







Université du Québec  
à Rimouski

**Différenciation de la niche trophique du complexe d'espèces  
cryptiques de *Neomysis americana* dans l'estuaire du  
Saint-Laurent**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

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

PAR

© JOSE JAIME GARCÍA GONZÁLEZ

**Mai 2024**



**Composition du jury :**

**Fanny Noisette, présidente du jury, Université du Québec à Rimouski**

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

**Réjean Tremblay, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Christian Nozais, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Jory Cabrol, codirecteur de recherche, Pêches et Océans Canada**

**Rémi Sonier, examinateur externe. Pêches et Océans Canada**

Dépôt initial le 18 décembre 2023

Dépôt final le 9 mai 2024



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 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.



A mis papás...Tenerlos en mi vida ha sido mi soporte y una bendición de Dios, al que amamos con el alma. Paula que nuestras risas sigan resonando juntas y que los momentos felices se multipliquen. Aquí el fruto de nuestro esfuerzo.





## REMERCIEMENTS

On laisse toujours les remerciements pour la fin. Cependant, l'encouragement et la disponibilité de personnes exceptionnelles ont permis un accompagnement sans égal tout au long d'un grand projet qui approche de sa conclusion. Il est précisément temps de vous exprimer ma gratitude. Tout d'abord je voudrai remercier à tous les personnes impliquées pendant la campagne d'échantillonnage de l'été 2021: Bruno Cayouette merci pour ta persévérance durant la pêche de nos mysidacés, Jean-Sébastien Deschênes, Sylvain Blondeau, Geneviève Dupéré, Enrick Dore Jacques, Leïla Brunner, Marine Cailleau, Lauriane Belles-Isles, Isadora Desmarais-Lacourse, Mélanie Simard, Dominique Lavallée, Pascal Rioux et Mathieu Babin.

Lucienne Chenard, merci pour ton encouragement. Il est toujours agréable de savoir que tu es de notre côté lors de l'identification de taxons complexes. Catherine Brault, merci également pour tes explications sur la morphologie des mysidacés. Merci beaucoup, Marine Holbach, de m'avoir enseigné la méthode d'extraction des acides gras et surtout pour ta disponibilité à répondre à mes innombrables questions. À Luis Ávila, mon camarade, la personne qui a partagé avec moi tous les cours, presque toutes les campagnes d'échantillonnages, ainsi que tous les congrès, en plus d'avoir quitté notre pays au même moment. Merci, mon ami, pour les expériences accumulées. À Mélanie Santo, une personne exceptionnelle toujours prête à résoudre des difficultés et surtout à aider. J'ai beaucoup apprécié travailler avec toi lors de notre sortie sur le terrain, merci pour les dialogues et les échanges d'idées.

Je tiens également à remercier Jory Cabrol pour la révision du mémoire. Nos réunions ont toujours été un moyen d'éclaircir mes idées et de trouver des solutions à mes questions. Merci beaucoup pour tes recommandations et tes retours; tu as bien fait le travail de coauteur et codirecteur. Réjean Tremblay merci pour tes corrections et la clarté de tes

opinions et commentaires, tu as la justesse et la rigurosité en abordant les sujets que tu maîtrises. J'ai beaucoup appris grâce à tes retours et commentaires. À Christian Nozais merci pour tes apports et commentaires, j'ai appris beaucoup d'écologie et la conceptualisation de base grâce à tes questions et commentaires.

Gesche, je tiens à te remercier sincèrement pour la patience dont tu as fait preuve en m'expliquant les différents aspects nécessaires à chaque étape de ce projet. Merci de m'avoir offert l'opportunité de travailler à tes côtés. Je tiens à souligner combien j'apprécie le fait de savoir que j'ai une directrice compétente, capable de gérer avec perfection les sujets qui l'intéressent, tout en conservant une dimension humaine pleine de qualités. Je te suis profondément reconnaissant, car le rêve de venir au Canada pour poursuivre une maîtrise s'est largement matérialisé grâce à ton soutien et à la confiance que tu m'as accordés dès le début de cette aventure.

Merci Annie Duchesne, tu n'imagines pas à quel niveau ta présence dans nos vies est importante. Merci d'être toujours avec nous, quel bonheur de t'avoir connu, je suis chanceux de savoir que tu as fait partie de ce processus, tes dialogues assertifs, toujours convenables. Finalement, comment pourrais-je oublier ma principale source de motivation et de force, ma famille. Tout ce que j'ai accompli jusqu'à présent est en accord avec le soutien et l'encouragement constants que vous m'avez prodigués. Les défis que j'ai dû surmonter, nous les avons affrontés ensemble, et la joie de conclure ce chemin m'appartient autant qu'à vous. Merci pour vos prières, sans aucun doute, Dieu a toujours été avec nous.



## RÉSUMÉ

Les mysidacés, dont *Neomysis americana*, jouent un rôle primordial dans des réseaux trophiques estuariens et côtiers, particulièrement dans la zone de transition estuarienne du Saint-Laurent où ils dominent le macrozooplancton. *N. americana* est un complexe d'espèces cryptiques avec deux clades (A et B) génétiquement différenciés présentant une ségrégation spatiale partielle. Les connaissances sur la divergence écologique entre les deux clades sont cependant encore très limitées. Cette étude vise à évaluer s'il existe une différenciation des niches trophiques du complexe d'espèces *N. americana* dans l'estuaire du Saint-Laurent. Dans ce projet, nous testons deux hypothèses : premièrement, si les clades A et B du complexe d'espèces cryptiques de *N. americana* présentent une différenciation de la niche trophique, basée sur l'évaluation de leur sélectivité trophique. Deuxièmement, nous avons testé si le régime alimentaire du clade A reste stable entre deux habitats, soit la zone de turbidité maximale (mésohalin; ZTM) et la zone polyhaline de l'estuaire maritime (décrit RDL). Pour caractériser les niches trophiques et l'alimentation de *N. americana*, nous utilisons une approche multimarqueurs, soit les acides gras (AG) et les isotopes stables. Nos résultats ont réfuté la présence d'une différenciation de la niche trophique entre les clades A et B. En outre, des distinctions significatives ont émergé au sein du clade A entre les habitats étudiés. Ces variations semblent liées aux conditions environnementales spécifiques de chaque habitat et à la disponibilité des ressources alimentaires. D'autre part, bien que les profils en acides gras diffèrent entre les habitats, la capacité sélective de rétention de *N. americana* dans ses lipides de réserve, comprenant des acides gras essentiels tels que l'EPA (acide eicosapentaénoïque), le DHA (acide docosahexaénoïque) et l'acide arachidonique, en fait une proie de qualité garantissant le transfert énergétique vers les niveaux trophiques supérieurs. Notre étude met en lumière la capacité de *N. americana* à exploiter une variété de sources alimentaires, ce qui confirme son statut d'espèce généraliste. Cependant, cette étude montre également que cette espèce peut présenter des préférences alimentaires marquées dans des habitats spécifiques, sans qu'une distinction soit faite entre clades.

Mots clés : mysidacé, marqueurs, isotopes, acides gras, cryptique, niche, trophique

## ABSTRACT

Mysids, including *Neomysis americana*, play a crucial role in estuarine and coastal trophic web, particularly in the estuarine transition zone of the St. Lawrence where they dominate the macrozooplankton. *N. americana* is a cryptic species complex of two genetically differentiated clades (A and B) exhibiting spatial segregation in the St. Lawrence estuary. Knowledge regarding ecological divergence between the two clades, however, remains limited. This study aims to assess whether trophic niches are different within the *N. americana* species complex in the estuary. We tested two hypotheses: first, whether clades A and B of the cryptic complex of *N. americana* show differentiation in trophic niche, based on the assessment of their trophic selectivity. Secondly, we examined whether the feeding regime of clade A remains stable between two different habitats (one in the maximum turbidity zone, mesohaline (ZTM), and the other in the polyhaline zone of the estuary, RDL). To characterize trophic niches and feeding capacity of *N. americana*, we employed a multi-marker approach, including fatty acids (FA) and stable isotopes. The hypothesis, that trophic niches differ between clades A and B was rejected. Additionally, significant distinctions emerged within the clade A between the studied habitats. These variations appear to be linked to the specific environmental conditions of each habitat and the availability of food sources. On the other hand, although FA profiles differed between habitats, selective retention capacity of *N. americana* in its reserve lipids, containing essential fatty acids such as EPA, DHA, and arachidonic acid, makes it a high-quality prey ensuring energy transfer to higher trophic levels. Our study highlights *N. americana*'s ability to exploit a variety of food sources, confirming its status as a generalist species. However, the study also demonstrates that this species can exhibit marked dietary preferences in specific habitats, regardless of the clade.

*Keywords:* mysid, markers, isotopes, fatty acids, cryptic, niche, trophic

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	x
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT.....	xiv
TABLE DES MATIÈRES.....	xv
LISTE DES TABLEAUX.....	xvii
LISTE DES FIGURES.....	xviii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
La niche écologique.....	1
L’approche multimarqueurs trophiques.....	4
Généralités à propos des mysidacés.....	9
<i>Neomysis americana</i> (Mysida) et sa distribution dans le système estuarien du Saint-Laurent.....	10
Complexe d’espèces cryptiques.....	12
Objectifs de recherche et hypothèses.....	16
Organisation du mémoire.....	17
CHAPITRE 1.....	19
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L’ARTICLE.....	19
1.2 INTRODUCTION.....	21
1.3 MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	26
1.3.1 Aire d’étude.....	26
1.3.2 Préparation d’une source phytoplanctonique.....	27
1.3.3 Échantillonnage.....	29
1.3.4 Identification génétique et séquençage.....	31
1.3.5 Séparation des proies potentielles.....	32
1.3.6 Acides gras.....	32
1.3.7 Isotopes stables.....	34

1.3.8 Analyses statistiques .....	36
1.4 RÉSULTATS .....	38
1.4.1 Caractéristiques physico-chimiques des masses d'eau à RDL et ZTM .....	38
1.4.2 Régime alimentaire estimé par l'analyse de la composition en acides gras .....	39
1.4.3 Niveau trophique chez <i>N. americana</i> et caractéristiques isotopiques des consommateurs et proies par station .....	44
1.4.4 Description du régime alimentaire .....	47
1.5 DISCUSSION .....	49
1.5.1 La niche trophique des deux clades de <i>N. americana</i> à RDL .....	49
1.5.2 Comparaison de la niche trophique du clade A de <i>N. americana</i> entre deux habitats .....	53
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	56
Différenciation trophique du complexe d'espèces cryptiques <i>N.</i> <i>americana</i> .....	56
Plasticité trophique de <i>N. americana</i> .....	57
Limitations de l'étude, moyens d'y remédier et perspectives .....	58
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	63

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Facteurs environnementaux caractérisant les deux habitats, RDL et ZTM en août 2021.....	38
Tableau 2. Composition moyenne $\pm$ SD en acides gras des lipides neutres chez <i>N. americana</i> par station (ZTM et RDL) et par clade (A et B) et composition moyenne en acides gras des lipides totaux pour la MOP.....	41
Tableau 3. Composition moyenne $\pm$ SD en acides gras des lipides totaux pour le zooplancton et le phytoplancton échantillonnés aux habitats RDL et ZTM. Les acides gras totaux (AGT) sont exprimés en $\mu\text{g mg}^{-1}$ matière sèche et les AG sont exprimés en % des acides gras totaux.....	42
Tableau 4. Composition moyenne $\pm$ SD en acides gras des lipides totaux pour les algues, les macrophytes et la matière organique du sédiment (MOS) échantillonnés aux stations RDL et aux zones près de la station ZTM. Les acides gras totaux (AGT) sont exprimés en $\mu\text{g mg}^{-1}$ matière sèche et les AG sont exprimés en % des acides gras totaux.....	43

## LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Diagramme de Venn de la niche écologique d'une espèce. Schéma modifié d'après Soberón (2007) tiré et modifiée de Gaüzere (2016).....2
- Figure 2. Vue schématique de l'intégration des principales sources d'alimentation grâce aux acides gras marqueurs trophiques. ....6
- Figure 3. Relations théoriques classiques dans le réseau trophique basées sur  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ . La composition isotopique de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) des tissus, constitue des mesures intégrées du régime alimentaire.....8
- Figure 4. (A) *Neomysis americana*. (B) Dessin d'adultes: femelle et mâle appartenant au genre *Neomysis*. Adapté de l'illustration de Julius Fürs (1895; Wikimedia Commons).....11
- Figure 5. Distribution géographique des clades de *Neomysis americana* dans l'estuaire du Saint-Laurent. Les couleurs rouge et bleu représentent le clade A et B respectivement (tirée et modifiée de Cortial et al., 2019).....13
- Figure 6. Aire d'échantillonnage incluant les habitats évalués (ZTM et RDL) en plus du lieu d'incubation (Bouée) pour *Scenedesmus obliquus* .....26
- Figure 7. Schéma du montage du système d'incubation de microalgues intégrant les récipients avec des membranes en cellulose contenant *Scenedesmus obliquus* préalablement produite en laboratoire .....28
- Figure 8. Analyse canonique des coordonnées principales pour les profils d'AGs de *N. americana* pour les clades A et B à RDL et le clade A à ZTM. Les pourcentages pour chaque AG montrent la contribution à la dissemblance entre les deux habitats évalués (SIMPER).....40
- Figure 9. n-MDS des profils en acides gras de *N. americana* clades A et B (lipides neutres) et leurs proies potentielles (lipides totaux) aux deux habitats RDL et ZTM. Analyse basée sur une matrice de similarité euclidienne.....44
- Figure 10. Niveau trophique (NT) et signature isotopique  $^{13}\text{C}$  chez *N. americana* pour les deux clades et les deux habitats ..... 45

Figure 11. Ratios des isotopes stables  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  des clades A et B chez *N. americana* et des proies d'alimentation potentielles dans les habitats échantillonnés (RDL [a] et ZTM [b])..... 46

Figure 12. Distribution de densité et statistiques de proportion de chaque proie potentielle dans le régime alimentaire prédit de *N. americana* à l'aide du modèle de mélange d'isotopes stables (MixSIAR) à l'habitat RDL. Les lignes verticales solides signifient la valeur de la médiane par proie en plus des 25e et 75e percentiles respectifs (lignes verticales pointillées)..... 47

Figure 13. Distribution de densité et statistiques de proportion de chaque proie potentielle dans le régime alimentaire prédit de *N. americana* à l'aide du modèle de mélange d'isotopes stables (MixSIAR) à la station ZTM. Les lignes verticales solides signifient la valeur de la médiane par proie en plus des 25e et 75e percentiles respectifs (lignes verticales pointillées)..... 48



## LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

<b>ADNmt</b>	ADN mitochondrial
<b>AG</b>	Acides gras
<b>AGMT</b>	Acides Gras Marqueurs Trophiques
<b>COI</b>	Sous-unité I du cytochrome <i>c</i> oxidase
<b>DHA</b>	Acide docosahexaénoïque
<b>EPA</b>	Acide eicosapentaénoïque
<b>IS</b>	Isotopes stables
<b>LN</b>	Lipides neutres
<b>LP</b>	Lipides polaires
<b>MOP</b>	Matière Organique Particulaire
<b>MOS</b>	Matière Organique du Sédiment
<b>n-MDS</b>	Non-metric multidimensional scaling
<b>PERMANOVA</b>	Analyse de variation multivariée par permutations
<b>RDL</b>	Rivière-du-Loup
<b>ZTE</b>	Zone de transition estuarienne
<b>ZTM</b>	Zone de turbidité maximale



## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### **La niche écologique**

En 1927, Charles Elton définissait le concept de niche écologique comme "la position qu'une espèce occupe dans sa communauté, en tenant compte à la fois de ses besoins et de ses contributions aux autres espèces". L'idée fondamentale dans la définition de la niche écologique d'Elton est que chaque espèce joue un rôle spécifique dans un écosystème, et son succès ainsi que sa survie dépendent de la manière dont elle occupe cette niche et s'adapte à son environnement. Cette définition met en avant l'interaction d'une espèce avec son environnement et avec d'autres espèces dans un écosystème, en tenant compte de facteurs tels que son alimentation, son comportement, ses préférences d'habitat et comment elle influence la communauté dans son ensemble. Le concept de niche écologique d'Elton a été fondamental en écologie et a posé les bases pour la compréhension de la manière dont les espèces interagissent et coexistent dans les écosystèmes. Les définitions actuelles de la niche écologique sont plus intégratives et prennent en compte une gamme plus large de facteurs y compris la variabilité temporelle et les interactions biotiques et abiotiques complexes, par rapport à la conception originale d'Elton en 1927 (Chase & Liebold, 2003). Ces facteurs englobent des aspects divers tels que l'alimentation, l'habitat, les interactions avec d'autres espèces, ainsi que la compétition. En d'autres termes, la compréhension contemporaine de la niche écologique dépasse la simple notion de rôle trophique d'Elton et intègre des éléments plus complexes de la dynamique des écosystèmes. En outre, une distinction a été établie entre la niche fondamentale, l'ensemble des conditions environnementales abiotiques dans lesquelles une espèce peut persister indéfiniment, et la niche réalisée, la partie de la niche fondamentale qui est limitée par les interactions avec d'autres espèces (Hutchinson, 1957). Par conséquent, les aires de répartition des espèces peuvent être expliquées par trois principaux facteurs (Soberón & Peterson, 2005): (i) la

disponibilité des conditions environnementales (abiotiques) qui permettent à l'espèce de s'implanter, de survivre et de se reproduire ; (ii) l'influence de l'environnement biotique caractérisé par les interactions entre les espèces telles que la compétition ou la prédation, qui affectent la capacité des espèces à persister, et (iii) la zone géographique accessible à l'espèce en fonction de ses capacités de déplacement ou de dispersion.

Le diagramme de Venn de la Figure 1 synthétise la niche écologique d'une espèce en tenant compte des facteurs abiotiques (A, orange), biotiques (B, vert) et de la mobilité (M, bleu). La zone A représente la région géographique avec l'ensemble approprié de facteurs abiotiques pour l'espèce. La zone B englobe les interactions biotiques favorables (facilitation, symbiose) ou tolérées (compétition). La zone M représente l'étendue géographique accessible en fonction des capacités de dispersion de l'espèce. L'intersection de A et B (jaune) définit la niche réalisée en accord avec Hutchinson (1957), tandis que l'intersection de A, B et M (noir) représente l'aire géographique potentielle résultant de l'interaction des trois facteurs, abritant des populations sources. En dehors de cette zone, des populations peuvent néanmoins exister dans M grâce à des événements de dispersion, même si les conditions sont défavorables sur le plan abiotique (triangles dans la zone pourpre), biotique (carrés dans la zone turquoise) ou les deux (étoiles dans M).

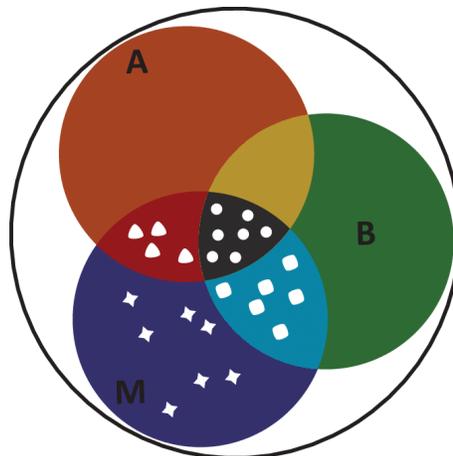


Figure 1. Diagramme de Venn de la niche écologique d'une espèce. Schéma modifié d'après Soberón (2007), tiré et modifié de Gaüzere (2016).

