 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2} \times 10^3$  observed in the only available winter data in the LGSL from 1980 (Plourde, 2002). These high abundances compare to data from the GSL in fall and spring from 1999 to 2011 (Pepin et al., 2015). Nevertheless, chl *a* remained low, as expected in winter. Interannual variation did go according to other studies that sampled from spring to fall; abundances in 2019 were higher than in 2018, following observations from Blais *et al.* (2021). Blais *et al.* (2021) reported positive anomalies for *Pseudocalanus* sp., small copepods and warm water associated copepods in the GSL. This resulted in total abundances that were higher in 2019 compared to the previous 5 years. In the present study, 2019 was a year of important ice cover as sea-ice started to form in November, a month earlier than the average (Galbraith et al., 2020). Sea ice conditions in 2018 were close to the average, but ice cover disappeared, up to 5 weeks earlier in some sectors (Galbraith et al., 2019). A shortened duration of ice-cover could impact production and timing of the spring bloom, including zooplankton. In that regard, zooplankton abundances might not follow short-term variability in environmental conditions, but rather represent a sum of yearly variations in environmental conditions, which are intimately linked with phytoplankton production.

It has been argued that most changes in phytoplankton composition and abundance occur in the summer (Schmidt et al., 2020) in temperate systems, but the magnitude and timing of the

sea ice cover could be a determinant key to annual production at high latitudes. Combining ice models in the EGSL, productivity (chl *a*) and zooplankton composition and abundance might help better understand upcoming trends in zooplankton and therefore the food web that relies on it in the EGSL in the spring, summer and fall. Winter blooms can also occur and would affect winter trophic succession. One example of this is a phytoplankton bloom in the Gulf of Maine that also induced a bloom in zooplankton (Durbin et al., 2003), however these winter blooms are poorly documented and understood. This temperate system is also not subject to ice-cover. In this case, the large amount of colder, lower-salinity Scotian Shelf water present at the surface of the central Gulf of Maine may have provided environmental conditions suitable for the initiation of the bloom earlier during the winter. This induced ten times higher abundances in zooplankton than the winter average (Durbin et al., 2003).

### **1.9.3 Main species in the LEGSL**

In the EGSL, the relative abundance of key species varied and may be indicative of differences in their life cycles. The abundance of smaller species, such as *Oithona similis* and *Microcalanus* sp. were the highest of the EGSL. *Microcalanus* sp. was not only very abundant but played a key role in defining our groupings. Very little is known about this species, but its relative abundance (10.04,  $\pm$  9.87%) was comparable to that of previous winter observations in the EGSL (8-12%)(Plourde *et al.*, 2002). *Microcalanus* spp. are considered omnivorous or detritivorous with a reproduction strategy uncoupled from the spring phytoplankton bloom and a cohort developing in autumn and winter (Falkenhaus et al., 1997; Plourde et al., 2002). Considering their life cycle, it seems logical we observed high abundances in winter. Since many other predator species are gaining in abundance, they also decrease in abundance come springtime, as observed by Pepin et al., (2015). These authors sampled mostly in the Gulf in spring and reported relative abundances of only 3.6%, much less than our observations. *O. similis* was the most abundant species overall, as is often the case in Arctic and sub-arctic ecosystems (Zamora-Terol et al., 2014). Overall, small

cyclopoids seem less sensitive to seasonal variation in phytoplankton availability and remain active year-round (Møller et al., 2006; Madsen et al., 2008; Svensen et al., 2011). Changing winter conditions may have less of a pronounced effect on these species, who remained abundant in winter in our study.

The *Calanus* genus is a key group, which present various life cycle strategies. *Calanus hyperboreus* and *C. finmarchicus* maintain themselves through winter by inducing diapause in autumn and only emerge again during the spring bloom, surviving mostly on lipid reserves accumulated through spring and summer (Plourde et al., 2009). These two species present contrasting life strategies as *C. hyperboreus* is a capital breeder, using its reserves to molt into a mature C6 stage and spawn in winter, while *C. finmarchicus* is an income breeder, using the spring bloom to directly fuel reproduction (Conover & Huntley, 1991; Falk-Petersen et al., 2007). *Calanus glacialis*, which was less abundant in our samples, typically relies on a mixed strategy and can accumulate some reserves, while also using the spring bloom to spawn (Søreide et al., 2010; Daase et al., 2013; Bouchard & Fortier, 2020). These strategies have both shown to be effective in their own way, capital breeding is most successful when the feeding season is short and its timing less predictable while under prolonged feeding season, income breeding can be more successful (Varpe et al., 2009; Sainmont et al., 2014). In our study, we observed similar abundances of *C. hyperboreus* and *C. finmarchicus*. Most previous studies in the EGSL have shown higher abundances of *C. finmarchicus* compared to *C. hyperboreus* in the summer, fall and even during winter (Plourde et al., 2002). The winter data comes from 1980 and significant shift in species abundance has been observed since then, which could explain why our winter abundance data differ from those presented by Plourde et al. (2002). *C. finmarchicus*, while in diapause in the bottom layer from early autumn to March/April (Plourde et al., 2001), should still have been sampled even if inactive and waiting for the spring bloom for reproduction. We essentially found *C. finmarchicus* as C5 copepodites (Unpublished data), indicating they were most probably in diapause and no gravid females were caught. *C. hyperboreus* was not only sampled in abundance, but many females showed mature ovaries (Unpublished data). *C. hyperboreus* nauplii were also observed, but the abundance was not estimated since the

200 µm net does not sample nauplii of all species in a quantitative way, therefore only adults and copepodites were considered. This confirmed winter reproduction of this species across the EGSL. These species represent an important source of biomass in the EGSL and many species of fish and cetaceans are highly dependent on them (Plourde et al., 2008), including cod (*Gadus morhua*) (Heath & Lough, 2007), Atlantic mackerel (Plourde et al., 2015), herring (Brosset et al., 2019), redfish (*Sebastes* spp.) (Runge & Lafontaine, 1996; Burns et al., 2020) and the endangered North Atlantic right whale (Sorochan et al., 2019). If the proportions of *Calanus* changes and their size as well, repercussions would be expected across many trophic levels. Since life-history and diapause patterns are influenced by an interaction of many environmental factors (Johnson et al., 2008), it is presumed that variability in winter conditions would affect these species that have developed adaptative strategies to winter. This has been observed in the North Sea planktonic communities, where copepod phenology has been correlated with ocean warming over the last few decades, these changes then cascaded directly into food quality and availability for predator species such as cod (larvae) (Beaugrand et al., 2002).