Chez les animaux, la ségrégation spatiale peut être suffisante pour permettre la coexistence d'espèces qui exploitent la même ressource et partagent les mêmes prédateurs (Péron, 2024). Les écosystèmes, pour leur part, présentent une diversité d'interactions et des schémas de spécialisation des niches le long de gradients écologiques. Ces gradients, qui vont des changements climatiques à la composition du sol, offrent une large gamme de conditions environnementales qui influent sur la structure et la fonction des écosystèmes (Scheffer & Van Nes, 2006). La théorie de la spécialisation des niches suggère que lorsque plusieurs espèces en compétition coexistent, elles ont tendance à se différencier dans leurs niches réalisées ou à se concentrer sur un ensemble plus restreint de ressources disponibles (Van Valen, 1965; Diamond, 1970). Cette hypothèse suppose que la diversité des ressources disponibles est nécessairement limitée par la concurrence, c'est-à-dire que les interactions compétitives sont fortement influencées par des effets descendants limitant les ressources locales (Terborgh, 2015). Cependant, la disponibilité des ressources (par exemple, la diversité des proies et des types de microhabitats) peut changer de façon marquée dans l'espace et dans le temps en raison de la présence de gradients écologiques qui s'établissent en fonction de saisonnalité et des impacts humains (Winemiller, 1989; Rutz & Bijlsma, 2006; Jha & Kremen, 2013; Costa-Pereira, 2019; Ohlmann et al., 2023). Ces facteurs peuvent avoir une influence marquée sur les niches des espèces et sur les interactions entre les espèces (Sánchez-Hernández et al., 2017; Layman et al., 2017), dont la compétition pour les ressources essentielles. À partir de ces observations la notion de niche trophique en tant que dimension de la niche écologique demeure l'une des notions les plus anciennes pour étudier l'écologie alimentaire des organismes (Elton, 1927).

## **L'approche multimarqueurs trophiques**

La largeur (ou l'étendue) de la niche trophique a traditionnellement été mesurée en utilisant l'analyse directe du contenu stomacal, lié aux mesures de richesse et d'équitabilité (Bearhop et al., 2004). Toutefois, cette approche a des limites, notamment une sous-estimation des proies qui sont facilement digestibles, par exemple les tissus mous des rotifères, l'impossibilité d'évaluer les taux d'ingestion (Winkler et al., 2007) en plus d'une évaluation ponctuelle qui se concentre sur la nourriture ingérée à un moment donné (Hobson, 2005; Guo et al., 2023). Afin d'outrepasser ces limitations, l'évaluation de la niche trophique requiert des approches plus intégratives comme l'analyse des acides gras (AG) et des isotopes stables (IS) qui permettent d'intégrer les informations sur le régime alimentaire assimilé par les consommateurs sur une période prolongée.

Les analyses lipidiques et isotopiques sont devenues les approches les plus couramment utilisées pour l'étude des niches trophiques (Jo et al., 2013), offrant des représentations intégrées dans le temps et l'espace de l'écologie alimentaire des organismes (Post et al., 2002; Bearhop et al., 2004; Layman et al., 2007). Les AG neutres (réserves énergétiques) sont assimilés de manière conservatrice et offrent une indication fiable des aliments consommés au cours des jours et/ou semaines précédents. Pour sa part, l'utilisation des isotopes stables constitue une méthode alternative et complémentaire à celle des AG pour la détermination et la quantification des relations trophiques. L'approche isotopique permet d'embrasser un horizon temporel plus large, s'étendant de quelques semaines à plusieurs mois (Fry, 2006; Caut, 2009; Cabrol, 2019). L'analyse des AG et des IS repose sur le concept selon lequel les consommateurs incorporent des indicateurs ou des "signatures" de leurs sources alimentaires dans leurs tissus, offrant ainsi des enregistrements des principaux composants de leur régime alimentaire avec des variations minimales ou prédictibles (Dalsgaard et al., 2003; Couturier et al., 2020; Yhang et Zhu, 2024).

### *Acides gras*

L'utilisation des acides gras marqueurs trophiques repose sur le fait que différents groupes d'organismes, tels que les microalgues, le zooplancton et les bactéries, produisent des profils d'acides gras distincts qui sont transmis à leurs consommateurs (Figure 2) avec peu ou pas de modifications métaboliques. Ils peuvent être utilisés pour évaluer la position trophique relative d'un organisme et quantifier son régime alimentaire. Les variations dans les lipides offrent des perspectives pour explorer les relations prédateur-proie en utilisant les AG comme marqueurs trophiques (Dalsgaard et al., 2003; Kelly et Scheibling, 2012).

Les lipides, grâce à leur efficacité énergétique (Bergé & Barnathan, 2005; Lee et al., 2006) et à la présence de composés essentiels, sont reconnus comme les éléments nutritifs les plus influents sur la condition physiologique du zooplancton (Müller-Navarra et al., 2000; Ravet et al., 2003, Cabrol, 2019). Les lipides regroupent diverses catégories, pouvant être divisées en deux familles distinctes: les lipides polaires (LP) et les lipides neutres (LN). Le rôle principal des lipides neutres, composés principalement de triacylglycérols et de cires estérifiées dans les systèmes marins, est de servir de réserve énergétique destinée à i) fournir de l'énergie (ATP) après oxydation; ou ii) à être incorporés dans les phospholipides (Sargent & Whittle, 1981; Hølmer, 1989; Dalsgaard, 2003). En revanche, les lipides polaires, notamment les phospholipides, sont des composants structuraux importants, présents notamment dans les membranes cellulaires, mais soutiennent aussi divers processus métaboliques. Les phospholipides, par exemple, forment une double couche lipidique qui constitue la structure de base des membranes cellulaires. Ils contribuent à la fluidité et à la perméabilité des membranes, ce qui est crucial pour les processus de transport et de communication cellulaires. En raison de leurs fonctions spécialisées, la composition des LP est régulée par des processus physiologiques et donc, est moins dépendante de l'alimentation individuelle (Lee et al., 1971; Falk-Petersen et al., 2000; Lee et al., 2006).

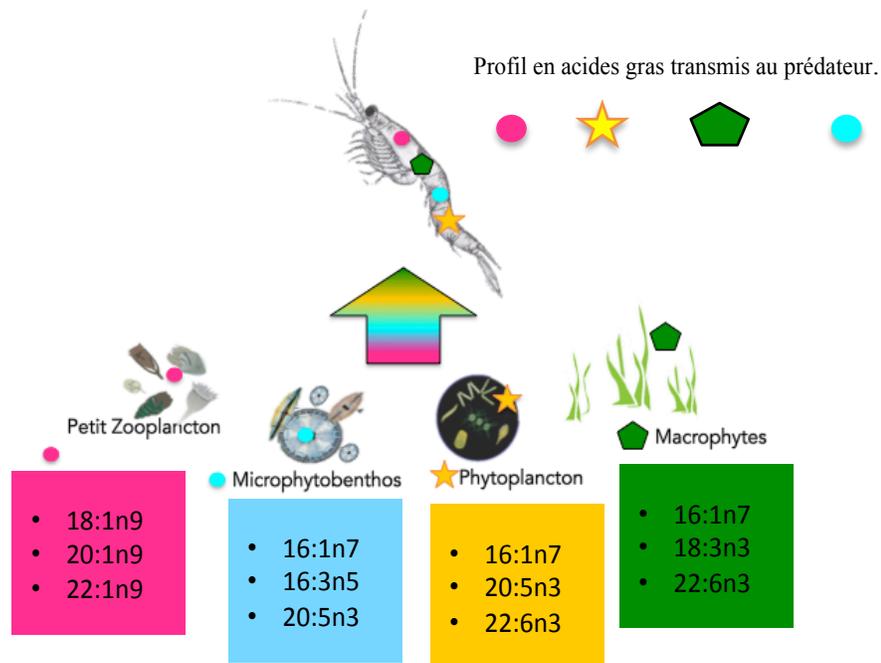


Figure 2. Vue schématique de l'intégration des principales sources d'alimentation grâce aux acides gras marqueurs trophiques.

Les LN sont constitués principalement d'AGs, lesquels consistent généralement une chaîne hydrocarbonée linéaire avec un groupe carboxyle ( $-\text{COOH}$ ) à son extrémité. Ils se caractérisent par la longueur de leur chaîne carbonée, généralement de 14 à 24 (jusqu'à 36), ainsi que par la position et le nombre de doubles liaisons (généralement de 0 à 6; Nelson & Cox, 2005) qui déterminent leur degré d'insaturation (Vance & Vance, 1996). Les AG sont des constituants de lipides tels que les esters de cire et de stérols, les triacylglycérols, les diacylglycérols, les monoacylglycérols, les glycolipides et les phospholipides (Couturier et al., 2020). Certains groupes taxonomiques présentent des complexes enzymatiques différents, ce qui influence leurs capacités de synthèse de divers AG (Dalsgaard et al., 2003). En conséquence, certains AG peuvent être spécifiques à des groupes taxonomiques particuliers. Les AG étant assimilés et intégrés avec peu ou pas de modifications préalables dans les LN, ils offrent une possibilité pour étudier les interactions trophiques. Par conséquent, les LN reflètent les événements récents d'alimentation, couvrant une période allant probablement de quelques jours à quelques semaines.

Le contenu des lipides neutres et de leurs AG associés est lié au statut physiologique de l'organisme, déterminé par le taux de renouvellement des réserves lipidiques (Sargent & Whittle, 1981; Dalsgaard et al., 2003). Par exemple, un surplus énergétique peut conduire à l'accumulation directe de lipides, reflétant la composition de la diète, ou à une modification des acides gras pour répondre à des besoins spécifiques, comme la formation de tissu reproductif (Dalsgaard et al., 2003).

### *Isotopes stables*

Les tissus animaux sont constitués d'atomes notamment du carbone et de l'azote provenant des aliments qu'ils assimilent, reflétant en partie la composition isotopique de leur nourriture (Ponsard & Ardit, 2000). Le régime alimentaire est le principal déterminant des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ , qui varient de manière prévisible le long des réseaux alimentaires et des écosystèmes (DeNiro & Epstein, 1978; Peterson & Fry, 1987; Vianna-Gatts et al., 2023). Les ratios isotopiques du carbone ( $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ ), notés  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ , sont utilisés pour étudier la structure des réseaux trophiques (Post, 2002). Les isotopes stables (IS) du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) indiquent la source principale de carbone dans les réseaux alimentaires. Ils révèlent la nature de la source de carbone ingérée, car la signature augmente légèrement chez le consommateur lors de l'assimilation des sources alimentaires. La signature isotopique de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) montre les niveaux trophiques des organismes (Post, 2002; Figure 3). Ensemble, l'enrichissement ou appauvrissement des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  de la proie au prédateur est le fractionnement trophique (Zander & Rasmussen, 2001). Par exemple, les valeurs de  $^{13}\text{C}$  sont légèrement enrichies à chaque niveau trophique ( $\sim 1$  ‰). Ces différences dans les signatures de  $\delta^{13}\text{C}$  des producteurs primaires résultent principalement d'une incorporation différentielle via la photosynthèse, ainsi,  $\delta^{13}\text{C}$  peut être utilisé pour retracer les principales sources de carbone provenant de la nourriture d'un consommateur (DeNiro & Epstein, 1978). En revanche, les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  présentent un enrichissement plus élevé à chaque niveau trophique ( $\sim 3,4$  ‰), ce qui en fait de bons indicateurs de la position trophique dans les réseaux alimentaires (Post, 2002 ; Vianna-Gatts et al., 2023).

Les ratios isotopiques des prédateurs représentent une moyenne pondérée de ceux de leurs proies avec une augmentation prévue des valeurs isotopiques (DeNiro & Epstein, 1978; Peterson & Fry, 1987). De plus, étant donné que les isotopes plus légers sont préférentiellement sélectionnés lors des réactions biochimiques en raison de leur coût métabolique moindre, cela entraîne une accumulation d'isotopes lourds à travers la chaîne trophique.

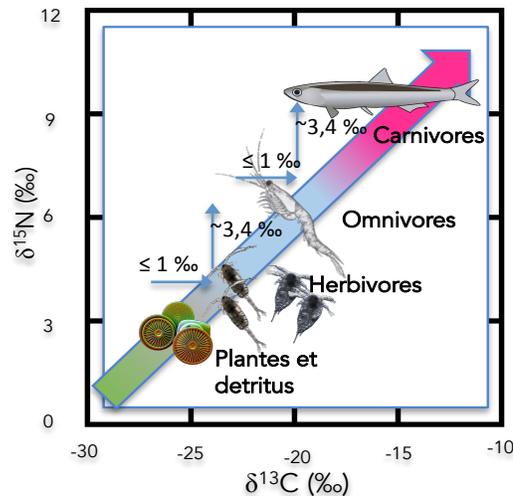


Figure 3. Relations théoriques classiques dans le réseau trophique basées sur  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ . La composition isotopique de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) des tissus, constitue des mesures intégrées du régime alimentaire.

En outre, il est possible de mesurer les interactions trophiques au moyen de modèles probabilistes basés sur des équations linéaires de mélange à partir des signatures isotopiques des sources de nourriture potentielles (Parnell et al., 2010). Les modèles de mélange isotopique sont constitués d'équations mathématiques qui permettent de prédire la composition isotopique observée du consommateur comme un mélange simple pondéré de la composition isotopique des proies potentielles (Phillips, 2012; Stock & Semmens, 2016).

Considérant que ces deux méthodes (IS et AG) ne capturent pas exactement les mêmes informations ni les mêmes échelles de temps, leur utilisation combinée permet d'obtenir une vision plus complète du régime alimentaire d'un consommateur. Par ailleurs, l'approche multimarqueurs peut aider à clarifier les ambiguïtés persistantes concernant la

consommation des ressources, résultant du chevauchement des signatures isotopiques entre différentes sources alimentaires (El-Sabaawi et al., 2009). Par conséquent, leur utilisation combinée pour l'évaluation de la différenciation trophique au sein d'un même complexe d'espèces cryptiques devrait contribuer à une meilleure compréhension des schémas de distribution des clades en fonction des gradients écologiques.

### **Généralités à propos des mysidacés**

Les mysidacés (Crustacea: Peracarida) sont essentiellement pélagiques bien que certaines espèces soient épibenthiques. Ils sont largement répandus dans le monde (Oliveira et al., 2023), malgré des capacités de dispersion limitées du fait d'un développement marsupial et de l'absence de dispersion planctonique lors de la phase larvaire planctonique (Cortial et al., 2019). Les mysidacés sont une des composantes majeures des communautés de zooplancton estuarien et côtier, tant en termes d'abondance que de biomasse (Winkler et al., 2007). Ces organismes sont des espèces pivots dans les réseaux trophiques estuariens (Azeiteiro & Marques, 1999; Winkler et al., 2007; Quillen et al., 2022) où ils assurent le transfert énergétique vers les niveaux trophiques supérieurs (Woodland & Secor, 2013; Buchheister & Latour, 2015; Quillen et al., 2022). La distribution spatiale de mysidacés sont liées à des facteurs tels que la salinité, la température, la turbidité, la concentration en oxygène dissous (Quillen et al., 2022), la densité des herbiers marins et la densité des proies planctoniques dans différents systèmes aquatiques (Laprise & Dodson, 1994; Calliari et al., 2001; Vilas et al., 2008; Boscarino et al., 2009). Les mysidacés du genre *Neomysis* spp. sont prédominants sur les côtes de l'Atlantique et de Pacifique (Pezzack & Corey, 1979; Mauchline, 1980; Mees et al., 1994; Yamada et al., 2007). *N. americana* présente une grande tolérance à la température et la salinité (espèce eurythermale et euryhaline) (Pezzack & Corey, 1979; Mayor et al., 2017; Paul & Calliari, 2017) et démontre un fort potentiel pour envahir d'autres régions géographiques, comme observé en Amérique du Sud et plus récemment en Europe (Pezy et al., 2014).

Dans les estuaires, les mysidacés se trouvent préférentiellement en plus grande abondance dans les zones de turbidité maximale (Schiariti et al., 2006) et dans les zones à fortes densités de mésozooplancton (Viñas et al., 2005). Deux espèces de mysidacés, *Mysis stenolepis* et *Neomysis americana* coexistent de manière sympatrique dans de nombreux estuaires du nord-est de l'Amérique du Nord, y compris dans l'estuaire du Saint-Laurent. La zone de transition estuarienne (ZTE) du système estuarien du Saint-Laurent est une région très productive pour les deux espèces de mysidacés (Winkler et al., 2007). Les mysidacés sont omnivores opportunistes qui peuvent modifier leur régime alimentaire en fonction de la disponibilité des ressources alimentaires (Mauchline, 1980) étant capables de digérer la cellulose, ils se nourrissent également d'une variété de sources telles que détritiques, macrophytes, détritiques plus labiles, morceaux de macroalgues, ainsi que de bactéries, phytoplancton, zooplancton, méiofaune benthique et protistes hétérotrophes (Zagurski & Feller, 1985; Jumars, 2007).

### ***Neomysis americana* (Mysida) et sa distribution dans le système estuarien du Saint-Laurent**

Les mysidacés en particulier *Neomysis americana*, une espèce holoplanctonique de taille moyenne (longueur corporelle maximale d'environ 15 mm; Figure 4) est habituellement présente dans les milieux dulcicoles, lacustres ainsi que dans les eaux côtières à des profondeurs allant de 1 à 250 mètres (Quillen et al., 2022). Cette espèce de mysidacé se trouve généralement dans les zones côtières présentant une gamme de salinités oligohaline (0,5-5 PSU) à entièrement marine (18-30 PSU) et de températures allant de 0 à 25 °C. *N. americana* est largement répandue le long de la côte est de l'Amérique du Nord, depuis le Québec, au Canada, jusqu'au nord de la Floride, ainsi que le long de la côte est de l'Amérique du Sud, du sud du Brésil jusqu'à l'estuaire de Bahia Blanca en Argentine (Williams et al., 1974; Mauchline, 1980; Viñas et al., 2005; Paul & Calliari, 2017; Cortial et al., 2018).

*N. americana* est abondante dans le macrozooplancton des zones estuariennes et côtières et joue un rôle essentiel en tant qu'intermédiaire du transfert d'énergie entre les habitats benthiques et pélagiques (Jumars, 2007; Woodland & Secor, 2013). Son régime alimentaire omnivore le positionne comme un acteur clé des réseaux trophiques aquatiques, occupant les fonctions de consommateur primaire, consommateur secondaire et proie (Fulton 1983; Chigbu et al., 1998; Winkler et al., 2003). Le rôle de *N. americana* dans le transfert d'énergie des niveaux trophiques inférieurs vers les niveaux supérieurs est majeur dans les écosystèmes estuariens comme le Saint-Laurent. Par exemple, Lecomte & Dodson (2004) ont souligné que *N. americana* fait partie du régime alimentaire des stades larvaires avancés, des juvéniles et d'adultes des éperlans arc-en-ciel (*Osmerus mordax*), un poisson largement répandu et abondant, originaire du nord-est de l'Amérique du Nord, qui habite les lacs, les rivières, les estuaires et les eaux côtières. En outre, Avila-Romero (2023) pour l'estuaire du Saint-Laurent a trouvé que *N. americana* peut représenter jusqu'à 80% du régime alimentaire de larves d'éperlan dans un habitat oligohalin.