Since 2012, record-high values of water temperature have been recorded in the GSL on a consistent basis, as much in the deep layers than in surface waters, indicating a changing environment heading towards warmer conditions in the St. Lawrence (Galbraith et al., 2017, 2019, 2020). Varying conditions will invariably influence primary production, and most probably zooplankton (Dudeck et al., 2021). A shift in the relative abundance of species has already been documented in the St. Lawrence system as smaller species (*Pseudocalanus* sp., *Oithona similis*, *Microcalanus* sp.) are seen in higher numbers, while the larger taxa such as *Calanus* spp. have decreased in size and abundance (Plourde et al., 2002, 2011, 2014; Blais et al., 2018, 2021). Altogether, these changes in zooplankton communities seem to be shaped by a combination of changing water-mass properties and of bottom-up controls, however the relative importance of these processes is not yet fully understood (Blais et al., 2021). Species have adapted their phenology to maintain themselves in the harsh conditions encountered in winter and if these conditions keep changing at a rapid pace, quick changes in zooplankton communities may occur during winter.



## **CONCLUSION GÉNÉRALE**

Dans l'optique de dresser un portrait précis des variations spatiales dans l'abondance hivernale des espèces de méso-zooplancton, les communautés ont été identifiées sur un transect de 16 stations, débutant en eau douce (Québec) et allant jusqu'au golfe du Saint-Laurent. Les communautés observées ont permis d'établir que les variations de diversité et d'abondance étaient hautement attribuables aux conditions environnementales, principalement et tel qu'anticipé, au gradient de salinité. L'abondance du zooplancton s'est avérée inférieure à ce qui est observé du printemps à l'automne. Ceci était également attendu considérant la plus faible productivité du milieu engendrée par la diminution de la photopériode et la présence d'un couvert de glace qui résulte en une réduction de la production primaire. Les éléments de discussion relatifs à l'interprétation de nos résultats ayant été détaillés au chapitre 1, cette discussion générale portera plutôt sur les éléments complémentaires suivants, soit la portée de l'étude, les difficultés rencontrées et les perspectives.

## **PORTÉE DE L'ÉTUDE**

### **Transect sur l'ensemble du système Saint-Laurent**

Plusieurs éléments innovateurs permettent à cette étude de se démarquer, notamment la longueur du transect échantillonné, qui s'étendait sur près de 1000 kilomètres. Couvrir une telle distance présente des difficultés logistiques importantes. De plus, le transect estuaire – Golfe du Saint-Laurent est soumis à des marées, courants, vagues qui peuvent représenter un défi important à toute équipe souhaitant y effectuer des recherches. La complexité et la diversité de ces écosystèmes ont maintes fois été étudiées section par section, toutefois le fait

d'échantillonner sur une grande échelle permet des comparatifs plus justes entre les différentes sections puisque le tout est réalisé à la même période et avec les mêmes méthodes, ce qui justifie d'entreprendre des études à une telle échelle. Il est à noter qu'un nouvel échantillonnage hivernal effectué en 2020 a permis d'obtenir un plus grand nombre d'échantillons afin de couvrir le transect avec moins de distance entre les stations. Cette distance réduite est particulièrement importante dans la zone de transition de salinité puisque peu d'échantillons avaient été récoltés lors de la présente étude. Notre étude peut certainement être qualifiée de pionnière dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent, mais de futurs travaux plus poussés sur l'échelle spatiale de l'estuaire et du golfe permettront de mieux cibler des secteurs d'études pour des espèces spécifiques dont la phénologie demeure inconnue sont à souhaiter.

### **Premier regard sur la diversité hivernale**

Une des caractéristiques importantes de ce travail était la période d'échantillonnage. Les deux années d'échantillonnage ont eu lieu en février, période pendant laquelle le recouvrement de glace est généralement important le long de l'estuaire et du Golfe. Cette période n'a que très rarement été échantillonnée vu le besoin d'un brise-glace afin de réaliser ce transect en hiver. Nos résultats ont permis d'avoir un premier aperçu de la diversité et de l'abondance de zooplancton sous la glace. Les stades de vie du zooplancton ont également été identifiés et pourront permettre de mieux comprendre la phénologie des espèces présentes, notamment les périodes du cycle vital qui caractérisent la diapause et la reproduction. Il s'agit d'une étape importante pour mieux définir les cycles des diverses communautés et espèces, fortement influencées par la saisonnalité et, qui demeurent sous-étudiés en océanographie biologique. D'ailleurs, certains taxons d'importance pourraient être identifiés plus précisément avec des méthodes adaptées à celles-ci, afin de pouvoir déterminer les différences parmi certains genres communs, tels chez les *pseudocalanus* spp. et les *microcalanus* spp..



La possibilité d'utiliser les données de 2020 permettra de mieux définir les communautés sous la glace et de comparer l'impact du couvert de glace annuel sur une plus longue période. Sauf dans l'Arctique, il s'agit d'un aspect peu étudié et qui demeure clé dans le début de la productivité annuelle (Leu et al., 2011; Ji et al., 2013).

## **DIFFICULTÉS RENCONTRÉES**

Les résultats trouvés lors de l'étude sont novateurs, mais le fait d'effectuer cet échantillonnage hivernal a toutefois apporté son lot de difficultés. L'utilisation de filets coniques à zooplancton en période hivernale requiert une attention particulière. En effet les filets ont la vilaine tendance de congeler instantanément lors de leur sortie de l'eau lorsque les températures extérieures sont sous le zéro degré Celsius, surtout en milieu d'eau douce. Ceci a mené à des complications, mais nous avons su élaborer des méthodes assurant une récolte standardisée des organismes.

De plus, il n'était pas toujours possible de déployer les filets de façon aisée, des manœuvres pour dégager la glace devaient être effectuées par le brise-glace afin de libérer un espace d'eau de surface suffisant pour le déploiement du filet, mais aussi pour sa sortie de l'eau. La glace dans le filet pouvait bloquer entièrement le godet récoltant le zooplancton, et donc empêcher la récolte de l'échantillon, tout en risquant l'intégrité du filet. Si le frasil en surface se compactait dans le filet, les organismes étaient eux aussi compactés et devenaient impossibles à identifier. Nous avons donc appris à observer ces différents éléments afin de permettre le redéploiement immédiat de l'engin pour obtenir un échantillon idéal. Les cordages gelés ont parfois empêché le décompte régulier de la poulie, empêchant de connaître la profondeur exacte du filet et nécessitant de déployer à nouveau les engins. Pour surmonter, cette difficulté, nous avons rincé le filet à l'eau de mer et apporté rapidement les échantillons dans un laboratoire à température au-dessus de 0°C.