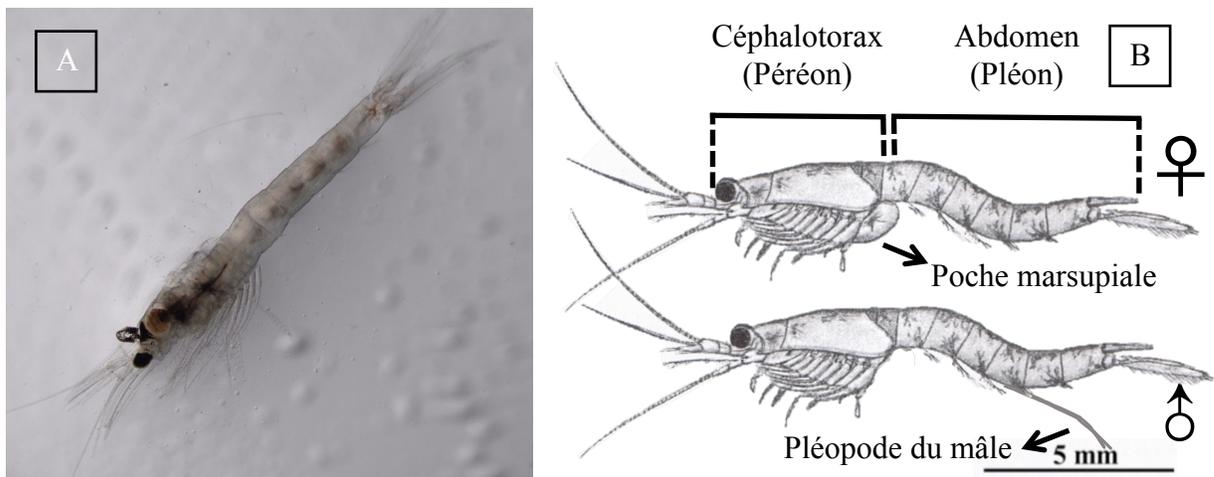


Figure 4. (A) *Neomysis americana*. (B) Dessin d'adultes: femelle et mâle appartenant au genre *Neomysis*. Adapté de l'illustration de Julius Fürs (1895; Wikimedia Commons)

Dans le système estuarien du Saint-Laurent, *N. americana* représente un complexe d'espèces cryptiques (Cortial et al., 2019). La distribution géographique des clades montre l'occurrence sympatrique des clades A et B. Le clade A domine dans la ZTE et le golfe du Saint-Laurent, tandis que le clade B prédomine en aval de l'estuaire (Cortial et al., 2019; Figure 5) où les eaux sont plus salées et plus froides. La ZTE est une région de 100 km qui présente des propriétés physiques de l'eau très hétérogènes et dynamiques, car elle est contrôlée par le débit d'eau douce provenant du continent et par l'apport d'eau salée du golfe du Saint-Laurent (Saucier & Chassé, 2000). La région se caractérise par des gradients environnementaux marqués, notamment en termes de salinité (0,5-25 PSU), de température (en été: 16-24 °C) et de concentration de matières en suspension. De plus, la circulation estuarienne, résultant de l'action combinée des courants d'eau douce du fleuve Saint-Laurent et des courants de marée semi-diurnes (3-5 m d'amplitude), génère des courants forts pouvant atteindre  $3 \text{ m s}^{-1}$  (Simons et al., 2010). Cela entraîne un mélange homogène de la colonne d'eau en amont et une stratification partielle en aval. Ces caractéristiques physiques et hydrographiques contribuent à prolonger le temps de résidence hydraulique et ainsi à maintenir les particules organiques et inorganiques en suspension, formant ainsi une zone de turbidité maximale permanente (Frenette et al., 1995; Simons et al., 2006; 2010). Ceci se traduit par une forte turbidité et une biomasse élevée de producteurs primaires, d'herbivores et de planctonophages (Frenette et al., 1995; Vincent et al., 1996; Winkler et al., 2003).

### **Complexe d'espèces cryptiques**

Les espèces qui sont étroitement apparentées et qui partagent des similitudes morphologiques ont souvent des besoins écologiques similaires, ce qui peut empêcher leur coexistence (Darwin, 1859; MacArthur, 1984; Anderson et al., 2002). Un complexe d'espèces cryptiques fait référence à un groupe d'organismes qui se ressemblent sur le plan morphologique, mais qui en réalité représentent des espèces distinctes sur le plan génétique (Knowlton, 1993; Shin & Allmon, 2023). Ces différences morphologiques ne

sont pas toujours visibles à l'œil nu, ce qui rend ces espèces "cryptiques" indiscernables. Un complexe d'espèces cryptiques est composé d'au moins deux groupes ou clades d'individus dont les séquences d'ADN mitochondrial (ADNmt) divergent à plus de 3%. La divergence intraspécifique de plus de 3% pour l'ADNmt est un pourcentage arbitraire communément utilisé par la communauté scientifique pour distinguer deux lignées intraspécifiques à l'intérieur d'un complexe d'espèces cryptiques (Hebert et al., 2003; Radulovici et al., 2009).

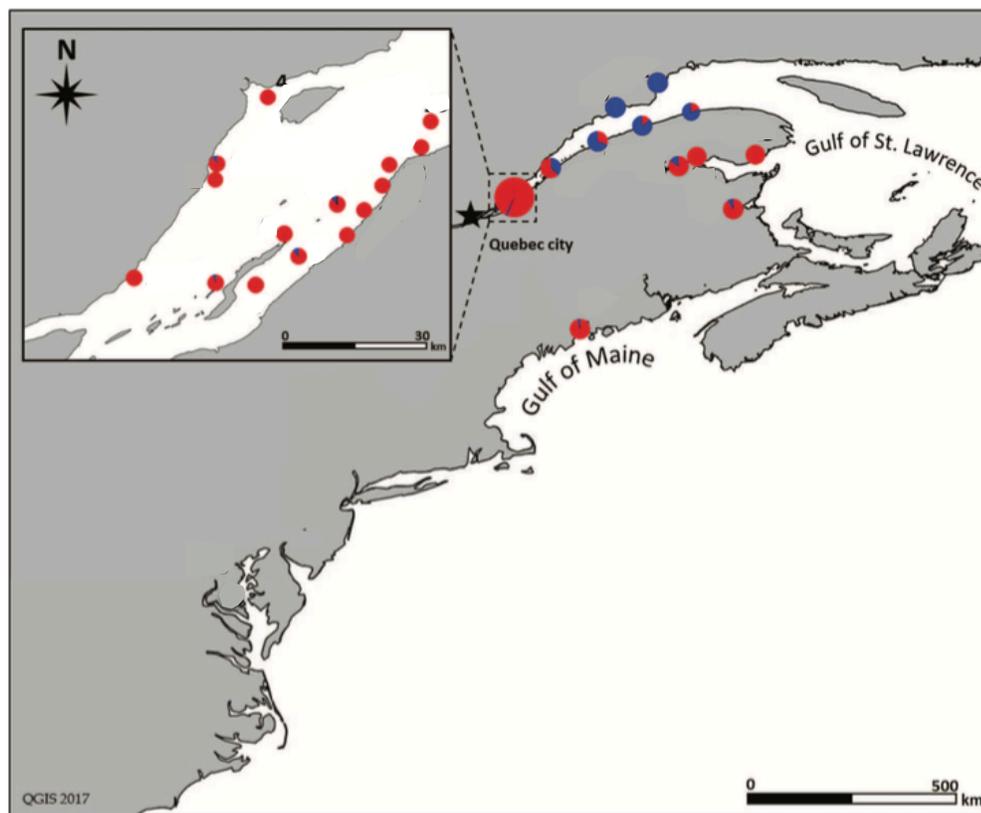


Figure 5. Distribution géographique des clades de *Neomysis americana* dans l'estuaire du Saint-Laurent. Les couleurs rouge et bleu représentent le clade A et B respectivement (tirée et modifiée de Cortial et al., 2019)

Si les espèces cryptiques se ressemblent sur le plan morphologique, elles peuvent toutefois présenter des caractéristiques biologiques essentielles très différentes (Cortial et al., 2019). À titre d'exemple, on peut citer la reproduction (Lee, 2000), le métabolisme (Lee & Petersen, 2003), les préférences de température (Jorde et al., 2015) et de salinité (De Meester et al., 2015), ainsi que le comportement alimentaire (Cabrol et al., 2015; Derycke et al., 2016). De plus, la structure génétique d'une espèce reflète l'impact des forces historiques et des contraintes évolutives telles que la recolonisation postglaciaire, les dynamiques d'invasion, ainsi que les relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques. Ces forces agissant sur chacun des clades d'un complexe d'espèces cryptiques, illustrent ainsi la diversité et la complexité des interactions évolutives et écologiques qui influencent la variabilité génétique au sein des populations (Altermatt et al., 2014). L'étude des taxons cryptiques identifiés en sympatrie (au moins partiellement coexistant) peut fournir des informations particulièrement instructives sur la diversification des niches au sein des habitats marins et estuariens (Chen & Hare, 2008).

Les estuaires jouent un rôle de nurserie crucial en tant qu'écosystèmes très productifs et habitats pour de nombreuses espèces, en particulier les crustacés, les poissons et les mollusques (Sardiña & Lopez-Cazorla, 2005; Sudo et al., 2011). Pourtant, les habitats estuariens se caractérisent par des conditions physiques, chimiques et biotiques en constant changement, ce qui a des effets sur la structure, le fonctionnement et la répartition des organismes qui peuplent ces écosystèmes. Les estuaires se présentent comme des environnements différenciés, lesquels en fonction de différents gradients (salinité, température, profondeur etc.) établissent les barrières éco-physiologiques qui conditionnent la répartition des organismes. En contraste avec la possibilité de schémas de migration bidimensionnels en haute mer, l'échange génétique au sein des estuaires a tendance à se conformer davantage à un modèle unidimensionnel (en fonction d'un gradient ou axe spatial par exemple) de flux génique, favorisant ainsi la différenciation des sous-populations. (Keenan, 1994; Bilton et al., 2002). La nature hétérogène des habitats estuariens suggère que les espèces dépourvues de capacité migratoire significative peuvent être composées de populations génétiquement différenciées (Caudill & Bucklin, 2004). Les

schémas de différenciation des populations, rapportés principalement par des études d'allozymes et plus récemment par des techniques moléculaires (ADN), couvrent une large gamme de résultats en termes de différenciation génétique. Cela reflète sans aucun doute les caractéristiques de dispersion différentes des taxa individuels, mais aussi, dans certains cas, des régimes sélectifs divergents et l'histoire des populations (Bilton et al., 2002).

De nombreux cas d'espèces cryptiques ont été signalés grâce à des études génétiques sur des taxons estuariens, en particulier chez les arthropodes (Altermatt et al., 2014). Par exemple, dans la zone de transition estuarienne (ZTE) du fleuve Saint-Laurent, au Canada, les clades Atlantique et Nord-Atlantique du copépode *Eurytemora affinis* coexistent, probablement depuis la recolonisation de l'estuaire après le dernier maximum glaciaire (Winkler et al., 2008). En outre, les populations de copépodes *Acartia tonsa* rencontrées le long des côtes atlantiques et celles présentes dans les eaux du golfe du Mexique aux États-Unis sont génétiquement distinctes (Caudill & Bucklin, 2004). Dans le cas du mysidacé *Neomysis americana*, Cortial et al. (2019) ont montré la présence d'une ségrégation spatiale, entre le clade A qui domine la ZTE et le golfe du Saint-Laurent et le clade B qui est prédominant dans l'estuaire maritime. Cette différence spatiale le long du gradient estuarien de température et de salinité suggère que chaque clade pourrait avoir des préférences écophysiologiques différentes, reflétant des histoires évolutives distinctes. En raison de leur abondance et de leur distribution étendue, les espèces susmentionnées constituent des modèles idéaux pour les études en génétique des populations et en phylogéographie. Elles permettent d'explorer la dispersion actuelle entre les estuaires et les réponses aux variations climatiques historiques (Caudill & Bucklin, 2004; Lee, 2023).

## Objectifs de recherche et hypothèses

La révélation d'aspects liés au comportement trophique, en particulier à la niche trophique, revêt une grande importance pour les espèces largement répandues, telles que *N. americana*. En outre, la relation potentielle entre la diversité des proies et le chevauchement alimentaire entre les espèces cryptiques, notamment si ces dernières vivent en sympatrie a rarement été explorée (Sánchez-Hernández et al., 2017). En partant de cette observation, l'exploration de la niche trophique en tant qu'aspect de la niche écologique se révèle être un moyen d'évaluer comment les clades de *N. americana* se chevauchent en termes de leurs régimes alimentaires le long d'un écosystème, tel que l'estuaire du Saint-Laurent.

À travers la plasticité alimentaire démontrée par les mysidacés et leur rôle crucial en tant qu'espèce pivot au sein des réseaux trophiques, l'intérêt pour l'acquisition de nouveaux éléments conceptuels sur cette espèce ne cesse de croître. Plusieurs études ont mis en lumière l'existence d'une structure génétique intraspécifique et d'une diversité cryptique chez les mysidacés à l'échelle de leur répartition géographique (Audzijonyte & Väinölä, 2005; Audzijonyte, 2006; Remerie et al., 2009; Cortial et al., 2019). *Neomysis integer* et *Neomysis americana* illustrent bien ces caractéristiques mentionnées précédemment. Nos connaissances sur les différences écologiques entre les deux clades de *N. americana* qui coexistent dans le système estuarien du Saint-Laurent sont limitées, notamment en ce qui concerne la niche trophique. Cette étude vise donc à évaluer la divergence potentielle de leurs niches trophiques respectives au sein de ce complexe d'espèces cryptiques.

Les objectifs spécifiques de cette étude sont: 1) comparer les niches trophiques des clades A et B de *N. americana* dans un même habitat (Rivière-du-Loup, RDL) et à la même saison (été 2021), et 2) évaluer la niche trophique du clade A dans deux habitats différents le long du gradient de salinité et de température estuarien. Pour ce faire, 2 sites distincts ont été sélectionnés, l'un situé dans la zone de turbidité maximale (ZTM; mésohaline) et l'autre en aval du système estuarien du Saint-Laurent (RDL; polyhaline). Nous avons adopté une approche combinant deux marqueurs trophiques complémentaires: les acides gras et les

isotopes stables. De plus, nous avons estimé, pour chacun des deux habitats, la contribution relative des différentes sources alimentaires au régime de *N. americana* à partir de l'utilisation d'un modèle de mélange MixSIAR (Parnell et al., 2013; Stock & Semmens 2016).

Spécifiquement, nous avons testé deux hypothèses:

- 1) Considérant que le clade A prédomine dans la ZTE et dans golfe du Saint-Laurent, tandis que le clade B domine dans l'estuaire maritime (Cortial et al., 2019), nous testons si la niche trophique pour les deux clades A et B du complexe d'espèces cryptiques de *N. americana* présente une différenciation.
- 2) Nous testons l'hypothèse selon laquelle le régime alimentaire du clade A demeure stable entre les deux habitats évalués pendant la saison d'été 2021 (un dans la zone de turbidité maximale, mésohaline et l'autre dans la zone polyhaline de l'estuaire).

### **Organisation du mémoire**

Ce mémoire comporte un unique chapitre rédigé sous la forme d'un article scientifique intitulé: « Différenciation de la niche trophique du complexe d'espèces cryptiques de *Neomysis americana* dans l'estuaire du Saint-Laurent ».

J'ai eu l'occasion de présenter les résultats de ce projet lors de plusieurs congrès :

#### **Présentations orales :**

- García-González JJ., Tremblay R., Nozais C., Winkler. *Neomysis americana* dans l'estuaire du Saint-Laurent: différenciation de la niche trophique du complexe d'espèces cryptiques. Présentation officielle de résultats de

maîtrise à l'Institut de sciences de la mer de Rimouski (ISMER-UQAR).  
22/04/2022

- García-González JJ., Nozais C., Tremblay R., Cabrol J., Winkler G. (2023) Différentiation de la niche trophique du complexe d'espèces cryptiques *Neomysis americana* dans l'estuaire du Saint-Laurent. Congrès Société canadienne des sciences aquatiques (SCSA), Montréal, 22-25 février 2023.

**Affiches:**

- García-González JJ., Nozais C., Tremblay R., Winkler G. (2022) *Neomysis americana* dans l'estuaire du Saint-Laurent : différenciation de la niche trophique du complexe d'espèces cryptiques. Québec-Océan, RSA virtuelle 31 janvier au 3 février 2022.
- García-González JJ., Nozais C., Tremblay R., Cabrol J., Winkler G. (2023) Écologie trophique du complexe d'espèces cryptiques *Neomysis americana* dans l'estuaire du Saint-Laurent. Québec-Océan, RSA Rivière-du-Loup, 6-7 février 2023 [affiche]

## CHAPITRE 1

### DIFFÉRENCIATION DE LA NICHE TROPHIQUE DU COMPLEXE D'ESPÈCES CRYPTIQUES DE *NEOMYSIS AMERICANA* DANS L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT.

#### 1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

Le mysidacé, *Neomysis americana* est une espèce pivot des réseaux trophiques estuariens. Il s'agit d'un complexe d'espèces cryptiques, morphologiquement similaires, mais génétiquement différentes, dont deux clades coexistent dans l'estuaire du Saint-Laurent. Le clade A domine la zone de transition estuarienne et le golfe du Saint-Laurent, alors que le clade B se retrouve plutôt en aval de l'estuaire en coexistence avec le clade A. Le but est d'évaluer la différenciation potentielle de la niche trophique de chaque clade de *N. americana*, en utilisant une approche multimarqueurs par analyse d'acides gras (AG) et d'isotopes stables (IS). Deux habitats estuariens ont été échantillonnés en août 2021 (le moment propice pour trouver pics d'abondance de l'espèce en question), dans la zone de turbidité maximale (mesohaline) et dans la zone polyhaline (estuaire maritime). Les profils d'acides gras, le niveau trophique et le régime alimentaire sont similaires entre les deux clades, mais différent selon l'habitat. Le clade A rencontré dans l'habitat polyhalin (RDL) possédait deux fois plus de l'acide gras EPA (20:5n3), que dans l'habitat mésohalin (ZTM). L'EPA est reconnu comme étant un marqueur trophique des diatomées. Par conséquent, la haute contribution de l'EPA dans les profils d'AG du clade A, indique une alimentation plutôt herbivore sur les diatomées. Pour sa part, le copépode *Eurytemora affinis* a été la proie la plus représentative (32%) dans le régime alimentaire du clade A à l'habitat mésohalin. Les niveaux trophiques (NT) des clades A et B présents à RDL étaient similaires ( $1,78 \pm 0,1$  et  $1,7 \pm 0,2$  respectivement). En revanche, le NT du clade A était

deux fois plus élevées à ZTM qu'à RDL (respectivement  $4,22 \pm 0,3$  contre  $1,78 \pm 0,1$ ). Ces différences pourraient être liées aux conditions environnementales spécifiques à chaque habitat et à la disponibilité des ressources alimentaires, confirmant ainsi que *N. americana* serait une espèce généraliste et opportuniste. Cependant, cette étude montre également que cette espèce peut présenter des préférences alimentaires marquées dans des habitats spécifiques.

Ce projet fait partie d'un programme de recherche plus étendu qui a pour objectif de décrire comment les processus estuariens influent sur la production secondaire, en prenant en compte la diversité génétique, la dynamique trophique et la connectivité au sein des différents habitats qui composent les estuaires. Cet article, intitulé « Différentiation de la niche trophique du complexe d'espèces cryptiques de *Neomysis americana* dans l'estuaire du Saint-Laurent » a été corédigé par moi-même, ainsi que par Jory Cabrol et les professeurs Gesche Winkler, Réjean Tremblay et Christian Nozais. Les professeurs susmentionnés ont joué un rôle central dans la recherche sur l'état actuel des connaissances, le développement de la méthodologie en plus de la révision de l'article.

J'ai participé, avec l'aide de Gesche Winkler, à la campagne d'échantillonnage durant l'été 2021 à bord des navires « MACOMA » (ISMER-UQAR) et « LAMPSILIS » (UQTR) J'ai ensuite réalisé l'ensemble des expériences en laboratoire afin de traiter les échantillons et obtenir les résultats. Je suis le premier auteur du présent article et ma directrice Gesche Winkler dernière auteure.

# **DIFFÉRENCIATION DE LA NICHE TROPHIQUE DU COMPLEXE D'ESPÈCES CRYPTIQUES DE *NEOMYSIS AMERICANA* DANS L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT.**

García-González JJ., Tremblay R., Nozais C., Cabrol J., Winkler G.

## **1.2 INTRODUCTION**

Le concept de niche écologique fait référence à l'ensemble des conditions de l'environnement et des ressources qui doivent être rencontrées afin qu'une espèce puisse s'établir et persister dans un milieu donné (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957; Chase & Leibold, 2003; Gaston, 2003). Ces conditions vont déterminer les limites de la distribution des espèces du point de vue physiologique (Soberón, 2007) et donc influencer directement leur répartition spatio-temporelle. En conséquence, la distribution d'une espèce va tendre à évoluer sous l'effet de facteurs intrinsèques, tels que leurs paramètres physiologiques: le cycle reproductif, la tolérance à la salinité et à la température, le comportement trophique (incluant la sélectivité et les taux d'ingestion), l'accumulation/l'utilisation des réserves énergétiques en plus de la compétition intra et interspécifique. D'autre part, les facteurs extrinsèques, provenant de l'environnement externe, tels que la disponibilité de la nourriture, la température de l'eau, la salinité, définissent aussi la répartition d'une espèce et sa niche, laquelle se définit comme l'ensemble de conditions et de ressources qu'une espèce occupe dans son habitat. Finalement, la place qu'une espèce occupe dans la chaîne alimentaire est à la base de la notion de niche trophique (Elton, 1927). Ainsi, des différences de régimes ou comportements alimentaires peuvent expliquer, du moins en partie, la distribution des espèces.

Les espèces étroitement apparentées et morphologiquement similaires partagent généralement des exigences écologiques qui peuvent empêcher leur coexistence (Darwin, 1859; MacArthur, 1972; Anderson et al., 2002). Les espèces cryptiques, caractérisées par

une morphologie similaire bien que génétiquement différentes (Knowlton, 1993), présentent souvent une ségrégation au niveau des microhabitats ou des macrohabitats (Wilson, 1968; Stoecker, 1972; Anderson et al., 2002). Ces différences génotypiques trouvent leur expression dans les phénotypes ou traits biologiques observables et mesurables qui peuvent être différents, tels que le métabolisme (Lee & Petersen, 2003), le succès reproducteur (Lee, 2000; Cabrol et al., 2020) et/ou le comportement trophique (Cabrol et al., 2015, 2019). Les espèces cryptiques présentent souvent une différenciation écologique par l'utilisation d'habitats distincts, définis dans le milieu marin par la profondeur, la salinité ou la température (Knowlton, 1993; De Meester et al., 2015; Cabrol et al., 2015). L'interaction entre différents facteurs abiotiques et/ou biotiques affecte ainsi directement l'étendue potentielle de la répartition d'une espèce (Cavender-Bares et al., 2009). Par exemple, la présence de compétiteurs, de prédateurs ou de parasites peut modifier l'étendue de la niche écologique d'une espèce (Hutchinson, 1957).

Ainsi, la niche écologique joue un rôle majeur dans la distribution et la cohabitation des espèces cryptiques. C'est sans doute le cas des mysidacés, tel *Neomysis americana*, qui a une faible capacité de dispersion en raison notamment d'un développement marsupial et l'absence d'une phase larvaire planctonique (Cortial et al., 2019). Les mysidacés présentent une aire de distribution étendue couvrant un large gradient de salinité (Mayor et al., 2017; Paul et Callari, 2017; Cortial et al., 2019) et une différenciation génétique intraspécifique sur l'ensemble de leur aire de répartition (Audzijonyte & Väinölä, 2005; Audzijonyte, 2006; Remerie et al., 2009; Cortial et al., 2019). *N. americana* est une composante importante du macrozooplancton principalement dans les zones estuariennes et côtières en assurant un lien essentiel entre les producteurs primaires et secondaires et les niveaux supérieurs (Schiariti et al., 2006; Woodland & Secor, 2013; Buchheister & Latour, 2015). Il s'agit d'une espèce fourrage qui occupe une position centrale au sein des réseaux trophiques (Fulton, 1982; Lecomte & Dodson, 2004; Winkler et al., 2007; Buchheister & Latour, 2015) et dont l'aire de distribution s'étend le long de la côte atlantique de l'Amérique du Nord et du Sud (Tavares & Bond-Buckup, 1990; Viñas et al., 2005; Paul & Calliari, 2017). Les mysidacés sont généralement considérés comme des omnivores qui adaptent leur

régime alimentaire en fonction de la disponibilité des sources de nourriture (Mauchline, 1980). L'alimentation de *N. americana* est diversifiée et comprend des bactéries, du phytoplancton et du zooplancton, de la méiofaune benthique, des protistes, des détritiques et d'autres types de matières organiques en suspension (Zagursky & Feller, 1985; Winkler et al., 2003; Quillen et al., 2022). Si cette plasticité alimentaire peut expliquer l'abondance de *N. americana* dans de nombreux habitats marins côtiers, elle suggère également que le rôle fonctionnel des mysidacés dans ces systèmes pourrait différer considérablement en fonction des conditions environnementales ou/et écologiques rencontrées (Quillen et al., 2022).

Dans le système estuarien du Saint-Laurent, deux clades du complexe d'espèces cryptiques de *N. americana* sont présents. Le clade A domine la zone de transition estuarienne (ZTE) et le golfe du Saint-Laurent, alors que le clade B se retrouve plutôt en aval de l'estuaire (zone polyhaline) en coexistence avec le clade A (Cortial et al., 2019). La ZTE dans l'estuaire du fleuve Saint-Laurent est très productive et permet de soutenir de fortes abondances de *N. americana* (Winkler et al., 2003). Cette zone est caractérisée par des gradients marqués de salinité, de température et de nutriments. L'hydrodynamisme typique du milieu estuarien agit comme un mécanisme de rétention pour la matière inorganique et organique, entraînant une turbidité et une biomasse élevée de producteurs primaires, d'herbivores et de planctivores (Frenette et al., 1995, Vincent et al., 1996, Winkler et al., 2003). Les facteurs expliquant la coexistence de ces deux clades à l'intérieur du système estuarien du Saint-Laurent ne sont pas encore élucidés et pourraient être directement reliés à leur physiologie ou leurs besoins alimentaires. Évaluer les préférences alimentaires des consommateurs est une étape essentielle pour comprendre les interactions entre les espèces qui cohabitent, en particulier parmi les espèces étroitement apparentées et sympatriques (Agersted et al., 2014; Cabrol et al., 2015). Partant de ce constat, l'étude du niveau de chevauchement de la niche trophique comme une dimension de la niche écologique émerge comme moyen d'évaluer la distribution de chacun des clades de *N. americana* le long d'un écosystème comme l'estuaire du Saint-Laurent.

Plusieurs approches sont utilisées en écologie pour étudier les relations trophiques, telles que l'analyse de contenus stomacaux (Lindeman, 1942; Viherluoto et al., 2000) les isotopes stables du carbone et de l'azote (Post, 2002), les marqueurs lipidiques (acides gras et stérols) (Dalsgaard et al., 2003) et depuis peu l'ADN environnemental (Elliott & Hemingway, 2008). La résolution taxonomique et temporelle des différents marqueurs trophiques est variable d'une méthode à l'autre. Les acides gras offrent une haute résolution taxonomique à la base du réseau trophique, distinguant les régimes alimentaires des espèces, mais leur résolution temporelle est mineure (de l'ordre du jour à quelques semaines). Les isotopes stables offrent une résolution temporelle élevée (semaines à mois), mais leur résolution taxonomique est moins précise. L'utilisation combinée de plusieurs types de marqueurs comme les acides gras et les isotopes stables se sont avérés utiles pour identifier les relations trophiques entre les taxons au sein des réseaux trophiques en milieu estuarien et marin (Cabrol et al., 2019; Galloway & Budge, 2020; Merquiol et al., 2023). Les rapports des isotopes stables du carbone et de l'azote sont couramment utilisés pour fournir des informations sur la contribution des sources alimentaires au régime alimentaire et la position trophique (Parnell et al., 2010; Phillips et al., 2014). L'application des acides gras (AG) comme marqueurs trophiques repose sur l'hypothèse que les différentes sources alimentaires spécifiques, telles que le phytoplancton, les ciliés, le microzooplancton, les macroalgues, les plantes marines, ainsi que les bactéries, ont des machineries enzymatiques suffisamment différentes pour produire des profils en acides gras spécifiques se distinguant dans les tissus des prédateurs qui les consomment. (Dalsgaard et al., 2003; Couturier et al., 2020). En outre, tous les groupes taxonomiques ne possèdent pas les mêmes capacités enzymatiques, affectant ainsi leur aptitude à produire certains types d'acides gras, en particulier les acides gras polyinsaturés (PUFAs) et certains acides gras ramifiés. De plus, étant donné que ces acides gras sont assimilés avec peu de modifications directement dans les réserves énergétiques, il est possible de retracer leur parcours ou processus d'assimilation (Cabrol, 2019). Par ailleurs, les profils en acides gras peuvent fournir des informations complémentaires sur les interactions trophiques en permettant de clarifier les ambiguïtés sur la consommation des ressources qui peuvent persister en raison du

chevauchement des signatures isotopiques entre sources alimentaires (El-Sabaawi et al., 2009; Leduc et al., 2009; Cnudde et al., 2015). Ainsi, l'utilisation d'une approche multimarqueurs favorise donc une compréhension plus globale du régime alimentaire des organismes (Dalsgaard et al., 2003).

Compte tenu du manque de connaissances concernant les différences écologiques entre les clades présents dans le système estuarien du Saint-Laurent, cette étude vise à évaluer si les deux clades du complexe d'espèces cryptiques *N. americana* présentent des divergences dans leur niche trophique. À fin d'accomplir l'objectif général, deux objectifs spécifiques ont été définis, soit 1) comparer les niches trophiques des clades A et B dans un même habitat (polyhalin), et 2) évaluer la niche trophique du clade A présent dans deux habitats différents le long de l'estuaire, l'un situé dans la zone de turbidité maximale (ZTM) (mesohaline) et l'autre en aval du Saint-Laurent (polyhaline). Pour ce faire, nous avons adopté une approche combinant deux marqueurs complémentaires: les acides gras et les isotopes stables.

Pour atteindre les objectifs deux hypothèses de recherche sont testées: premièrement, si la niche trophique des clades A et B du complexe d'espèces cryptiques *N. americana* diffère pendant une saison particulière (été 2021). Deuxièmement, nous avons testé si le régime alimentaire du clade A demeure stable entre les deux habitats évalués (un dans la zone de turbidité maximale et l'autre dans la zone polyhaline de l'estuaire).

## 1.3 MATÉRIELS ET MÉTHODES

### 1.3.1 Aire d'étude

La zone de transition estuarienne du Saint-Laurent, qui s'étend de l'Île d'Orléans jusqu'à Tadoussac, comprend la zone de turbidité maximale de l'estuaire qui est un secteur peu profond avec un fort hydrodynamisme et présente de forts gradients environnementaux comme la température et la salinité (Laprise & Dodson, 1994; Winkler et al., 2003). Martineau et al. (2004) ont reporté pour la zone en question valeurs de turbidité qui peuvent atteindre 81 NTU. Cette étude a été réalisée dans deux habitats distincts de l'estuaire du Saint-Laurent : la zone mésohaline nommée ZTM, située dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire et la zone polyhaline dans le secteur Rivière-du-Loup.

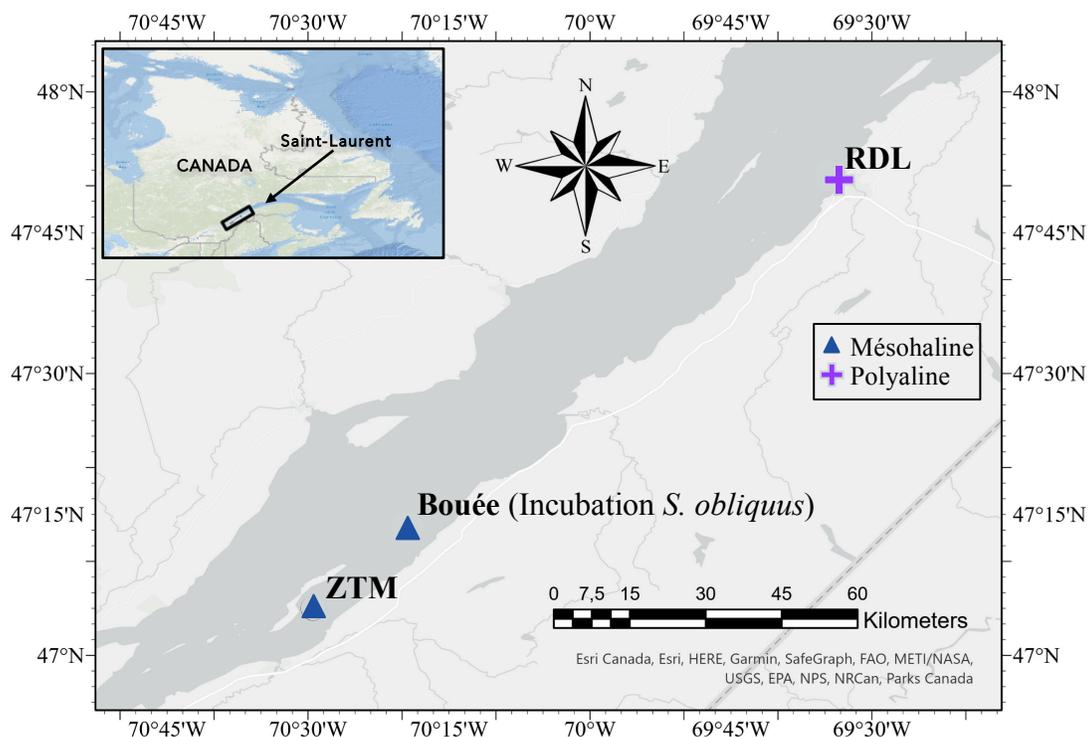


Figure 6. Aire d'échantillonnage incluant les habitats évalués (ZTM et RDL) en plus du lieu d'incubation (Bouée) pour *Scenedesmus obliquus*.

Les habitats ont été catégorisés en fonction du système de classification de la salinité de Venice (1958) en mésohaline (5,0-18,0 PSU) et polyhaline (18,0-30 PSU). La salinité et la température pour l'habitat mésohalin étaient respectivement de 6 PSU et de 20°C. Dans l'habitat polyhalin, Rivière-du-Loup (RDL) les eaux étaient plus salées (22 PSU) et plus froides (15°C; Figure 6).

### 1.3.2 Préparation d'une source phytoplanctonique

Le phytoplancton comme une source potentielle de nourriture pour *N. americana* dans le système estuarien du Saint-Laurent a été considérée. Pourtant, l'obtention de ce type de source pure dans l'estuaire à partir d'un échantillonnage d'eau est quasiment impossible, car il y a d'autres sources, comme les apports terrigènes ou les détritiques aquatiques dans le seston (Martineau et al., 2004). Toutes les sources collectées sur un filtre auront une contribution dans les estimés des profils des AG et des isotopes stables, ce qui pourrait amener aux estimations avec biais. Afin de surmonter telles limitations, une culture phytoplanctonique pure a été produite en laboratoire et a été postérieurement placée dans l'estuaire pour l'incubation et l'obtention de la signature de la composante phytoplanctonique avec les nutriments propres à la zone d'étude. L'espèce d'eau douce *Scenedesmus obliquus* (CPCC5, Canadian Phycological Culture Center in Waterloo, Canada) a servi à ce propos. Les cultures ont été réalisées en 4 réplicats dans des Erlenmeyers de 250 ml avec un milieu de culture BBM (Bold Modified Basal Freshwater Nutrient) stérilisé à 121°C (15 min) et un pH ajusté à 6,8 (Girard et al., 2014). Toutes les manipulations ont été réalisées en conditions stériles sous une hotte biologique à flux laminaire. Les cultures ont été incubées pendant 15 jours dans un incubateur à agitation orbitale à 120 rpm (C1 platform shaker, New Brunswick Scientific, Edison, NJ, USA) à une température constante de 15°C et une intensité lumineuse de 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Q201 quantum radiometer, Macam Photometrics Ltd., Livingston, Scotland). Les densités cellulaires initiales ont été ajustées à  $1 \times 10^6$  cellules  $\text{ml}^{-1}$  en utilisant un comptage manuel

avec un hémocytomètre. Une journée avant la campagne d'échantillonnage sur le terrain, les cultures ont été incubées dans des membranes en cellulose (Fisherbrand™ Regenerated Cellulose Dialysis Tubing) permettant l'échange de nutriments et placées dans un contenant en plastique non hermétique. La concentration finale de la culture était d'environ  $5 \times 10^6$  cellules par mL et le volume approximatif par membrane de  $17,5 \text{ cm}^3$ . Les contenants en plastique ont été placés dans une cage en acier (Figure 7) attachée sur une bouée près de la station ZTM (47°4'59,412"N, 70°45'49,68"W; Fig. 6) le 15 juin 2021. Après 8 jours d'incubation, les membranes contenant les microalgues pures ont été récupérées et leur contenu filtré sur des filtres GF/F de 21 mm pré-brûlés (450°C durant 2 heures) et conservés à -80°C.