Le caractère opportuniste et multidisciplinaire des missions ne permettait qu'un échantillonnage sur un transect limité et le choix des stations ne dépendait pas seulement des

objectifs de recherche de ce projet. En effet, au-delà de 20 projets de recherches étaient liés à ces missions hivernales, nécessitant une grande coordination des activités de recherche à bord du navire. L'adaptation est toujours de mise dans un contexte de recherche, mais la période hivernale à bord d'un brise-glace ajoute un défi supplémentaire afin d'assurer une standardisation dans les échantillonnages. Cette standardisation est plus que nécessaire afin de pouvoir comparer nos résultats entre eux, mais aussi avec les études effectuées par le passé. Nous croyons toutefois que les ajustements mis en place ont rempli cet objectif.

Les données d'abondance, calculées par  $m^2$ , sont utilisées par grand nombre de chercheurs, notamment dans les suivis du ministère Pêches et Océans Canada et demeurent la plus grande source de données pour l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. Toutefois, cette étude n'était pas coordonnée avec cette instance, ce qui aurait pu permettre de meilleurs comparatifs. Éventuellement, il serait pertinent de consulter les experts gouvernementaux afin de rallier nos objectifs et intégrer les données hivernales avec les données annuelles existantes de phytoplancton et zooplancton, en plus des données environnementales continues qui sont récoltées.

L'identification d'espèces d'eau douce et d'eau salée a également demandé une rigueur supplémentaire et de très nombreux guides d'identification. L'aide de plusieurs collaborateurs provenant de milieux de recherche différents a été nécessaire puisque peu d'études comportent une telle diversité planctonique dans une seule série d'échantillons. Cette étude initiatrice sur le zooplancton hivernal de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent permettra sans doute de planifier de nombreuses études futures et ne fait que jeter un premier coup d'œil sur cette période méconnue, qui représente le point de départ dans le cycle annuel de la chaîne trophique.

## PERSPECTIVES

L'étude du zooplancton en haute latitude et sous la glace n'en est qu'à ses débuts en milieu subarctique-boréal, où la saisonnalité importante cause des fluctuations dans les conditions environnementales. Dans l'optique de compléter les résultats obtenus et détailler la phénologie des espèces importantes, l'intégration des données de sexe et de stade de vie serait hautement bénéfique. Les stades de vies ont été identifiés parmi les échantillons, mais aucun résultat n'a été détaillé dans la présente étude. L'identification des stades de vie pourrait permettre de confirmer la présence des espèces en diapause, surtout si combinée avec des échantillonnages différentiels dans la colonne d'eau. Ceci pourrait permettre de confirmer les hypothèses de l'apport des courants sur la dispersion des espèces selon leur cycle de vie, principalement sur le transport des espèces en diapause. Plourde *et al.* (1993) ont notamment émis l'hypothèse que certaines espèces ne se reproduisaient pas dans l'estuaire et que l'apport d'individus en diapause dans les profondeurs de la couche profonde du chenal Laurentien expliquait la présence de populations qui se maintiennent à cet endroit. La connaissance des stades de vie pourrait d'ailleurs nous renseigner sur la structure des populations et ainsi contribuer aux études de modélisation des dynamiques de populations, permettant d'accroître les connaissances sur la phénologie, mais aussi sur la disponibilité des proies dans une perspective trophique.

L'étude du zooplancton en hiver est aussi primordiale afin de comprendre la dynamique alimentaire de plusieurs espèces de poissons. Quelques espèces à haut potentiel économique se reproduisent à l'hiver et au printemps, l'abondance du zooplancton peut alors être déterminante dans la survie des larves et des juvéniles (Plourde et al., 2008). Il s'agit notamment du cas du flétan atlantique (*Hippoglossus hippoglossus*), dont le cycle de vie demeure peu connu. Des comportements de reproduction ont été observés à l'hiver (Le Bris et al., 2018) et en 2020 quelques larves ont été capturées dans le Golfe du Saint-Laurent au mois de mars lors de la mission Odyssée (données non publiées). La présence et l'abondance de zooplancton peuvent faire la différence entre une forte et une faible cohorte, ce qui peut être déterminant pour la gestion de cette pêcherie pour laquelle une plus grande biomasse est

pêchée année après année depuis 2000. L'étude des larves et juvéniles et une meilleure compréhension de leur alimentation représente une étape critique dans l'analyse de ce poisson au cycle de vie méconnu (Gauthier et al., 2021). De façon plus large, une proportion importante d'espèces se nourrit de zooplancton à un stade ou un autre, la compréhension des cycles du zooplancton peut donc être déterminante pour la dynamique de plus d'une espèce.

Les changements globaux observés au niveau des océans causent des changements marqués dans les conditions environnementales. Ces changements sont susceptibles de modifier l'habitat et donc la distribution des espèces de zooplancton. La présente étude démontre que les conditions environnementales sont déterminantes dans la distribution des communautés de zooplancton. Dans le golfe du Saint-Laurent, la proportion d'eau provenant des courants du Labrador et de l'Atlantique Nord change rapidement depuis plusieurs années ayant un impact sur le phytoplancton et les niveaux trophiques supérieurs (Thibodeau et al., 2018). Des espèces typiquement arctiques, tels *Calanus hyperboreus*, risquent de voir leur distribution se déplacer vers le nord entraînant une diminution de leur abondance dans les régions subarctique-boréales telles que le système du Saint-Laurent. Les changements au niveau du couvert de glace annuel sont attendus et auront potentiellement des effets marqués sur la cyclicité de la productivité primaire en haute latitude. Un échantillonnage a été effectué à l'hiver 2020 sur le même transect que la présente étude et pourrait potentiellement se reproduire dans les années futures, ce qui pourrait permettre d'avoir une série de données permettant de suivre l'écologie des communautés de zooplancton. Des changements dans ces communautés sujettes aux conditions de leur environnement pourraient ainsi refléter les changements de conditions environnementales. Avec leur court cycle de vie, des changements rapides pourraient être observés et devenir un élément clé dans l'impact des changements globaux sur les écosystèmes aquatiques considérant leur rôle dans la chaîne trophique et leur réponse rapide aux changements environnementaux.