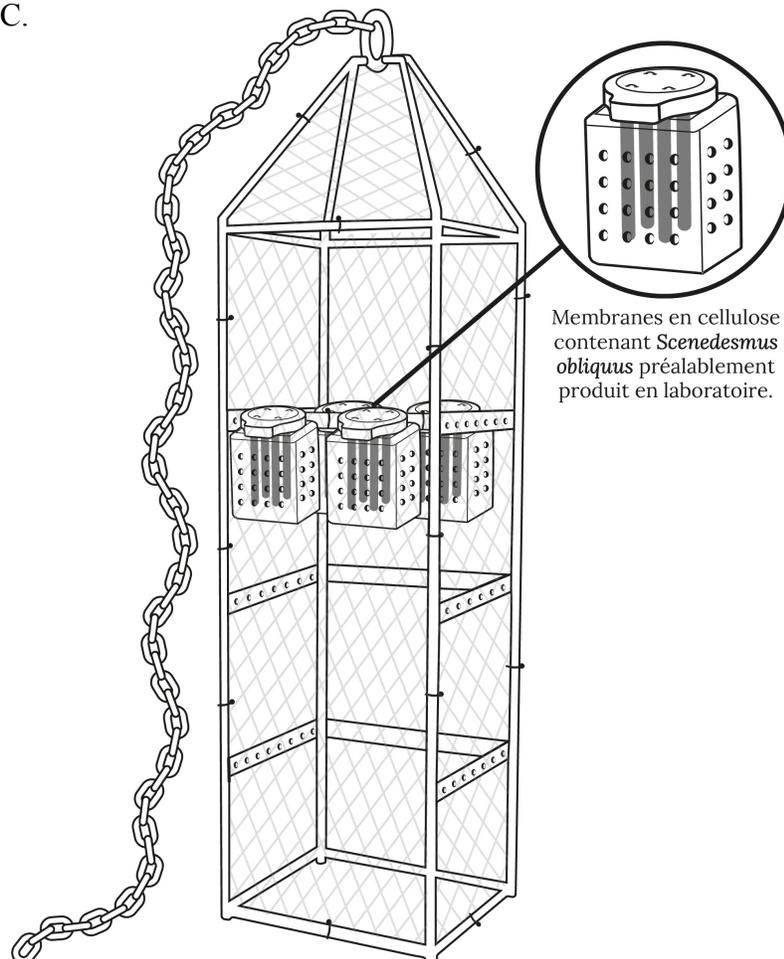


Figure 7. Schéma du montage du système d'incubation de microalgues intégrant les récipients avec des membranes en cellulose contenant *Scenedesmus obliquus* préalablement produite en laboratoire

### 1.3.3 Échantillonnage

#### *Paramètres abiotiques*

Pour caractériser la niche trophique de chaque clade de *N. americana*, une campagne d'échantillonnage a été menée entre le 8 et le 17 août 2021 à chacun des sites ZTM (47°12' 47,7''N ; 70°20'21''W) et RDL (47°51'4,8''N ; 69°34'14,94'' W) avec les bateaux «MACOMA» (ISMER-UQAR) pour le site RDL et le «LAMPSILIS» (UQTR) pour le site ZTM. Pour chaque habitat, des profils verticaux (salinité et température) ont été réalisés avec un CTD (Sea-Bird, SBE19plus, Bellevue, WA, USA) et des échantillons d'eau de surface et à 1 m du fond ont été prélevés au moyen d'une bouteille Niskin de 5 litres (modèle 1010, General Oceanics, USA). Ces échantillons ont été conservés dans le noir à la même température que leurs milieux d'origine en utilisant des contenants isothermes, puis transportés au laboratoire pour y être filtrés.

La chlorophylle *a* (chl *a*) est le principal pigment assimilateur chez les végétaux photosynthétiques. Pour déterminer la concentration en chl *a* aux deux habitats, les échantillons d'eau ont été filtrés sur les filtres GF/F 25 mm. Par la suite, les filtres contenant la chlorophylle photodégradable sont conservés à l'abri de la lumière et les pigments sont extraits dans de l'acétone à 90% à 4°C pendant 18 à 24h. Le dosage de la chl *a* a été réalisé à l'aide d'un fluorimètre selon le protocole d'Aminot & Chaussepied (1983).

La détermination de la concentration des sels nutritifs dissous, les formes inorganiques dissoutes de l'azote, et du phosphore (Butler, 1979) a été fait. Pour chaque habitat échantillonné, une seringue de 50 mL a été remplie et filtrée en triplicatas de 12 mL dans différents tubes en polypropylène (15 mL) prélavés au HCL 10%. Les échantillons ont été entreposés au congélateur (-20°C) jusqu'à l'analyse postérieure au laboratoire selon la méthode Hansen et Koroleff (1999).

Pour déterminer les AG, les IS et la concentration de la MOP, des sous-échantillons de 0,1 à 1 L d'eau en réplicats (trois par analyse) ont été filtrés. Pour le cas des analyses isotopiques et de la concentration de la MOP la filtration a été faite sur des filtres GF/F de

21 mm prébrûlés (450°C pour 4h) et prépesés. Pour sa part, la filtration de sous-échantillons utilisés pour la détermination des AG a eu lieu en utilisant filtres GF/F de 25 mm prébrûlés. Postérieurement les filtres ont été congelés à -80°C pour des analyses ultérieures. La concentration de la MOP a été obtenue par différence de poids après séchage à 60°C durant 48h et brûlage de filtres à 450°C pendant 2h. L'évaluation de la composition en acides gras et des signatures isotopiques en carbone et azote et de la MOP a été fait selon les méthodes décrites plus bas.

#### *Mysidacés et proies potentielles zooplanctoniques*

L'échantillonnage des mysidacés à l'habitat mésohalin ZTM a été réalisé par un trait de filet à plancton oblique (1 m de diamètre, maille de 500 µm) allant de 1 m au-dessus du fond à la surface durant 10 minutes. Pour l'échantillonnage à l'habitat polyhalin (RDL), un traîneau épibenthique muni de deux filets à plancton (60 × 30 cm, vide de maille de 500 µm) a été utilisé et pêchant durant 10 minutes sur le fond. Une fois à bord, les échantillons ont été placés dans une glacière et transportés au laboratoire pour y être triés. Une fois isolé, chaque individu *N. americana* a été congelé individuellement à -80°C pour être utilisé ultérieurement pour la détermination génétique du clade ainsi que la signature en acides gras et en isotopes stables.

Les proies zooplanctoniques ont été collectées en effectuant un trait de filet vertical (50 cm de diamètre, maille de 63 µm) et un trait oblique (1 m de diamètre maille 200µm). L'ensemble des échantillons zooplanctoniques a été conservé à -80°C jusqu'au tri au laboratoire.

#### *Autres proies potentielles échantillonnées*

Étant donné la grande capacité omnivore des mysidacés, qui démontrent des aptitudes avérées à dégrader la cellulose et à se nourrir d'une variété de sources telles que des détritiques, des macrophytes, de grandes microalgues, ainsi que de petits animaux et de protistes hétérotrophes (Zagurski & Feller, 1985; Jumars, 2007). Différentes sources potentielles de nourriture pour les mysidacés ont été également échantillonnées en zone

intertidale à proximité des sites d'échantillonnage. Ces prélèvements ont été réalisés le 8 août pour le site ZTM et le 18 août pour le site RDL. Les macroalgues (*Ulvaria obscura*, *Ascophyllum nodosum*, *Enteromorpha linza*, *Phycodryis rubens*) et la plante vasculaire (*Spartina alterniflora*) ont été prélevées à la main. La matière organique du sédiment (MOS) à partir d'un ramassage à la cuillère a été obtenue en collectant la couche superficielle du sédiment (1-1,5 mm d'épaisseur). Toutes ces sources potentielles de nourriture ont été conservées à -80°C pour les analyses des acides gras et isotopiques.

### 1.3.4 Identification génétique et séquençage

Les individus de *N. americana* (N = 80 au total) ont été identifiés à l'espèce grâce aux clés taxonomiques (Smith 1873). Les clades ont ensuite été identifiés via l'utilisation de marqueurs génétiques en utilisant le dernier segment de l'abdomen, incluant le telson. Brièvement, les tissus ont été placés dans des microtubes numérotés contenant 20 µl de solution QuickExtract™, puis l'ADN a été extrait par traitement thermique à 65°C pendant 2 heures, suivi d'un traitement supplémentaire à 96°C pendant 2 minutes. Ensuite, la concentration et l'intégrité de l'ADN ont été évaluées à l'aide d'un spectrophotomètre UV/Visible (GE NanoVue™ Plus). L'amplification ciblée de la sous-unité I du cytochrome *c* oxydase (COI) du génome mitochondrial (Cortial et al., 2019) a été réalisé en utilisant des amorces universelles LCOI et HCOI (Folmer et al., 1994) et un thermocycleur Eppendorf™ (Eppendorf AG, 22331 Hamburg, 800W). Les amplicons ont ensuite été transmis à la plateforme de séquençage du Centre hospitalier de l'Université de Laval à Québec. L'alignement et l'analyse des séquences ont été réalisés avec le logiciel Mega 11 en utilisant la méthode d'alignement Clustal W (version 7; Kumar et al., 2016) pour permettre de confirmer l'appartenance à un des deux clades. Suite à l'identification génétique des clades par l'utilisation du dernier segment, le reste des tissus de trois individus sélectionnés aléatoirement du même clade et provenant du même habitat ont été regroupés pour former un réplicat. Nous avons utilisé trois réplicats pour analyse (AG et

IS). Ces individus ont été rincés, puis lyophilisés en vue des analyses de leur composition en acides gras et isotopiques.

### 1.3.5 Séparation des proies potentielles

Les proies potentielles, composées du micro et du mésozooplancton, ont d'abord été triées au stéréomicroscope à un grossissement de 63X et identifiées au niveau taxonomique le plus bas possible. Pour chaque taxon sélectionné, des individus intacts prélevés aléatoirement ont été rincés à l'eau osmosée afin d'éliminer les éventuelles particules collées à leur exosquelette. Ensuite, chaque répliat contenant entre 80 et 120 individus du même taxon a été lyophilisé pendant 48 heures. Les proies zooplanctoniques sélectionnées comme proies potentielles ont été: les Harpacticoïda, *Eurytemora affinis*, *Acartia* spp., cypris et nauplius de Cirripedia. Les macrophytes ont été rincées puis lyophilisées en suivant les mêmes procédures. La MOP, la MOS et les cultures de *S. obliquus* ont également été lyophilisés pendant 48 heures. Au total, chaque source potentielle a été préparée en triplicata pour un total de 72 échantillons.

### 1.3.6 Acides gras

Les analyses d'acides gras ont été réalisées sur les échantillons lyophilisés. Les lipides totaux ont été extraits par broyage (9-mL Tenbroeck tissue grinder) dans une solution de dichlorométhane : méthanol (2:1, v/v) en utilisant une procédure de Folch modifiée (Chen et al., 1981), comme décrite dans Parrish (1999). Pour la MOS, les cultures d'algues (*S. obliquus*) et la MOP présente sur des filtres, 3 sonications de 10 min ont été réalisées au préalable tel que décrit dans Pernet & Tremblay (2003). Pour l'ensemble des proies, les acides gras ont été estimés sur les extraits totaux alors que la composition en acides gras de *N. americana* a été réalisée sur la fraction lipidique neutre (réserves lipidiques) après une séparation de la fraction polaire (lipides de structures) selon la

méthode de Marty et al., 1992. La fraction neutre est plus représentative du régime alimentaire, étant le site de transfert primaire et de conservation des acides gras, alors que la fraction polaire et sous l'influence physiologique (Couturier et al., 2020).

Les extraits de lipides ont été séparés via l'utilisation de colonne de chromatographie en gel de silice (30 × 5 mm i.d., packed with Kieselgel 60, 70, 30 µm mesh; Merck, Germany) et l'utilisation d'un mélange dichlorométhane : méthanol (98:2, v/v) pour éluer la fraction neutre, suivie de méthanol pur pour éluer la fraction polaire (Marty et al., 1992) Les esters méthyliques d'acides gras (FAME) de *N. americana* et de ces proies potentielles ont été préparés selon la méthode décrite par Lepage & Roy (1984) en utilisant de l'acide sulfurique : méthanol (2:98, v/v) et du toluène à 100°C pendant 10 min. Les FAMES ont été analysés en mode de balayage complet (plage ionique de 50–650 m/z) sur un piège à ions (Polaris Q) couplé à un chromatographe en phase gazeuse multicanal (Trace GC ultra, Thermo Scientific) équipé d'un échantillonneur automatique modèle Triplus, un injecteur de type PTV et d'un détecteur de masse modèle ITQ900 (ThermoScientific). La séparation a été réalisée avec une colonne capillaire Omegawax 250 (Supelco) utilisant de l'hélium à haute pureté comme gaz porteur. L'identification et la quantification ont été réalisées à l'aide de standards connus (Supelco 37 Component FAME Mix et huile de menhaden; Supelco). L'acquisition et l'intégration des données ont été réalisées à l'aide du logiciel Excalibur 2.1 de ThermoScientific.

Les acides gras considérés comme marqueurs trophiques et retenus dans notre étude ont été classés en 5 groupes :

- i) Le 16:1n7 comme marqueur général du phytoplancton avec le 20:5n3 [l'acide eicosapentaénoïque (EPA)] plus spécifiquement pour les diatomées et le 22:6n3 [l'acide docosahéxanoïque (DHA)] pour les dinoflagellés (Parrish et al., 2000; Kharlamenko et al., 2001; Kharlamenko et al., 2001; Dalsgaard et al., 2003; Kelly & Scheibling, 2012).

- ii) Le 18:1n9, 20:1n9 et 22:1n9 pour le zooplancton (Kattner et al., 2003).
- iii) Le 18:3n3 pour les plantes vasculaires (Parrish et al., 2000). Il peut aussi être présent chez certains picoeucaryotes et prasinophytes (Chlorophytes) et parfois pourra être corrélé avec une présence importante de dinoflagellés (Moynihan et al., 2016).
- iv) Le 18:2n6 et le 18:3n3 pour les apports terrigènes et les résidus de plantes marines (Copeman & Parrish, 2003; Dalsgaard et al., 2003; Colombo et al., 2017).
- v) La somme des 15:0, 15:1, 17:0, 17:1 pour les bactéries (Caudales & Wells, 1992; Parrish et al., 2000; Alfaro et al., 2006).
- vi) Le 14:0, 16:0, 18:0 pour le détritus marin (Perry et al., 1979, Canuel & Zimmerman, 1999; Freites et al., 2002).

### 1.3.7 Isotopes stables

Pour l'analyse des isotopes stables, les échantillons lyophilisés ont été broyés à l'aide d'un pilon dans un microtube avant d'être pesés sur une microbalance (précision 1µg) et placés dans une capsule en étain. Les échantillons sur filtres (MOP et culture de *S. obliquus*) ont été encapsulés directement après lyophilisation. Les isotopes stables de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et les rapports carbone/azote ont été obtenus à l'aide d'un spectromètre de masse Deltaplus XP de ThermoScientific à rapport isotopique, couplé à un analyseur élémentaire COSTECH 4010, équipé d'un auto-échantillonneur Zero Blank. La caféine, des échantillons de *Nannochloropsis sp.* et le Mueller hint broth, ont été étalonnés à partir des standards primaires du NIST. Des matériaux de référence certifiés d'Elemental MicroAnalysis comme la farine de sorgho (B2159) et un sédiment à Haute Teneur en matière organique (B2151), ont aussi été utilisés comme contrôles analytiques. La

variabilité analytique sur la mesure du standard est de 0,06‰ et 0,08‰ pour  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$ , respectivement. Les rapports des isotopes stables sont exprimés en partie pour mille (‰) selon l'équation (Peterson & Fry, 1987):

$$\delta X(= \left[ \left( \frac{R_{\text{échantillon}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 100$$

où X est  $^{13}\text{C}$  ou  $^{15}\text{N}$  et R est le ratio correspondant  $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$  ou  $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ .

Le niveau trophique (NT) a été calculé en utilisant l'équation suivante (Post, 2002) :

$$NT = \lambda + \frac{(\delta^{15}\text{N}_{\text{consommateur}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{base}})}{\Delta n}$$

où  $\lambda$  est le niveau trophique (NT) de la source utilisée pour estimer le  $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$  ; nous avons utilisé NT = 1 de la MOP.  $\delta^{15}\text{N}_{\text{consommateur}} = \delta^{15}\text{N}$  de *N. americana*, en fonction de la station et du clade.  $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}} = \delta^{15}\text{N}$  de la MOP pour chaque station échantillonnée. Suite à un problème technique lors de l'analyse des filtres à la station RDL, le  $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$  a été construite à partir des données de la MOP issues de l'année précédente et récoltées dans le même secteur et période lors de la mission annuelle LAMPSILIS 2020 (Winkler, non-publié), Pour le  $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$  à la station ZTM nous avons fait une moyenne des ratios  $\delta^{15}\text{N}$  de la MOP et de la microalgue *S. obliquus* incubée près de la station ZTM. En absence d'étude permettant de connaître le facteur de discrimination trophique pour l'azote ( $\Delta_n$ ) une valeur de 2‰ a été choisie sur la base de recherches précédentes sur les crustacés et consommateurs primaires (McCutchan et al., 2003; Giménez et al., 2018; Chew et al., 2018; Cabrol et al., 2019)

### 1.3.8 Analyses statistiques

Pour tester les différents profils en acides gras entre les deux clades du complexe d'espèces cryptiques *N. americana* aux deux stations, une analyse de variation multivariée par permutations (PERMANOVA) a été réalisée sur la base d'une matrice de distance euclidienne avec des données non transformées, en utilisant PRIMER version 7.0.21 (Clarke & Gorley, 2015). L'homogénéité a été confirmée à l'aide de la routine d'analyse de permutation de la dispersion multivariée (PERMDISP) (Anderson, 2001) avant chaque PERMANOVA. Une PERMANOVA à seul 1 facteur « groupe » (3 niveaux : clade A et B à RDL et clade A à ZTM) a été utilisée en raison de l'absence du clade B à la station de la ZTM lors des échantillonnages. Une analyse de comparaisons multiples deux à deux a permis d'identifier quel groupe se différencie des autres lorsque la PERMANOVA était significative. Des analyses SIMPER ont été réalisées pour pondérer l'effet de chaque variable contribuant aux différences identifiées.

Pour estimer la proportion des proies potentielles au régime alimentaire de *N. americana* un modèle bayésien de mélange a été utilisé (MixSIAR sur R V4.2.3, Parnell et al., 2013; Stock & Semmens, 2016) basé sur la signature isotopique des deux clades chez *N. americana*. Ce modèle considère les sources d'incertitudes liées à la variabilité des sources alimentaires et des taux de fractionnement lors du calcul des proportions. Les facteurs de discrimination utilisés pour le  $\delta^{15}\text{N}$  ont été similaires à ceux que nous avons utilisé pour le calcul du niveau trophique ( $2,0 \pm 0,4\text{‰}$ ). Pour le  $\delta^{13}\text{C}$ , une valeur de fractionnement de  $0,8 \pm 0,3\text{‰}$  a été choisie (Cabrol et al., 2019). Le modèle qui a permis l'utilisation de MixSIAR a inclus deux biotraceurs (C et N), les données isotopiques des proies potentielles et du consommateur *N. americana* avec ses deux clades selon l'habitat évalué (RDL et ZTM). Pour RDL, il y avait deux niveaux (les clades A et B), tandis qu'à ZTM, il n'y avait qu'un seul niveau, le clade A. Finalement, l'erreur aléatoire, composante du modèle qui capture les variations non explicables ou aléatoires dans les données en plus du facteur de fractionnement sur les consommateurs ont été inclus.