Finalement, ce travail soulève l'importance d'inclure les données hivernales pour approfondir la compréhension des systèmes marins sujets à une importante saisonnalité. L'estuaire et le golfe du Saint-Laurent sont des milieux à haute valeur écologique et sont

soumis à d'importantes interventions humaines, il devient nécessaire de poursuivre l'acquisition de connaissances à son sujet afin de jouir de cette valeur de façon pérenne. Le développement des connaissances sur le cycle de vie des espèces de plancton est crucial afin d'obtenir une compréhension plus raffinée du système du Saint-Laurent, surtout considérant leur rôle critique pour une gamme importante d'espèces. La pérennité du suivi à long terme et une compréhension de plus en plus raffinée du système d'étude permettront certainement de tester des hypothèses écologiques de plus en plus complexes et d'accroître notre compréhension globale de systèmes naturels.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Archambault, P., Snelgrove, P. V. R., Fisher, J. A. D., Gagnon, J.-M., Garbary, D. J., Harvey, M., Kenchington, E. L., Lesage, V., Levesque, M., Lovejoy, C., Mackas, D. L., Mckindsey, C. W., Nelson, J. R., Pepin, P., Piché, L., & Poulin, M. (2010). From sea to sea: Canada's three oceans of biodiversity. *PLoS ONE*, *5*, e12182. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012182>
- Attrill, M. J. (2002). A testable linear model for diversity trends in estuaries. *Journal of Animal Ecology*, *71*, 262-269. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00593.x>
- Ban, S., & Minoda, T. (1992). Hatching of diapause eggs of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) collected from lake-bottom sediments. *Journal of Crustacean Biology*, *12*, 51-56. <https://doi.org/10.2307/1548718>
- Barbier, E., Hacker, S., Kennedy, C., Koch, E., Stier, A., & Silliman, B. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, *81*(2), 169–193.
- Basu, B. K., & Kalff, J. (2000). Midsummer plankton development along a large temperate river : the St . Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *57*, 7-15. <https://doi.org/https://doi.org/10.1139/f99-249>
- Basu, B. K., & Pick, F. R. (1997). Phytoplankton and zooplankton development in a lowland, temperate river. *Journal of Plankton Research*, *19*, 237-253.
- Beaugrand, G., Reid, P. C., Ibañez, F., Lindley, J. A., & Edwards, M. (2002). Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, *296*, 1692-1694. <https://doi.org/10.1126/science.1071329>
- Behrenfeld, M. J. (2010). Abandoning sverdrup's critical depth hypothesis on phytoplankton blooms. *Ecology*, *91*, 977-989. <https://doi.org/10.1890/09-1207.1>
- Blais, M., Devine, L., Lehoux, C., Galbraith, P. S., Michaud, S., Plourde, S., & Scarratt, M. (2018). Chemical and biological oceanographic conditions in the Estuary and Gulf of St. Lawrence during 2016. *Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.*, *2018/037*, iv + 61 p.
- Blais, M., Galbraith, P. S., Plourde, S., Devine, L., & Lehoux, C. (2021). Chemical and biological oceanographic conditions in the estuary and gulf of St. Lawrence during 2019. *Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.*, *February*, iv + 66p.

- Bouchard, C., & Fortier, L. (2020). The importance of *Calanus glacialis* for the feeding success of young polar cod: a circumpolar synthesis. *Polar Biology*, *43*, 1095-1107. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02643-0>
- Bourgault, D., & Koutitonsky, V. G. (1999). Real-time monitoring of the freshwater discharge at the head of the St. Lawrence Estuary. *Atmosphere-Ocean*, *37*, 203-220. <https://doi.org/10.1080/07055900.1999.9649626>
- Brosset, P., Doniol-Valcroze, T., Swain, D. P., Lehoux, C., Van Beveren, E., Mbaye, B. C., Emond, K., & Plourde, S. (2019). Environmental variability controls recruitment but with different drivers among spawning components in Gulf of St. Lawrence herring stocks. *Fisheries Oceanography*, *28*, 1-17. <https://doi.org/10.1111/fog.12272>
- Brown, K. A., Holding, J. M., & Carmack, E. C. (2020). Understanding regional and seasonal variability is key to gaining a pan-Arctic perspective on Arctic ocean freshening. *Frontiers in Marine Science*, *7*, 1-25. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00606>
- Bulger, A. J., Hayden, B. P., Monaco, M. E., Nelson, D. M., & McCormick-Ray, M. G. (1993). Biologically-based estuarine salinity zones derived from a multivariate analysis. *Estuaries*, *16*, 311. <https://doi.org/10.2307/1352504>
- Burns, C. M., Lauzon, F., Plourde, S., Sirois, P., & Robert, D. (2020). Interannual variability of diet composition and prey preference of larval redfish (*Sebastes* spp.) in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Plankton Research*, *42*, 581-594.
- Casper, A. F., & Thorp, J. H. (2007). Diel and lateral patterns of zooplankton distribution in the St. Lawrence River. *River Research and Applications*, *23*, 73-85. <https://doi.org/10.1002/rra.966>
- Chiswell, S. M. (2011). Annual cycles and spring blooms in phytoplankton: Don't abandon Sverdrup completely. *Marine Ecology Progress Series*, *443*, 39-50. <https://doi.org/10.3354/meps09453>
- Clarke, K. R., & Gorley, R. N. (2015). Getting started with PRIMER v7. *PRIMER-E: Plymouth, Plymouth Marine Laboratory*, 20.
- Cognetti, G., & Maltagliati, F. (2000). Biodiversity and adaptive mechanisms in brackish water fauna. *Marine Pollution Bulletin*, *40*, 7-14. [https://doi.org/10.1016/s0025-326x\(99\)00173-3](https://doi.org/10.1016/s0025-326x(99)00173-3)
- Collins, N., & Williams, R. (1982). Zooplankton communities in the Bristol channel and Severn estuary. *Marine Ecology Progress Series*, *9*, 1-11. <https://doi.org/10.3354/meps009001>

- Conover, R. J., & Huntley, M. (1991). Copepods in ice-covered seas-Distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycle strategies in polar seas. *Journal of Marine Systems*, 2, 1-41. [https://doi.org/10.1016/0924-7963\(91\)90011-I](https://doi.org/10.1016/0924-7963(91)90011-I)
- Daase, M., Falk-Petersen, S., Varpe, Ø., Darnis, G., Søreide, J. E., Wold, A., Leu, E., Berge, J., Philippe, B., & Fortier, L. (2013). Timing of reproductive events in the marine copepod *Calanus glacialis*: a pan-Arctic perspective. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70, 871-884. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0401>
- Davis, C. S. (1987). Components of the zooplankton production cycle in the temperate ocean. *Journal of Marine Research*, 45, 947-983. <https://doi.org/10.1357/002224087788327208>
- Descroix, A., Harvey, M., Roy, S., & Galbraith, P. (2005a). Macrozooplankton community patterns driven by water circulation in the St. Lawrence marine system, Canada. *Marine Ecology Progress Series*, 302, 103-119. <https://doi.org/10.3354/meps302103>
- Descroix, A., Harvey, M., Roy, S., & Galbraith, P. S. (2005b). Macrozooplankton community patterns driven by water circulation in the St. Lawrence marine system, Canada. *Marine Ecology Progress Series*, 302, 103-119. <https://doi.org/10.3354/meps302103>
- Drinkwater, K. F., Pettipas, R. G., Bugden, G. L., & Langille, P. (1999). Climatic data for the Northwest Atlantic: a sea ice database for the Gulf of St. Lawrence and the Scotian Shelf. *Fisheries & Oceans Canada, Maritimes Region, Ocean Sciences Division, Bedford Institute of Oceanography*, 134.
- Dudeck, T., Rohlf, N., Möllmann, C., & Hufnagl, M. (2021). Winter zooplankton dynamics in the English Channel and southern North Sea: trends and drivers from 1991 to 2013. *Journal of Plankton Research*, 43, 244-256. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab011>
- Durbin, E., Campbell, R., Casas, M., Ohman, M., Barbara, N., Runge, J., & Wagner, M. (2003). Interannual variation in phytoplankton blooms and zooplankton productivity and abundance in the Gulf of Maine during winter. *Marine Ecology Progress Series*, 254, 81-100. <https://www.int-res.com/articles/meps2003/254/m254p081.pdf>
- Edwards, M., & Richardson, A. J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430, 881-884. <https://doi.org/10.1038/nature02808>
- El-Sabh, M., & Silverberg, N. (1990). Oceanography of a large-scale estuarine system: the St. Lawrence. Dans S. S. & B. Media, *Coastal and Estuarine Studies*. New York. 434p.



- Elliott, M., & Whitfield, A. K. (2011). Challenging paradigms in estuarine ecology and management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 94, 306-314. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.06.016>
- Falk-Petersen, S., Mayzaud, P., Kattner, G., & Sargent, J. R. (2009). Lipids and life strategy of Arctic Calanus. *Marine Biology Research*, 5, 18-39. <https://doi.org/10.1080/17451000802512267>
- Falk-Petersen, S., Pavlov, V., Timofeev, S., & Sargent, J. R. (2007). Climate variability and possible effects on arctic food chains: The role of Calanus. *Arctic Alpine Ecosystems and People in a Changing Environment, 2002*, 147-166. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-48514-8\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-540-48514-8_9)
- Falkenhaus, T., Tande, K., & Timonin, A. (1997). Spatio-temporal patterns in the copepod community in Malangen, Northern Norway. *Journal of Plankton Research*, 19, 449-468. <https://doi.org/10.1093/plankt/19.4.449>
- Favier, J. B., & Winkler, G. (2014). Coexistence, distribution patterns and habitat utilization of the sibling species complex Eurytemora affinis in the St Lawrence estuarine transition zone. *Journal of Plankton Research*, 36, 1247-1261. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu063>
- Frederiksen, M., Edwards, M., Richardson, A. J., Halliday, N. C., & Wanless, S. (2006). From plankton to top predators: Bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology*, 75, 1259-1268. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01148.x>
- Galbraith, P. S. (2006). Winter water masses in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Geophysical Research*, 111, 23. <https://doi.org/10.1029/2005jc003159>
- Galbraith, P. S., Chassé, J., Caverhill, C., Nicot, P., Gilbert, D., Lefaiivre, D., & Lafleur, C. (2018). Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2017. *Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.*, 1, v + 79 p.
- Galbraith, P. S., Chassé, J., Caverhill, C., Nicot, P., Gilbert, D., Lefaiivre, D., & Lafleur, C. (2019). Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2018. *Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.*, 1, iv + 79p.
- Galbraith, P. S., Chassé, J., Caverhill, C., Nicot, P., Gilbert, D., Pettigrew, B., Lefaiivre, D., Brickman, D., Devine, L., & Lafleur, C. (2017). Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2016. *Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.*, v + 91p.
- Galbraith, P. S., Chassé, J., Shaw, J., Dumas, J., Caverhill, C., Lefaiivre, D., & Lafleur, C.

- (2020). Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2019. *Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.*, 1, iv + 84p.
- Gauthier, C., Desgagnés, M., Robert, D., Le Bris, A., Fisher, J., Dumont, D., & Sirois, P. (2021). Rétablissement du flétan atlantique dans le golfe du Saint-Laurent : état des connaissances biologiques et défis de gestion. *Le Naturaliste canadien*, 145, 49-61. <https://doi.org/https://doi.org/10.7202/1080622ar>
- Gilbert, D., & Pettigrew, B. (1997). Interannual variability (1948-1994) of the CIL core temperature in the Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 57-67. <https://doi.org/10.1139/f96-160>
- Gregory, B., Christophe, L., & Martin, E. (2009). Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology*, 15, 1790-1803. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01848.x>
- Hairton Jr, N. G., Hansen, A.-M., & Schaffner, W. R. (2000). The effect of diapause emergence on the seasonal dynamics of a zooplankton assemblage. *Freshwater Biology*, 45, 133-145. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00386.x>
- Hays, G. C., Richardson, A. J., & Robinson, C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 337-344. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.03.004>
- Heath, M. R., & Lough, R. G. (2007). A synthesis of large-scale patterns in the planktonic prey of larval and juvenile cod (*Gadus morhua*). *Fisheries Oceanography*, 16, 169-185.
- Hirche, H. J. (1996). Diapause in the marine copepod, *Calanus finmarchicus* — a review. *Ophelia*, 44, 129-143. <https://doi.org/10.1080/00785326.1995.10429843>
- Hutchinson, G. E. (1967). Introduction to lake biology and the limnoplankton. Dans *A Treatise on Limnology*. John Wiley & Sons, Inc. New York. 1115p.
- Ji, R., Jin, M., & Varpe, Ø. (2013). Sea ice phenology and timing of primary production pulses in the Arctic Ocean. *Global Change Biology*, 19, 734-741. <https://doi.org/10.1111/gcb.12074>
- Johnson, C. L., Leising, A. W., Runge, J. A., Head, E. J. H., Pepin, P., Plourde, S., & Durbin, E. G. (2008). Characteristics of *Calanus finmarchicus* dormancy patterns in the Northwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 65, 339-350. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm171>
- Kimmerer, W. J., Bureau, J. R., & Bennett, W. A. (1998). Tidally oriented vertical migration