Pour l'habitat ZTM, les sources de nourriture potentielles incluses dans le modèle ont été : *Enteromorpha linza*, *Eurytemora affinis*, MOS, MOP et *Scenedesmus obliquus*. Tandis que les proies considérées à l'habitat RDL ont été: nauplius cirripedia, Harpacticoïda, *Acartia* sp, *Ascophyllum nodosum*, *Ulvaria obscura*, la MOP et la MOS. Au début de la modélisation, nous avons utilisé la même proportion d'inclusion de ces proies potentielles au régime alimentaire de *N. americana* par habitat. Donc, aucune information préalable sur les préférences alimentaires n'a été incluse (priori non informatif). Néanmoins, à RDL un facteur de dépendance à la concentration basé sur le rapport C/N a été utilisé en tant que paramètre d'entrée pour détecter les différences entre les sources ayant des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  ou  $\delta^{13}\text{C}$  similaires (Phillips & Koch, 2002; Inger et al., 2006; Stock & Semmens, 2016). La convergence a été confirmée pour chacun des modèles en utilisant les métriques de Gelman-Rubin et Geweke, les valeurs  $<1,05$  supportaient la convergence. (Stock et Semmens, 2016). Pour estimer la distribution de probabilité du modèle nous avons utilisé la chaîne Markov Monte Carlo (Stock et al., 2008). L'estimation de la proportion de chaque proie potentielle dans le régime alimentaire prédit de *N. americana* par habitat, partait du principe d'égalité dans l'inclusion des proies considérées (priori). La modélisation, en fonction des itérations faites, des valeurs isotopiques des sources en plus des facteurs de fractionnement considérés, octroie au modèle de mélange la distribution probable des proportions par proie (posteriori).

## 1.4 RÉSULTATS

### 1.4.1 Caractéristiques physico-chimiques des masses d'eau à RDL et ZTM

L'habitat polyhalin RDL était caractérisé par des valeurs en salinité, chlorophylle *a* et en phosphate plus élevées, mais avec des concentrations en nitrites et nitrates légèrement plus faibles que le site de l'habitat de la ZTM. Par contre, la température et les concentrations en MPS étaient supérieures dans l'habitat mésohalin (ZTM) au moment de l'échantillonnage. (Tableau 1).

Tableau 1.

Facteurs environnementaux caractérisant les deux habitats, RDL et ZTM en août 2021.

	Stations		
	RDL	ZTM	
Profondeur (m)	1	1	14
Temperature (°C)	15,6	20,0	19,3
Salinité	22,3	6	6
NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub> (μmol L <sup>-1</sup> )	9,8	12,8	12,6
Phosphate (μmol L <sup>-1</sup> )	1,1	0,2	0,3
Chl <i>a</i> (mg m <sup>-3</sup> )	12,2	6,9	7,1
MPS (g m <sup>-3</sup> )	44,2	32,5	46,5
MOP (g m <sup>-3</sup> )	4,62	4,4	5,4
MIP (g m <sup>-3</sup> )	42,4	28,8	41,7

NO<sub>2</sub> + NO<sub>3</sub> = azote total; Chl *a* = chlorophylle *a*; MPS = matière particulaire en suspension; MOP = matière organique particulaire; MIP = matière inorganique particulaire

#### 1.4.2 Régime alimentaire estimé par l'analyse de la composition en acides gras

Les concentrations en acides gras totaux dans la fraction lipidique neutre de *N. americana* étaient similaires entre les trois groupes (clades A et B à RDL et clade A à ZTM (Pseudo- $F_{2-6}=1,1$ ,  $P_{[MC]}=0,391$ ), bien que les concentrations moyennes d'AGs à RDL respectivement de  $19,2 \pm 7,4$  et  $22 \pm 18,6 \mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$  de masse sèche pour le clade A et B, aient été plus de deux fois plus supérieures à celles obtenues pour le clade A échantillonné dans la ZTM ( $8,8 \pm 4,5 \mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ ). Les fortes variabilités inter-individuelles pour chacun des 3 groupes particulièrement pour le clade B à RDL n'ont pas permis de valider de différences significatives. Toutefois, la composition en AG était significativement différente entre les groupes de *N. americana* (Pseudo- $F_{2-6}=3,476$   $P_{[MC]}=0,041$ ) avec une différence entre les clades A aux deux habitats ( $p=0,038$ ), mais une composition similaire à RDL entre les clades A et B ( $p=0,7$ ; Figure 8).

La fraction neutre des lipides de *N. americana* était composée de 17 AGs ayant des valeurs au-dessus de 1% chez *N. americana* (Tableau 2) avec une dominance de l'acide stéarique (18:0), un marqueur pour le détritit, et deux marqueurs trophiques phytoplanctoniques, soit l'acide eicosapentaénoïque (EPA; 20:5n3) marquant principalement pour des diatomées et l'acide docosahéxanoïque (DHA; 22:6n3) marqueur des dinoflagellés. La composition en AGs de la fraction neutre des clades A se différenciail entre les deux sites par trois AGs contribuant à plus de 66% à la différence de composition observée, soient le 18:0 à 38,6%, le 20:5n3 à 20% et 22:6n3 à 7,4% (SIMPER; Tableau 2).

L'acide stéarique 18:0, un marqueur trophique marquant pour les détritit avait des valeurs deux fois plus élevées chez le clade A à l'habitat ZTM comparativement à l'habitat RDL. Par contre, la contribution des marqueurs phytoplanctoniques (20:5n3 et 22:6n3) était plus faible chez les *N. americana* échantillonnés à la station ZTM autant que la MOP (Tableau 2).

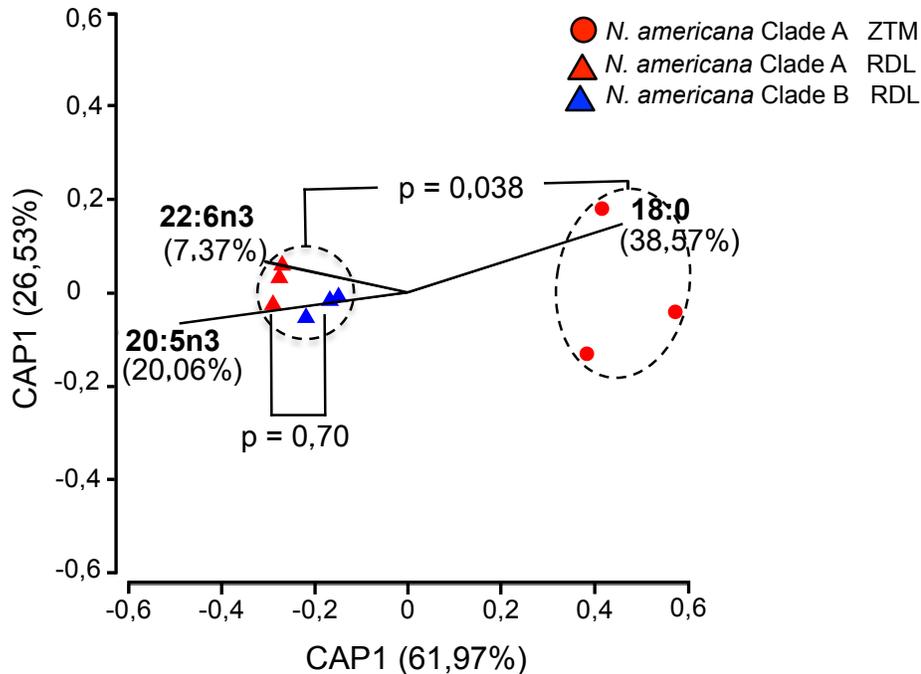


Figure 8. Analyse canonique des coordonnées principales pour les profils d'AGs de *N. americana* pour les clades A et B à RDL et le clade A à ZTM. Les pourcentages pour chaque AG montrent la contribution à la dissemblance entre les deux habitats évalués (SIMPER).

La composition en AG des proies potentielles différait entre les sites (Pseudo- $F_{12-24} = 9,504$ ,  $P_{[MC]} = 0,001$ ) mais celle de la MOP entre les deux habitats était similaire ( $P_{[MC]} = 0,105$ ). Selon l'analyse n-MDS (Figure 9) des profils d'acides gras, une correspondance apparaît entre les deux clades de *N. americana* et les proies zooplanctoniques telles que *Acartia* sp., Harpacticoïda, Cirripedia (nauplius), Cirripedia (cypris), *E. affinis*, ainsi que la MOP.

Tableau 2

Composition moyenne  $\pm$  SD en acides gras des lipides neutres chez *N. americana* par station (ZTM et RDL) et par clade (A et B) et composition moyenne en acides gras des lipides totaux pour la MOP

	<i>Neomysis americana</i>			MOP	
	RDL		ZTM	RDL	ZTM
	Clade A	Clade B	Clade A		
14:0	2,0 $\pm$ 0,13	2,1 $\pm$ 0,3	3,1 $\pm$ 1,3	0	1,3 $\pm$ 0,2
14:1	0,2 $\pm$ 0,33	0,2 $\pm$ 0,3	0,01 $\pm$ 0,02	3,9 $\pm$ 0,03	2,7 $\pm$ 3,9
15:0	0,9 $\pm$ 0,08	0,8 $\pm$ 0,1	0,9 $\pm$ 0,1	0	3,3 $\pm$ 0,7
16:0	22,5 $\pm$ 0,9	22 $\pm$ 0,4	24,0 $\pm$ 3,4	16,6 $\pm$ 2,5	24,5 $\pm$ 0,5
16:1n7*	7,7 $\pm$ 0,3	8,9 $\pm$ 1,3	7,7 $\pm$ 4,5	4,3 $\pm$ 1,8	2,7 $\pm$ 0,5
18:0 *	6,5 $\pm$ 0,4	6,9 $\pm$ 1,0	13,3 $\pm$ 2,7	42,9 $\pm$ 10,0	30,9 $\pm$ 2,7
18:1n9	5,4 $\pm$ 0,4	5,8 $\pm$ 0,4	3,5 $\pm$ 0,3	2,4 $\pm$ 0,3	4,7 $\pm$ 5,1
18:2n6	1,0 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,1	1,7 $\pm$ 0,4	2,4 $\pm$ 0,3	4,8 $\pm$ 1,1
18:3n3	0,3 $\pm$ 0,1	0,3 $\pm$ 0,1	1,4 $\pm$ 0,7	1,6 $\pm$ 0,01	3,3 $\pm$ 0,2
20:0	0,2 $\pm$ 0,02	0,2 $\pm$ 0,02	0,3 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,4	1,3 $\pm$ 0,4
20:1n9	1,2 $\pm$ 0,1	1,4 $\pm$ 0,1	0,7 $\pm$ 0,3	0	0
20:4n6	5,0 $\pm$ 0,2	5,0 $\pm$ 0,4	5,4 $\pm$ 0,6	0,9 $\pm$ 0,2	1,2 $\pm$ 0,04
20:5n3*	25,0 $\pm$ 0,8	24,2 $\pm$ 0,8	19,9 $\pm$ 0,6	14,8 $\pm$ 2,6	6,4 $\pm$ 0,03
22:0	0,1 $\pm$ 0,03	0,1 $\pm$ 0,04	0,3 $\pm$ 0,2	1,0 $\pm$ 0,3	1,6 $\pm$ 0,03
24:0	0,2 $\pm$ 0,1	0,2 $\pm$ 0,09	1,9 $\pm$ 1,3	3,2 $\pm$ 0,7	5,1 $\pm$ 0,2
22:6n3*	15,5 $\pm$ 1,2	14,9 $\pm$ 2,8	12,8 $\pm$ 1,4	2,7 $\pm$ 0,9	2,5 $\pm$ 0,1
24:1n9	3,1 $\pm$ 2,6	2,7 $\pm$ 2,3	1,6 $\pm$ 1,9	1,0 $\pm$ 0,4	0
AG totaux ( $\mu\text{g mg}^{-1}$ )	19,2 $\pm$ 7,4	22,2 $\pm$ 18,6	8,7 $\pm$ 4,50	1,2 $\pm$ 0,2	1 $\pm$ 0,2

Les astérisques indiquent les acides gras contribuant à la différence entre les clades (analyse SIMPER, seuil 70 %). Les acides gras sont exprimés en % des acides gras totaux (AGT). Les acides gras totaux sont exprimés en  $\mu\text{g mg}^{-1}$  masse sèche. Seuls les acides gras contribuant  $> 1$  % sont rapportés.

Tableau 3

Composition moyenne  $\pm$  SD en acides gras des lipides totaux pour le zooplancton et le phytoplancton échantillonnés aux habitats RDL et ZTM. Les acides gras totaux (AGT) sont exprimés en  $\mu\text{g mg}^{-1}$  matière sèche et les AG sont exprimés en % des acides gras totaux.

	ZOOPLANCTON					PHYTOPLANCTON
	RDL				ZTM	Bouée (près de ZTM)
	<i>Acartia</i> spp.	Harpacticoïda	Cirripedia (Nauplius)	Cirripedia (Cypris)	<i>Eurytemora affinis</i>	<i>Scenedesmus obliquus</i>
14:0	1,76 $\pm$ 2,15	0,40 $\pm$ 0,69	0,024 $\pm$ 0,025	1,62 $\pm$ 2,81	2,52 $\pm$ 0,53	0,05 $\pm$ 0,04
15:0	0,69 $\pm$ 0,66	0,04 $\pm$ 0,08	0,18 $\pm$ 0,30	0,23 $\pm$ 0,40	1,14 $\pm$ 0,22	0,11 $\pm$ 0,1
15:1	7,35 $\pm$ 6,73	0	0,14 $\pm$ 0,12	0	0,17 $\pm$ 0,03	0,05 $\pm$ 0,08
16:0	30,70 $\pm$ 1,36	17,43 $\pm$ 5,21	27,28 $\pm$ 2,57	22,92 $\pm$ 10,78	21,49 $\pm$ 1,51	15,24 $\pm$ 2,85
16:1	3,49 $\pm$ 1,16	1,73 $\pm$ 2,24	19,33 $\pm$ 2,30	7,71 $\pm$ 5,64	11,60 $\pm$ 0,67	5,05 $\pm$ 4,41
17:1	0,21 $\pm$ 0,22	0,41 $\pm$ 0,058	0,72 $\pm$ 1,21	0,10 $\pm$ 0,17	0,08 $\pm$ 0,11	3,32 $\pm$ 1,36
18:0	21,68 $\pm$ 5,81	21,65 $\pm$ 6,64	7,90 $\pm$ 1,13	15,85 $\pm$ 2,34	8,05 $\pm$ 0,18	5,66 $\pm$ 1,94
18:1n9	5,54 $\pm$ 4,0	1,63 $\pm$ 1,41	4,50 $\pm$ 1,51	5,67 $\pm$ 3,65	5,52 $\pm$ 0,12	0,48 $\pm$ 0,16
18:2n6	0,85 $\pm$ 0,77	1,43 $\pm$ 1,26	0,65 $\pm$ 0,61	1,61 $\pm$ 0,22	1,63 $\pm$ 0,09	20,60 $\pm$ 1,42
18:3n3	0,54 $\pm$ 0,54	0,93 $\pm$ 0,38	0,65 $\pm$ 0,49	1,16 $\pm$ 0,39	2,85 $\pm$ 0,03	47,24 $\pm$ 6,15
20:0	0,25 $\pm$ 0,27	1,08 $\pm$ 0,74	0,16 $\pm$ 0,14	0,19 $\pm$ 0,15	0,16 $\pm$ 0,20	0,17 $\pm$ 0,04
20:1n9	1,59 $\pm$ 0,86	0,47 $\pm$ 0,81	0,85 $\pm$ 0,12	2,17 $\pm$ 1,18	0,39 $\pm$ 0,01	0,07 $\pm$ 0,11
21:0	0	0	0	0	0,10 $\pm$ 0,07	0
20:4n6	0,42 $\pm$ 0,15	2,56 $\pm$ 2,22	0,48 $\pm$ 0,06	0,59 $\pm$ 0,23	2,02 $\pm$ 0,17	0
20:5n3	7,93 $\pm$ 3,34	11,58 $\pm$ 6,84	28,52 $\pm$ 2,96	24,35 $\pm$ 11,25	18,98 $\pm$ 2,19	0,04 $\pm$ 0,06
24:0	1,63 $\pm$ 1,45	11,32 $\pm$ 9,46	0,75 $\pm$ 0,70	1,58 $\pm$ 1,05	1,87 $\pm$ 2,23	0,43 $\pm$ 0,45
22:6n3	7,99 $\pm$ 2,24	14,73 $\pm$ 12,92	5,36 $\pm$ 1,32	8,97 $\pm$ 4,79	15,82 $\pm$ 1,79	0,07 $\pm$ 0,12
24:1n9	2,31 $\pm$ 2,51	0	0,35 $\pm$ 0,14	1,90 $\pm$ 2,16	2,54 $\pm$ 2,94	0
AGT ( $\mu\text{g mg}^{-1}$ )	15,89 $\pm$ 17,82	12,44 $\pm$ 0,53	10,35 $\pm$ 4,62	7,47 $\pm$ 0,33	5,49 $\pm$ 0,34	26,18 $\pm$ 4,27

Tableau 4

Composition moyenne  $\pm$  SD en acides gras des lipides totaux pour les algues, les macrophytes et la matière organique du sédiment (MOS) échantillonnés aux stations RDL et aux zones près de la station ZTM. Les acides gras totaux (AGT) sont exprimés en  $\mu\text{g mg}^{-1}$  matière sèche et les AG sont exprimés en % des acides gras totaux.