- and position maintenance of zooplankton in a temperate estuary. *Limnology and Oceanography*, 43, 1697-1709. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.7.1697>
- Lalande, C., Nöthig, E. M., Bauerfeind, E., Hardge, K., Beszczynska-Möller, A., & Fahl, K. (2016). Lateral supply and downward export of particulate matter from upper waters to the seafloor in the deep eastern Fram Strait. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 114, 78-89. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.04.014>
- Laprise, R., & Dodson, J. J. (1994). Environmental variability as a factor controlling spatial patterns in distribution and species diversity of zooplankton in the St Lawrence Estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 107, 67-82.
- Le Bris, A., Fisher, J. A. D., Murphy, H. M., Galbraith, P. S., Castonguay, M., Loher, T., & Robert, D. (2018). Migration patterns and putative spawning habitats of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in the Gulf of St. Lawrence revealed by geolocation of pop-up satellite archival tags. *ICES Journal of Marine Science*, 75, 135-147. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx098>
- Legendre, L., Gosselin, M., Hirche, H.-J., Kattner, G., & Rosenberg, G. (1993). Environmental control and potential fate of size-fractionated phytoplankton production in the Greenland Sea (75° N). *Marine Ecology Progress Series*, 98, 297-313. <https://doi.org/10.3354/meps098297>
- Leu, E., Søreide, J. E., Hessen, D. O., Falk-Petersen, S., & Berge, J. (2011). Consequences of changing sea-ice cover for primary and secondary producers in the European Arctic shelf seas: Timing, quantity, and quality. *Progress in Oceanography*, 90, 18-32. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.004>
- Levasseur, C. (1996). *Biologie marine : applications aux eaux du Saint-Laurent*. Centre Collegial de Developpement de Materiel Didactique. <https://books.google.ca/books?id=qDKFPQAACAAJ>
- Lucotte, M., & d'Anglejan, B. (1986). Seasonal control of the Saint-Lawrence maximum turbidity zone by tidal-flat sedimentation. *Estuaries*, 9, 84-94. <https://doi.org/10.2307/1351940>
- Mackas, D. L., & Beaugrand, G. (2010). Comparisons of zooplankton time series. *Journal of Marine Systems*, 79, 286-304. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.11.030>
- Madsen, S. D., Nielsen, T. G., & Hansen, B. W. (2008). Annual population development and production by small copepods in Disko Bay, western Greenland. *Marine Biology*, 155, 63-77. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-1007-y>

- Maps, F., Record, N. R., & Pershing, A. J. (2014). A metabolic approach to dormancy in pelagic copepods helps explaining inter- and intra-specific variability in life-history strategies. *Journal of Plankton Research*, *36*, 18-30. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt100>
- Maps, F., Zakardjian, B. A., Plourde, S., & Saucier, F. J. (2011). Modeling the interactions between the seasonal and diel migration behaviors of *Calanus finmarchicus* and the circulation in the Gulf of St. Lawrence (Canada). *Journal of Marine Systems*, *88*, 183-202. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.04.004>
- Massicotte, P., Frenette, J. J., Proulx, R., Pinel-Alloul, B., & Bertolo, A. (2014). Riverscape heterogeneity explains spatial variation in zooplankton functional evenness and biomass in a large river ecosystem. *Landscape Ecology*, *29*, 67-79. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9946-1>
- McLaren, I. A., Tremblay, M. J., Corkett, C. J., & Roff, J. C. (1989). Copepod production on the Scotian Shelf based on life-history analyses and laboratory bearings. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *46*, 560-583. <https://doi.org/10.1139/f89-074>
- McLusky, D. S., & Elliott, M. (2007). Transitional waters: a new approach, semantics or just muddying the waters? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *71*, 359-363.
- Melle, W., Runge, J., Head, E., Plourde, S., Castellani, C., Licandro, P., Pierson, J., Jonasdottir, S., Johnson, C., Broms, C., Debes, H., Falkenhaus, T., Gaard, E., Gislason, A., Heath, M., Niehoff, B., Nielsen, T. G., Pepin, P., Stenevik, E. K., & Chust, G. (2014). The North Atlantic Ocean as habitat for *Calanus finmarchicus*: Environmental factors and life history traits. *Progress in Oceanography*, *129*, 244-284. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.04.026>
- Mills, E. L. (1969). The community concept in marine zoology, with comments on continua and instability in some marine communities: A review. *Journal of the fisheries board of canada*, *26.6*, 1415-1428.
- Møller, E. F., Nielsen, T. G., & Richardson, K. (2006). The zooplankton community in the Greenland Sea: Composition and role in carbon turnover. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *53*, 76-93. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.09.007>
- Morissette, L., Hammill, M. O., & Savenkoff, C. (2006). The trophic role of marine mammals in the Northern Gulf of St. Lawrence. *Marine Mammal Science*, *22*, 74-103. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2006.00007.x>
- Mouny, P., & Dauvin, J. C. (2002). Environmental control of mesozooplankton community

- structure in the seine estuary (English Channel). *Oceanologica Acta*, 25, 13-22.  
[https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(01\)01177-X](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(01)01177-X)
- Niehoff, B., Nielsen, T. G., Falkenhaus, T., Chust, G., Stenevik, E. K., Gaard, E., Castellani, C., Pierson, J., Jonasdottir, S., Melle, W., Licandro, P., Johnson, C., Head, E., Debes, H., Runge, J., Plourde, S., Gislason, A., Heath, M., Broms, C., & Pepin, P. (2014). The North Atlantic Ocean as habitat for *Calanus finmarchicus*: Environmental factors and life history traits. *Progress in Oceanography*, 129, 244-284.  
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.04.026>
- Ohman, M. D., & Runge, J. A. (1994). Sustained fecundity when phytoplankton resources are in short supply: Omnivory by *Calanus finmarchicus* in the Gulf of St. Lawrence. Dans *Limnol. Oceanogr* (Vol. 39).  
<https://doi.org/https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.1.0021>
- Ormańczyk, M. R., Głuchowska, M., Olszewska, A., & Kwasniewski, S. (2017). Zooplankton structure in high latitude fjords with contrasting oceanography (Hornsund and Kongsfjorden, Spitsbergen). *Oceanologia*, 59, 508-524.  
<https://doi.org/10.1016/j.oceano.2017.06.003>
- Overholtz, W. J., & Link, J. S. (2007). Consumption impacts by marine mammals, fish, and seabirds on the Gulf of Maine–Georges Bank Atlantic herring (*Clupea harengus*) complex during the years 1977–2002. *ICES Journal of Marine Science*, 64, 83-96.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsl009>
- Pace, M. L., Findlay, S. E. G., & Lints, D. (1992). Zooplankton in advective environments: the Hudson River community and a comparative analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 1060-1069.
- Peck, L. S. (2018). Antarctic marine biodiversity: adaptations, environments and responses to change. *Oceanography and Marine Biology*.
- Pepin, P., Johnson, C. L., Harvey, M., Casault, B., Chassé, J., Colbourne, E. B., Galbraith, P. S., Hebert, D., Lazin, G., Maillet, G., Plourde, S., & Starr, M. (2015). A multivariate evaluation of environmental effects on zooplankton community structure in the western North Atlantic. *Progress in Oceanography*, 134, 197-220.  
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.01.017>
- Pinel-Alloul, B., Cusson, E., & Aldamman, L. (2011). Diversity and spatial distribution of copepods in the St. Lawrence River. Dans *Crustaceana monographs* (Brill, p. 425-459).  
[https://doi.org/10.1163/9789004188280\\_020](https://doi.org/10.1163/9789004188280_020)
- Plourde, S., Castonguay, M., Runge, J. A., Robert, D., & Fortier, L. (2008). Copepod

- production drives recruitment in a marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65, 1528-1531. <https://doi.org/10.1139/f08-126>
- Plourde, S., Dodson, J. J., Runge, J. A., & Therriault, J. C. (2002). Spatial and temporal variations in copepod community structure in the lower St. Lawrence Estuary, Canada. *Marine Ecology Progress Series*, 230, 211-224. <https://doi.org/10.3354/meps230211>
- Plourde, S., Grégoire, F., Lehoux, C., Galbraith, P. S., Castonguay, M., & Ringuette, M. (2015). Effect of environmental variability on body condition and recruitment success of Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus* L.) in the Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Oceanography*, 24, 347-363. <https://doi.org/10.1111/fog.12113>
- Plourde, S., Joly, P., Runge, J. A., Dodson, J., & Zakardjian, B. (2003). Life cycle of *Calanus hyperboreus* in the lower St. Lawrence Estuary and its relationship to local environmental conditions. *Marine Ecology Progress Series*, 255, 219-233. <https://doi.org/10.3354/meps255219>
- Plourde, S., Joly, P., Runge, J. A., Zakardjian, B., & Dodson, J. J. (2001). Life cycle of *Calanus finmarchicus* in the lower St. Lawrence Estuary: the imprint of circulation and late timing of the spring phytoplankton bloom. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 647-658. <https://doi.org/10.1139/cjfas-58-4-647>
- Plourde, S., Joly, P., Runge, J. A., Zakardjian, B., & Dodson, J. J. (2011). Life cycle of *Calanus finmarchicus* in the lower St. Lawrence Estuary: the imprint of circulation and late timing of the spring phytoplankton bloom. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 647-658. <https://doi.org/10.1139/f01-006>
- Plourde, S., Pepin, P., & Head, E. J. H. (2009). Long-term seasonal and spatial patterns in mortality and survival of *Calanus finmarchicus* across the Atlantic Zone Monitoring Programme region, Northwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 66, 1942-1958. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp167>
- Plourde, S., & Runge, J. A. (1993). Reproduction of the planktonic copepod *Calanus finmarchicus* in the lower St Lawrence Estuary: Relation to the cycle of phytoplankton production and evidence for a Calanus pump. *Marine Ecology Progress Series*, 102, 217-228. <https://doi.org/10.3354/meps102217>
- Plourde, S., Starr, M., Devine, L., St-Pierre, J.-F., St-Amand, L., Joly, P., & Galbraith, P. S. (2014). Chemical and biological oceanographic conditions in the Estuary and Gulf of St. Lawrence during 2011 and 2012. *Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.*, 2014/049, v + 46 p.
- Remane, A. (1934). Die Gastrotrichen des Küstengrundwassers von Schilksee. *Aus den Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein*, 20, 473-478.

- Romero, N., Silverberg, N., Roy, S., & Lovejoy, C. (2000). Sediment trap observations from the Gulf of St. Lawrence and the continental margin of eastern Canada. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47, 545-583. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(99\)00118-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(99)00118-6)
- Ru Cheng Tian, Vézina, A. F., Starr, M., & Saucier, F. (2001). Seasonal dynamics of coastal ecosystems and export production at high latitudes: A modeling study. *Limnology and Oceanography*, 46, 1845-1859. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.1845>
- Runge, J. A., & Lafontaine, Y. De. (1996). Characterization of the pelagic ecosystem in surface waters of the northern Gulf of St. Lawrence in early summer: the larval redfish-Calanus-microplankton interaction. *Fisheries Oceanography*, 5, 21-37.
- Runge, J. A., & Simard, Y. (1990). Zooplankton of the St. Lawrence Estuary : the imprint of physical processes on its composition and distribution. *Oceanography of a large-scale estuarine system : the St. Lawrence.*, 39, 297-320. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7534-4\\_13](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7534-4_13)
- Rysgaard, S., Nielsen, T. G., & Hansen, B. W. (1999). Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland. *Marine Ecology Progress Series*, 179, 13-25. <https://doi.org/10.3354/meps179013>
- Sainmont, J., Andersen, K. H., Varpe, Ø., & Visser, A. W. (2014). Capital versus income breeding in a seasonal environment. *The American Naturalist*, 184, 466-476. <https://doi.org/10.1086/677926>
- Saucier, F. J., Roy, F., Senneville, S., Smith, G., Lefavre, D., Zakardjian, B., & Dumais, J.-F. (2009). Modélisation de la circulation dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent en réponse aux variations du débit d'eau douce et des vents. *Revue des sciences de l'eau/Journal of Water Science*, 22, 159-176. <https://doi.org/10.7202/037480ar>
- Schmidt, K., Birchill, A. J., Atkinson, A., Brewin, R. J. W., Clark, J. R., Hickman, A. E., Johns, D. G., Lohan, M. C., Milne, A., Pardo, S., Polimene, L., Smyth, T. J., Tarran, G. A., Widdicombe, C. E., Woodward, E. M. S., & Ussher, S. J. (2020). Increasing picocyanobacteria success in shelf waters contributes to long-term food web degradation. *Global Change Biology*, 26, 5574-5587. <https://doi.org/10.1111/gcb.15161>
- Schultz, M., Nielsen, T. G., Møller, E. F., & Irigoien, X. (2020). The importance of temperature and lipid accumulation for initiation and duration of *Calanus hyperboreus* spawning. *Journal of Plankton Research*, 42, 159-171. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbaa003>