	MACROPHYTES					MOS	
	RDL			ZTM		ZTM	RDL
	<i>Ascophyllum nodosum</i>	<i>Phycodrys rubens</i>	<i>Ulvaria obscura</i>	<i>Enteromorpha linza</i>	<i>Spartina alterniflora</i>		
14:0	11,10 $\pm$ 0,17	7,80 $\pm$ 0,84	0,71 $\pm$ 0,06	0,74 $\pm$ 0,47	0,79 $\pm$ 0,40	6,61 $\pm$ 0,22	14,57 $\pm$ 0,43
15:0	0,46 $\pm$ 0,02	0,52 $\pm$ 0,34	0,21 $\pm$ 0,06	0,17 $\pm$ 0,03	0,20 $\pm$ 0,1	11,26 $\pm$ 0,59	3,15 $\pm$ 0,1
15:1	0	0,03 $\pm$ 0,06	0,12 $\pm$ 0,10	0,24 $\pm$ 0,11	0,75 $\pm$ 0,60	1,55 $\pm$ 0,11	0,42 $\pm$ 0,03
16:0	20,34 $\pm$ 0,85	41,04 $\pm$ 10,93	29,37 $\pm$ 0,56	37,31 $\pm$ 3,10	21,23 $\pm$ 11,48	15,85 $\pm$ 0,19	34,74 $\pm$ 1,11
16:1	1,54 $\pm$ 0,03	8,80 $\pm$ 13,08	6,83 $\pm$ 1,45	0,87 $\pm$ 0,59	5,21 $\pm$ 4,78	29,78 $\pm$ 1,45	30,54 $\pm$ 0,41
17:1	0,12 $\pm$ 0,14	0,19 $\pm$ 0,15	2,14 $\pm$ 0,03	1,25 $\pm$ 1,71	0	5,27 $\pm$ 0,17	1,22 $\pm$ 0,05
18:0	0,55 $\pm$ 0,01	1,54 $\pm$ 0,09	0,42 $\pm$ 0,11	0,71 $\pm$ 0,23	3,42 $\pm$ 1,60	1,63 $\pm$ 0,07	1,84 $\pm$ 0,13
18:1n9	17,56 $\pm$ 0,50	1,13 $\pm$ 1,07	8,06 $\pm$ 2,29	11,39 $\pm$ 0,94	0,69 $\pm$ 0,14	0,89 $\pm$ 0,10	2,45 $\pm$ 0,28
18:2n6	9,26 $\pm$ 0,47	1,13 $\pm$ 0,19	4,27 $\pm$ 0,27	12,78 $\pm$ 0,62	21,67 $\pm$ 11,95	1,94 $\pm$ 0,10	0,65 $\pm$ 0,04
18:3n3	9,67 $\pm$ 0,56	0,31 $\pm$ 0,12	40,84 $\pm$ 0,95	29,30 $\pm$ 3,18	39,22 $\pm$ 33,72	0,99 $\pm$ 0,03	0,27 $\pm$ 0,02
20:0	0,14 $\pm$ 0,05	0,05 $\pm$ 0,02	0	0,08 $\pm$ 0,02	1,02 $\pm$ 0,44	0,21 $\pm$ 0,01	0,31 $\pm$ 0,03
20:1n9	0,24 $\pm$ 0,02	0,59 $\pm$ 1,03	1,38 $\pm$ 0,18	0,17 $\pm$ 0,01	0,12 $\pm$ 0,04	0	0
21:0	1,00 $\pm$ 0,01	1,43 $\pm$ 1,01	0	0,14 $\pm$ 0,01	0,18 $\pm$ 0,07	0,23 $\pm$ 0,05	0,21 $\pm$ 0,02
20:4n6	17,4 $\pm$ 0,20	23,61 $\pm$ 16,57	0,37 $\pm$ 0,04	1,64 $\pm$ 0,12	0,003 $\pm$ 0,01	3,37 $\pm$ 0,40	2,06 $\pm$ 0,08
20:5n3	6,88 $\pm$ 0,23	5,86 $\pm$ 7,72	1,25 $\pm$ 0,19	0,94 $\pm$ 0,24	0,1 $\pm$ 0,04	15,05 $\pm$ 0,21	3,79 $\pm$ 0,22
24:0	0,18 $\pm$ 0,04	0,42 $\pm$ 0,28	0,21 $\pm$ 0,03	0	1,23 $\pm$ 0,49	1,03 $\pm$ 0,08	0,93 $\pm$ 0,12
22:6n3	0,34 $\pm$ 0,03	2,11 $\pm$ 3,38	0,05 $\pm$ 0,04	0,10 $\pm$ 0,005	0,10 $\pm$ 0,04	1,38 $\pm$ 0,02	0,36 $\pm$ 0,02
24:1n9	1,21 $\pm$ 0,11	0,58 $\pm$ 0,42	0,33 $\pm$ 0,07	0,03 $\pm$ 0,05	2,58 $\pm$ 1,94	0,08 $\pm$ 0,11	0,23 $\pm$ 0,02
AGT ( $\mu\text{g mg}^{-1}$ )	24,18 $\pm$ 5,08	13,60 $\pm$ 5,38	13,42 $\pm$ 1,48	21,21 $\pm$ 2,04	15,15 $\pm$ 5,35	0,71 $\pm$ 0,05	0,46 $\pm$ 0,09

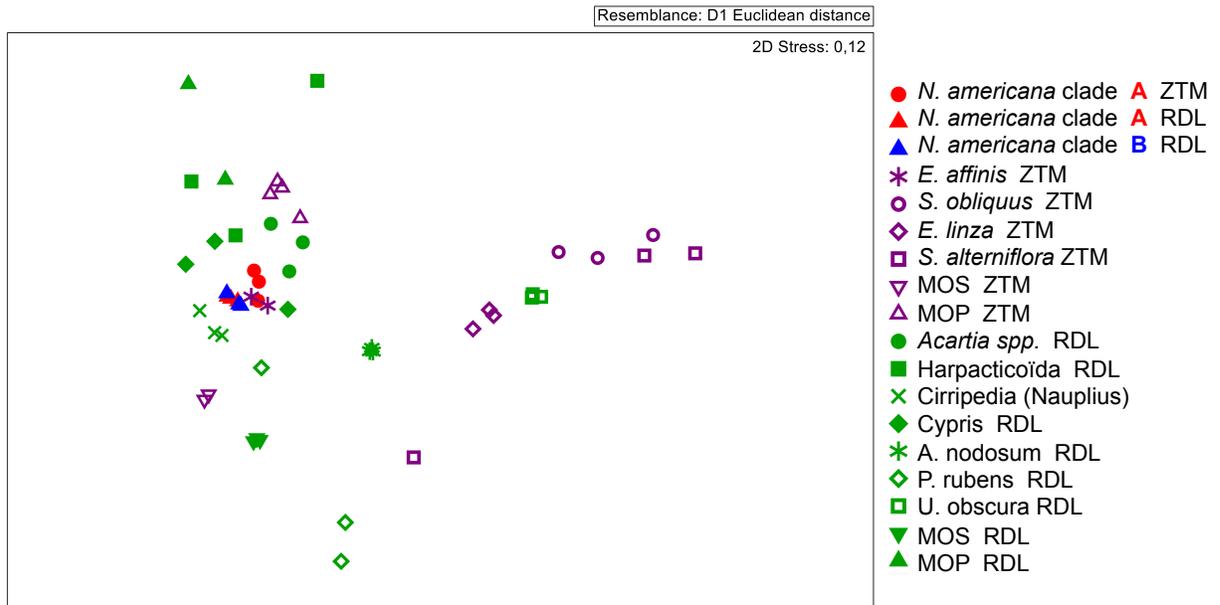


Figure 9. n-MDS des profils en acides gras de *N. americana* clades A et B (lipides neutres) et leurs proies potentielles (lipides totaux) aux deux habitats RDL et ZTM. Analyse basée sur une matrice de similarité euclidienne.

#### 1.4.3 Niveau trophique chez *N. americana* et caractéristiques isotopiques des consommateurs et proies par station

Les niveaux trophiques des clades A et B présents à RDL étaient similaires, avec une moyenne de  $1,78 \pm 0,1$  et  $1,7 \pm 0,2$  respectivement (Pseudo- $F_{2-6} = 177,1$ ;  $P_{[MC]} = 0,48$ ) (Figure 10). En revanche, le NT du clade A était deux fois plus élevées à ZTM qu'à RDL (respectivement  $4,22 \pm 0,3$  contre  $1,78 \pm 0,1$ ; Pseudo- $F_{2-6} = 177,1$ ;  $P_{[MC]} = 0,001$ ). La signature en  $\delta^{13}C$  différait entre les clades A et B à RDL (Pseudo- $F_{2-6} = 87,5$ ;  $P_{[MC]} = 0,02$ ) avec une valeur de  $-15,7\text{‰} \pm 0,5$  pour le clade A contre  $-17,1\text{‰} \pm 0,4$  pour le clade B. De plus, le clade A était plus enrichi en  $^{13}C$  à RDL qu'à ZTM ( $-15,7 \pm 0,5\text{‰}$  contre  $-19,9 \pm 0,3\text{‰}$ ; Pseudo- $F_{2-6} = 87,5$ ;  $P_{[MC]} = 0,001$ ; Figure 10).

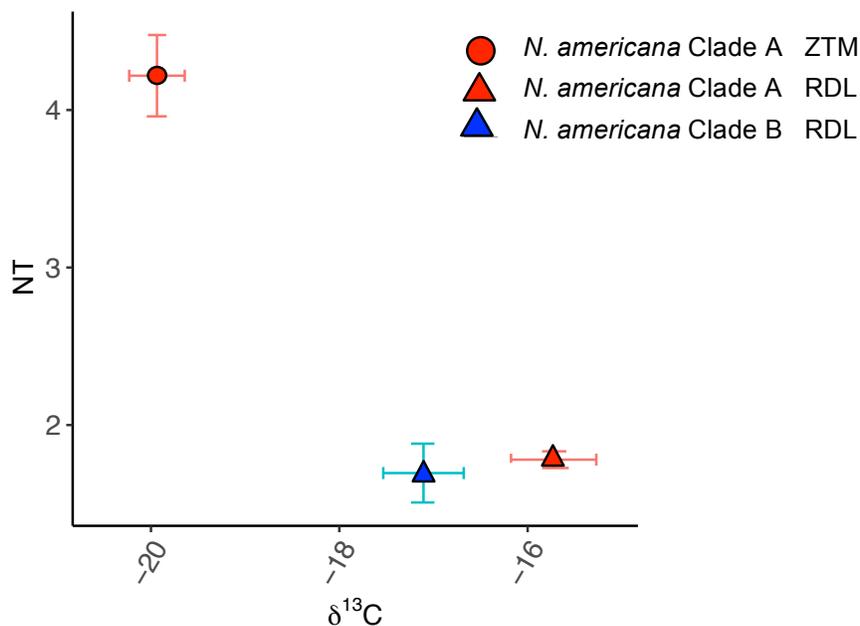


Figure 10. Niveau trophique (NT) et signature isotopique  $^{13}\text{C}$  chez *N. americana* pour les deux clades et les deux habitats.

À RDL, les signatures isotopiques en  $\delta^{13}\text{C}$  de l'ensemble des sources potentielles de nourriture et de *N. americana* à RDL variaient entre -34,7 et -13,8‰ (Figure 11a). Les valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  des proies zooplanctoniques prélevées à RDL (Harpacticoida, *Acartia* spp., nauplius et cypris de Cirripedia) variaient entre -23 et -19,8‰ avec une moyenne de  $-21,7 \pm 1,4$ ‰, plus enrichie par rapport aux valeurs de la MOP ( $-27,4 \pm 0,2$ ‰). Pour ce qui concerne les macroalgues (*U. obscura*, *A. nodosum* et *P. rubens*) les valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}$  variaient entre -15,1 et 17,2‰ (Figure 11a) à l'exception de *P. rubens* qui présentait une valeur très appauvrie en  $^{13}\text{C}$  de -35,4‰. La MOS présentait une valeur moyenne en  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-22$ ‰  $\pm 0,3$  (Figure 11a)

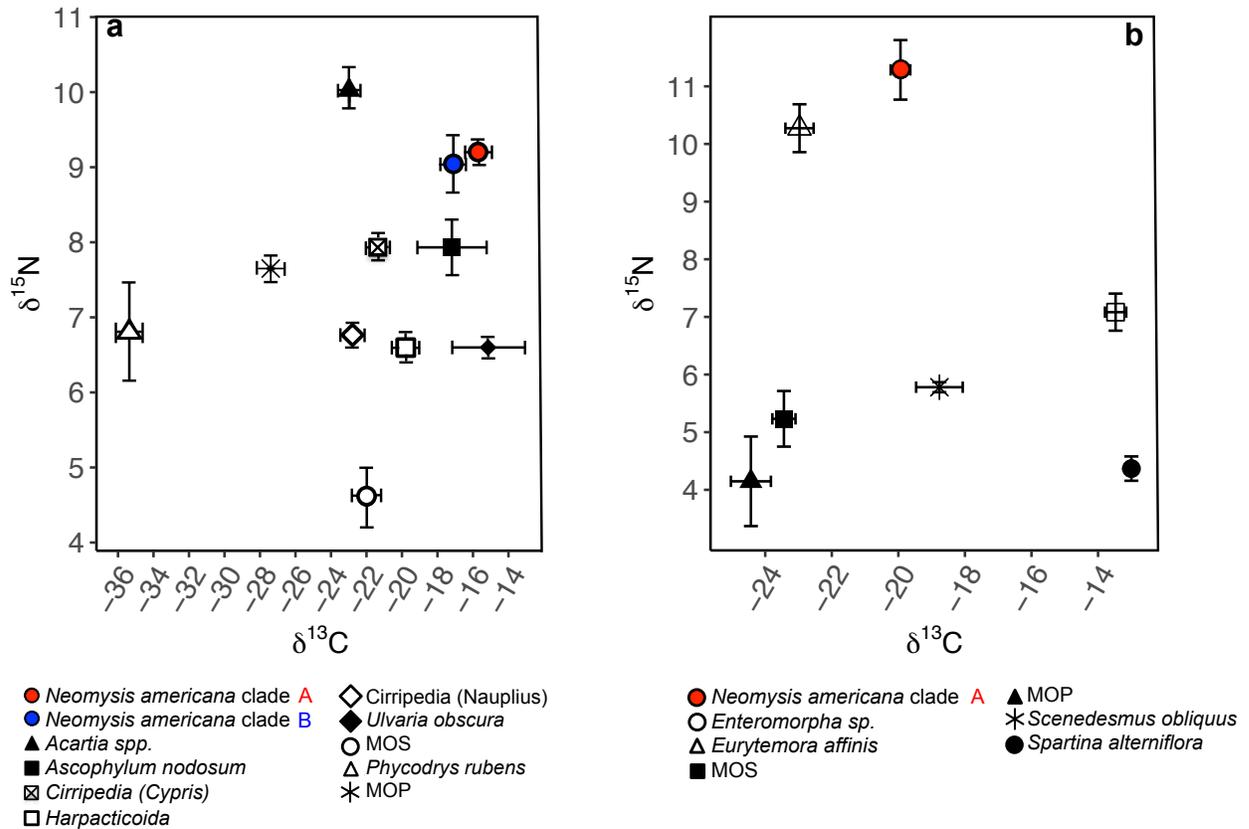


Figure 11. Ratios des isotopes stables  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  des clades A et B chez *N. americana* et des proies d'alimentation potentielles dans les habitats échantillonnés (RDL [a] et ZTM [b])

À ZTM, les valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  variaient entre  $-24,4 \pm 0,6$  (MOP) et  $-13 \pm 0,2\text{‰}$  (*S. alterniflora*). La MOP était la plus appauvrie en  $^{13}\text{C}$  comparativement à toutes les autres composantes de l'ensemble des proies potentielles et de *N. americana*, y compris le principal consommateur primaire trouvé à cette station, *Eurytemora affinis* ( $-23,0 \pm 0,4\text{‰}$   $\delta^{13}\text{C}$ ). De plus, la signature isotopique en  $\delta^{15}\text{N}$  pour la MOP était en moyenne de  $4,1 \pm 0,8\text{‰}$  tandis que *N. americana* et *E. affinis* montraient une signature en  $\delta^{15}\text{N}$  de  $11,3 \pm 0,5$  et  $10,3 \pm 0,4\text{‰}$  respectivement (Figure 11b). En outre, pour les autres sources, soit *S. alterniflora*, le phytoplancton (*S. obliquus*) et la MOS, les valeurs en  $\delta^{15}\text{N}$  étaient intermédiaires entre celles de la MOP ( $4,1\text{‰} \pm 0,8\text{‰}$ ) et la macroalgue du genre *Enteromorpha* ( $7,1\text{‰} \pm 0,3$ ; Figure 11b)

#### 1.4.4 Description du régime alimentaire

Les modèles de mélange suggèrent que les clades A et B à RDL sont très généralistes, car aucune des sources potentielles d'alimentation ne semblait se démarquer les unes des autres, malgré une convergence des modèles. Au total, chacune des sources présentait des valeurs similaires à celles considérées a priori (environ 15%) à l'exception cependant de la MOS, pour qui la contribution au régime alimentaire de *N. americana* était d'environ 10% (Figure 12).

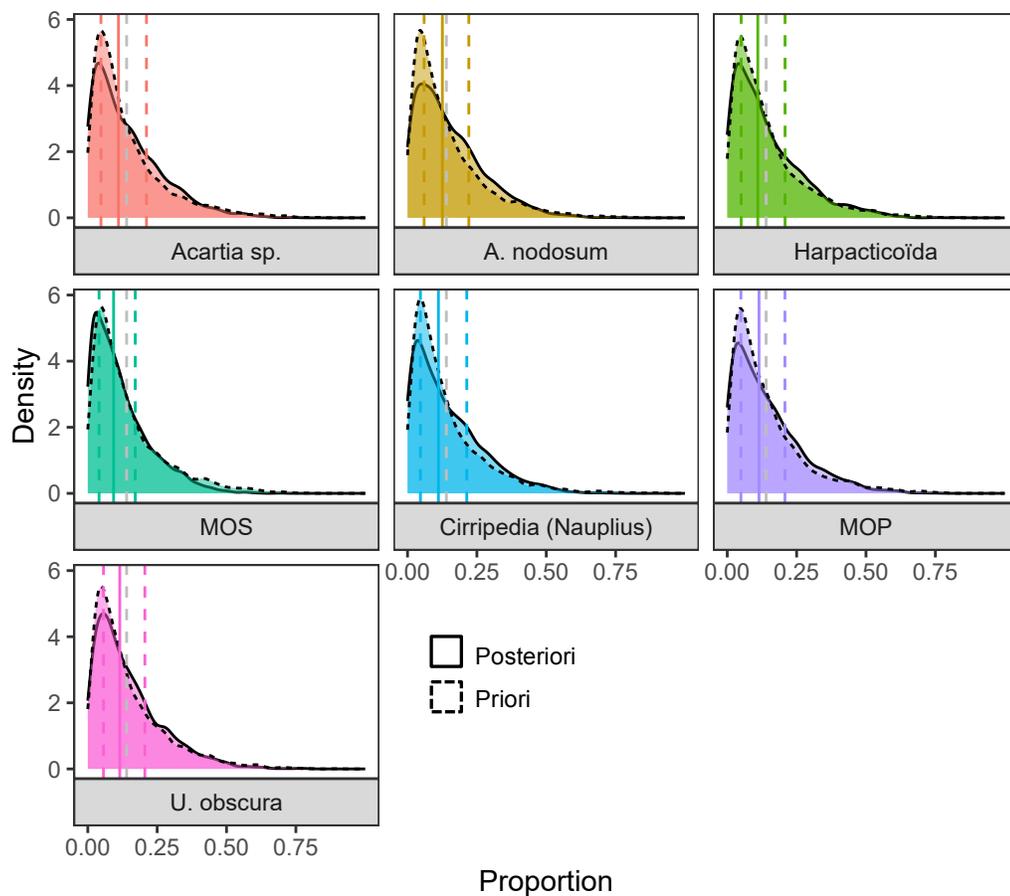


Figure 12. Distribution de densité et statistiques de proportion de chaque proie potentielle dans le régime alimentaire prédit de *N. americana* à l'aide du modèle de mélange d'isotopes stables (MixSIAR) à l'habitat RDL. Les lignes verticales solides signifient la valeur de la médiane par proie en plus des 25e et 75e percentiles respectifs (lignes verticales pointillées).