- Søreide, J. E., Leu, E., Berge, J., Graeve, M., & Falk-Petersen, S. (2010). Timing of blooms, algal food quality and *Calanus glacialis* reproduction and growth in a changing Arctic. *Global Change Biology*, no-no. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02175.x>
- Sorochan, K. A., Plourde, S., Morse, R., Pepin, P., Runge, J., Thompson, C., & Johnson, C. L. (2019). North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*) and its food: (II) interannual variations in biomass of *Calanus* spp. on western North Atlantic shelves. *Journal of Plankton Research*, *41*, 687-708. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbz044>
- Steele, J. H., Collie, J. S., Bisagni, J. J., Gifford, D. J., Fogarty, M. J., Link, J. S., Sullivan, B. K., Sieracki, M. E., Beet, A. R., Mountain, D. G., Durbin, E. G., Palka, D., & Stockhausen, W. T. (2007). Balancing end-to-end budgets of the Georges Bank ecosystem. *Progress in Oceanography*, *74*, 423-448. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.05.003>
- Svensen, C., Seuthe, L., Vasilyeva, Y., Pasternak, A., & Hansen, E. (2011). Zooplankton distribution across Fram Strait in autumn: Are small copepods and protozooplankton important? *Progress in Oceanography*, *91*, 534-544. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.08.001>
- Tee, K.-T., & Lim, T.-H. (1987). The freshwater pulse—a numerical model with application to the St. Lawrence Estuary. *Journal of Marine Research*, *45*, 871-909. <https://doi.org/10.1357/002224087788327127>
- Telesh, I. V., Schubert, H., & Skarlato, S. O. (2011). Revisiting Remane ' s concept : evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohalinicum of the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, *421*, 1-11. <https://doi.org/10.3354/meps08928>
- Thibodeau, B., Not, C., Zhu, J., Schmittner, A., Noone, D., Tabor, C., Zhang, J., & Liu, Z. (2018). Last century warming over the canadian Atlantic shelves linked to weak Atlantic meridional overturning circulation. *Geophysical Research Letters*, *45*, 12-376.
- Thorp, J. H., Black, A. R., Haag, K. H., & Wehr, J. D. (1994). Zooplankton assemblages in the Ohio River: seasonal, tributary, and navigation dam effects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *51*, 1634-1643.
- Tian, R. C., Vézina, A., Legendre, L., Ingram, R. G., Klein, B., Packard, T., Roy, S., Savenkoff, C., Silverberg, N., Therriault, J. C., & Tremblay, J. E. (2000). Effects of pelagic food-web interactions and nutrient remineralization on the biogeochemical cycling of carbon: A modeling approach. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *47*, 637-662. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(99\)00121-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(99)00121-6)



- Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, *45*, 471-493.
- Truong, T. S.-H., Nguyen, C., Lam, N.-N., & Jensen, K. T. (2014). Seasonal and spatial distribution of mesozooplankton in a tropical estuary, Nha Phu, South Central Viet Nam. *Biologia*, *69*, 80-91. <https://doi.org/10.2478/s11756-013-0289-9>
- Turner, J. T. (2004). The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zoological Studies*, *43*, 255-266.
- Tyrrell, M. C., Link, J. S., Moustahfid, H., & Overholtz, W. J. (2008). Evaluating the effect of predation mortality on forage species population dynamics in the Northeast US continental shelf ecosystem using multispecies virtual population analysis. *ICES Journal of Marine Science*, *65*, 1689-1700. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn185>
- van der Plas, F. (2019). Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews*, *94*, 1220-1245.
- Varpe, Ø., Jørgensen, C., Tarling, G. A., & Fiksen, Ø. (2009). The adaptive value of energy storage and capital breeding in seasonal environments. *Oikos*, *118*, 363-370. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17036.x>
- Whitfield, A. K., Elliott, M., Basset, A., Blaber, S. J. M., & West, R. J. (2012). Estuarine , coastal and shelf science paradigms in estuarine ecology; A review of the Remane diagram with a suggested revised model for estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *97*, 78-90. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.11.026>
- Winkler, G., Cabrol, J., & Favier, J.-B. (2016). La diversité, la répartition et l'écologie du complexe d'espèces cryptiques Euytemora affinis, dans la zone d'alevinage de l'estuaire moyen du Saint-Laurent. *Le Naturaliste canadien*, *140*, 7. <https://doi.org/10.7202/1036498ar>
- Winkler, G., Dodson, J. J., Bertrand, N., Thivierge, D., & Vincent, W. F. (2003). Trophic coupling across the St. Lawrence river estuarine transition zone. *Marine Ecology Progress Series*, *251*, 59-73. <https://doi.org/10.3354/meps251059>
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Jackson, J. B. C., Lotze, H. K., Micheli, F., Palumbi, S. R., Sala, E., Selkoe, K. A., Stachowicz, J. J., & Watson, R. (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, *314*, 787-790. <https://doi.org/10.1126/science.1132294>
- Zamora-Terol, S., Kjellerup, S., Swalethorp, R., Saiz, E., & Nielsen, T. G. (2014). Population dynamics and production of the small copepod *Oithona* spp. in a subarctic fjord of West

Greenland. *Polar Biology*, 37, 953-965. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1493-y>