Pour la station dans la ZTM la situation était différente, car l'alimentation de *N. americana* était dominée par le copépode *E. affinis* à hauteur de 34,5% (Figure 13). En plus, le modèle a détecté une distribution différente des valeurs a posteriori pour *E. affinis*. Les pourcentages estimés pour le reste des proies à la ZTM étaient semblables: *S. ubliquus* (16%), *Enteromorpha* sp. (16%), la MOP (14,5%) et la MOS (19%).

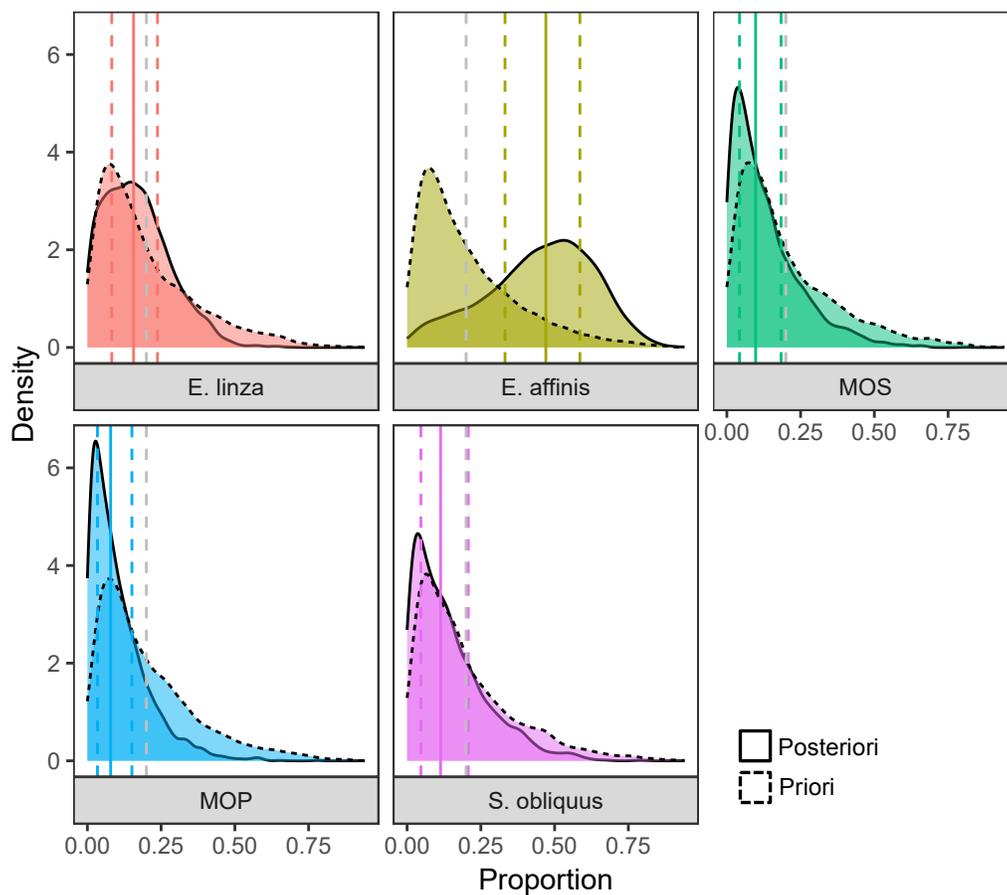


Figure 13. Distribution de densité et statistiques de proportion de chaque proie potentielle dans le régime alimentaire prédit de *N. americana* à l'aide du modèle de mélange d'isotopes stables (MixSIAR) à la station ZTM. Les lignes verticales solides signifient la valeur de la médiane par proie en plus des 25e et 75e percentiles respectifs (lignes verticales pointillées).

## 1.5 DISCUSSION

L'analyse du régime alimentaire par une approche multimarqueurs combinant isotopes stables du carbone et de l'azote et composition en acides gras nous a permis de rejeter l'hypothèse selon laquelle il y avait une différenciation de la niche trophique entre les deux clades A et B du complexe d'espèces cryptiques *N. americana* récolté dans l'habitat polyhalin. Nos travaux ont également mis en évidence que le clade A présentait un niveau trophique et un régime alimentaire (IS et AG) significativement différents entre les deux habitats. Ces différences pourraient être liées aux conditions environnementales spécifiques à chaque habitat et à la disponibilité des ressources alimentaires, confirmant ainsi que *N. americana* serait une espèce généraliste et opportuniste comme suggéré par Winkler et al. (2007). Néanmoins, l'utilisation des AG et des IS nous a permis de confirmer que les individus de *N. americana* échantillonnés dans la ZTM avaient une préférence alimentaire pour le copépode estuarien *E. affinis*. Il reste toutefois à déterminer si cette préférence envers cette source alimentaire riche en lipides, particulièrement en acides gras essentiels (DHA, EPA et ARA), est liée à une sélection envers cette ressource trophique ou reflète juste son abondante disponibilité.

### 1.5.1 La niche trophique des deux clades de *N. americana* à RDL

Les deux clades A et B vivent en sympatrie dans l'habitat RDL et montrent une ressemblance en termes de niche trophique et d'alimentation qui est mise en évidence par la similarité des profils d'AGs neutres, la position trophique et les estimés d'alimentations, et ce, malgré des différences entre les signatures isotopiques du carbone entre les deux clades. Ces derniers exploitent leur habitat trophique de façon similaire et accumulent la même quantité de lipides énergétiques dans la période la plus chaude de l'année. Les marqueurs de diatomées 20:5n3 (EPA) et de dinoflagellés 22:6n3 (DHA) ont été retrouvés en fortes proportions, avec une prédominance des diatomées, ce qui suggère une alimentation importante sur la composante phytoplanctonique. Au moment de l'échantillonnage en août 2021, une floraison

phytoplanctonique (concentration en chl *a* de 12.2 mg.m<sup>-3</sup>) a eu lieu à RDL. Dans la même zone côtière de la partie aval de la zone de transition autour de Kamouraska, Julliard (2023) a également trouvé les plus hautes valeurs de chl en été atteignant des valeurs de 1,56 mg m<sup>-3</sup> en 2019 et 4,79 mg m<sup>-3</sup> en 2020. En comparaison, la floraison trouvée à l'habitat RDL a été bien développée. Elle était probablement dominée par les diatomées comparativement aux dinoflagellés, car la proportion du marqueur de diatomées (EPA) dans la MOP était plus de 5 fois plus élevée que celle du marqueur des dinoflagellés (DHA). *N. americana* montre un enrichissement en <sup>13</sup>C par rapport à la MOP. Cette disparité pourrait être interprétée comme un faible couplage trophique entre les consommateurs et le seston et d'une forte sélectivité de la part des consommateurs pour des proies qui ne constituent qu'une fraction mineure du seston (Martineau et al., 2004; Barnard et al., 2006). *N. americana* peut être qualifié par une alimentation généraliste (Mauchline, 1980; Winkler et al. 2007). Par contre, pendant la période de floraison phytoplanctonique à RDL, *N. americana* semble se nourrir principalement de la proie la plus abondante dans son environnement, soit les diatomées, tel que suggéré par l'accumulation d'EPA (25%) dans leurs lipides de réserve.

Des pourcentages nettement plus élevés en acides gras essentiels (20:5n3, 22:6n3 et 20:4n6) accumulés dans les lipides de réserve chez *N. americana* comparativement aux pourcentages de ces mêmes AGs estimés dans la MOP démontre leur importante capacité de rétention sélective (Gendron et al., 2013; Leal et al., 2022 ). Lorsque les sources alimentaires sont déficientes en acides gras essentiels nécessaires pour répondre aux besoins physiologiques, en particulier pour la construction des phospholipides de membranes, il est connu par exemple que larves de bivalves et de poissons incorporent sélectivement les acides gras essentiels des triacylglycérols (Knauer et al., 1999; Tremblay et al., 2007; Martinez-Silva et al., 2018). Les AGs susmentionnés, sont essentiels pour la croissance et la survie des animaux marins, qui doivent les trouver dans leurs aliments, ayant des capacités limitées de les synthétiser *de novo* (DeMoreno et al., 1976; Dalsgaard et al., 2003). Ces AGs essentiels étant produits essentiellement par le phytoplancton, pourraient également suggérer une sélectivité d'alimentation vers le phytoplancton, ce qui a déjà été observé pour *Neomysis integer* (Bradshaw et al. 1991).

La forte empreinte phytoplanctonique dans la nourriture de *N. americana* à la station RDL est également confirmée par le bas niveau trophique ( $< 2$ ) estimé pour les deux clades. Cela suggère un comportement herbivore pour les deux clades. Cependant, les résultats des modèles de mélange, qui visent à quantifier l'importance des différentes proies dans le régime alimentaire d'une espèce, n'ont pas révélé de différences entre les modèles a priori et a posteriori pour les sources de nourriture potentielles incluses dans le modèle à RDL. Par ailleurs, aucune différence n'a été détectée dans la probabilité des contributions des proies considérées comme faisant partie du régime alimentaire chez *N. americana* à la station RDL. Malgré la similarité des régimes alimentaires entre les deux clades estimés par les modèles de mélange, les valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  pour les clades A et B à la station RDL présentaient des différences significatives, suggérant des disparités dans les sources alimentaires assimilées. En d'autres termes, les deux clades semblent avoir adopté des régimes alimentaires distincts.

Différentes hypothèses pourraient aussi expliquer la différence en carbone entre les deux clades malgré des proportions d'alimentation similaires estimées par les modèles de mélanges. Tout d'abord, le modèle de mélange est construit sur la base des sources de nourriture disponibles au moment de l'échantillonnage. Il est donc possible que certaines composantes propres au régime alimentaire de *N. americana* ne fussent pas présentes dans son habitat au moment de l'échantillonnage et donc influencer les résultats des modèles. Winkler et al. (2005) montrent que la composition des différents types d'assemblages zooplanctoniques dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent à différents moments (1994, 1995, 2000 et 2001) résulte d'une combinaison de facteurs biotiques et abiotiques. La température et, surtout, la salinité jouent un rôle clé dans la distribution et la composition de ces assemblages dans une zone aussi dynamique que l'estuaire moyen. Ces variations sont cruciales pour comprendre la structure écologique de cet environnement. Des études antérieures comme celles de Laprise & Dodson (1994), Barnard et al. (2003), et Winkler et al. (2003, 2005) soutiennent également ces conclusions.

Il est également possible qu'avec les données des proies disponibles en incluant la MOP pour l'habitat RDL de l'année précédent, le modèle n'a pas la puissance nécessaire pour

détecter des différences entre les proportions d'inclusion d'une proie particulière au régime alimentaire de *N. americana* ou entre les deux clades. En outre, l'analyse des isotopes stables fournit des informations intégrées sur les sources de nourriture assimilée sur une longue période (Omweri et al., 2021; Cabana & Rasmussen, 1996). Par exemple, les post-larves de crevettes brunes, étudiées en laboratoire à une température de 25°C, ont établi un équilibre isotopique avec leur source alimentaire dans un laps de temps compris entre 8 et 23 jours (Fry & Arnold, 1982). De manière similaire, Frazer et al. (1997) ont entrepris des recherches sur des larves de krill, en simulant des conditions de températures hivernales. Dans leur étude, les larves ont mis environ 10 jours pour atteindre la composition isotopique de leur nouvelle source de nourriture. Donc, le temps d'intégration et la conformation du tissu du consommateur, en termes de C et N pourraient obéir à un assemblage des proies différent de celles ponctuellement collectées.

Le choix de proies potentielles incluses dans le modèle a été basé sur les proies les plus disponibles au moment de l'échantillonnage et le caractère généraliste et omnivore chez *N. americana* (Mauchline, 1980; Winkler et al., 2003). Le caractère omnivore des mysidacés implique qu'ils peuvent modifier leur régime alimentaire en réponse aux changements de qualité et d'abondance de la nourriture (Zagursky & Feller, 1985; Winkler et al., 2007). *N. americana* est connu pour se nourrir de matière terrigène, de détritus, de diatomées, de dinoflagellés, de macroalgues et de zooplancton (Mauchline, 1980; Gorokhova & Hansson, 1999; Winkler et al., 2003; Quillen et al., 2022). Par contre, dans la présente étude l'inclusion des proies dans le modèle de mélange à RDL était limitée à la disponibilité des sources prélevées, donc en soustraire une, malgré une faible probabilité d'être incluse au régime alimentaire, pourrait signifier ne pas entourer dans un polygone le consommateur *N. americana* avec les proies et laisser le modèle sans validité (Phillips, 2012; Phillips et al., 2014). Par ailleurs, vu le bas niveau trophique pour *N. americana* à RDL, le probable régime alimentaire herbivore aurait pu demander l'inclusion d'une majeure quantité de proies phytoplanctoniques ou de bas niveau trophique dans le modèle de mélange.

### 1.5.2 Comparaison de la niche trophique du clade A de *N. americana* entre deux habitats

Le clade A de *N. americana* démontre une plasticité trophique marquée, lui permettant d'adapter et de modifier son comportement alimentaire en réponse aux variations environnementales et à la disponibilité des ressources. Cette plasticité se manifeste par le régime alimentaire et les niveaux trophiques différents du clade A dans les deux habitats étudiés. La plasticité trophique du clade A est également corroborée par des profils en acides gras distincts selon les habitats. Ces différences dans les comportements trophiques du clade A trouvent des explications dans les conditions environnementales distinctes des deux habitats étudiés. L'habitat ZTM est situé dans une zone de l'estuaire moyen caractérisée par des eaux plus chaudes et moins salées. C'est également une région très productive, soumise à un fort hydrodynamisme résultant de la circulation estuarienne (Simons et al., 2006). Les valeurs isotopiques en  $^{13}\text{C}$  de la MOP les plus faibles à la station ZTM reflètent l'influence élevée des matières détritiques et terrigènes dans cette zone de turbidité maximale, ce qui est conforme aux résultats obtenus par Martineau et al., 2004 et qui favorise une biomasse élevée de producteurs primaires, d'herbivores et de planctonivores (Frenette et al., 1995; Vincent et al., 1996; Winkler et al., 2003). La dominance du copépode estuarien *E. affinis* en tant que proie potentielle à la station ZTM représente également une composante importante de l'alimentation du clade A de *N. americana* à cet endroit. *E. affinis* joue un rôle essentiel dans les réseaux trophiques estuariens (Mouny et al., 1998; Winkler et al., 2007; Favier & Winkler, 2014; Slater & Baxter, 2014) en assurant un transfert d'énergie des producteurs primaires vers les niveaux trophiques supérieurs (Pauly et al., 1998; Frederiksen et al., 2006, Winkler et al., 2016).

La dominance de *E. affinis* dans le régime alimentaire du clade A à ZTM, est mise en évidence par la proportion estimée de 32% de ce copépode par rapport aux autres proies considérées pour le modèle de mélange. L'importance de *E. affinis* dans le régime alimentaire du clade A est par ailleurs confirmée par le haut niveau trophique mesuré (NT 4) pour ce clade à l'habitat ZTM, suggérant un comportement omnivore-carnivore, ce qui contraste avec le niveau trophique herbivore ( $< 2$ ) observé à RDL pour le même clade. Les résultats obtenus

dans l'habitat ZTM concordent avec ceux rapportés par Barnard et al., 2006. Ces auteurs ont estimé un niveau trophique de 3,6 pour les mysidacés *N. americana* et *Mysis stenolepis* échantillonnés dans la même zone de turbidité maximale où se trouve la station ZTM. Les signatures isotopiques de *N. americana* étaient également similaires aux valeurs de la présente étude (Barnard et al., 2006; Winkler et al., 2007).

A l'habitat RDL, des conditions environnementales différentes, notamment une salinité plus élevée (22 PSU) et une température plus basse (15°C), favorisent la présence d'un assemblage zooplanctonique polyhalin. Cet assemblage est composé notamment de copépodes marins tels qu'*Acartia* spp. et *Calanus* spp. (Laprise & Dodson, 1994; Winkler et al., 2003). Cependant, selon le modèle de mélange, nous n'avons pas détecté une préférence pour le zooplancton de *N. americana* à la station RDL. Au lieu de cela, elle s'est orientée vers le phytoplancton, lequel a été trouvé en concentrations élevées à cet endroit.

La comparaison entre les habitats étudiés (ZTM et RDL) a révélé une différenciation de la niche trophique du clade A de *N. americana*, confirmé par la composition en AG. Ainsi, on observe que le clade A présent dans l'habitat mésohalin (ZTM) avait une forte proportion d'acide stéarique (18:0), considéré comme un indicateur de détrit. Cette contribution était environ deux fois plus élevée que dans les profils du clade A dans la zone polyhaline (RDL). Des expériences menées précédemment avec *N. americana* ont mis en évidence une prédominance de détrit dans son contenu stomacal (Fulton 1982). La présence de détrit dans cette zone découle de l'accumulation de matière organique en suspension et des processus de sédimentation influencés par les forts courants du secteur (Vincent & Dodson, 1999; Dolgoplova & Isupova, 2011).

En somme, cette étude met en lumière la plasticité trophique et la capacité d'acclimatation de *N. americana* face aux variations environnementales, révélant des différences significatives dans les régimes alimentaires et les niveaux trophiques du clade A entre les habitats étudiés. Ces résultats soulignent l'importance de prendre en compte la complexité des interactions trophiques dans la compréhension des écosystèmes estuariens. Il est nécessaire de poursuivre

des recherches pour mieux appréhender les mécanismes régissant les choix alimentaires de cette espèce clé.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

### **Différenciation trophique du complexe d'espèces cryptiques *N. americana***

L'évaluation de la différenciation de la niche trophique au sein du complexe d'espèces cryptiques *N. americana* dans le système estuarien du Saint-Laurent reposait sur une comparaison entre les clades (A et B) au sein d'un même habitat (RDL) et entre deux habitats différents pour un même clade (A). Cette approche nous a conduit à réfuter l'hypothèse selon laquelle la niche trophique entre les clades A et B du complexe d'espèces cryptiques étaient différentes pendant la saison d'été 2021. Les profils d'AG neutres, la position trophique, et la préférence alimentaire selon le modèle de mélange des clades A et B de l'habitat RDL concordent, confirmant ainsi la similarité entre ces clades. En revanche, des distinctions significatives ont émergé au sein du clade A entre les habitats étudiés (RDL et ZTM). Ces variations semblent être influencées par les conditions environnementales spécifiques de chaque habitat, telles que la salinité et la température, en plus de la disponibilité des ressources alimentaires. *N. americana* exhibe une plasticité trophique marquée pour les deux habitats, adaptant son comportement alimentaire en réponse aux variations environnementales. Ainsi, l'importance de la composante phytoplanctonique dans la nourriture de *N. americana* rencontrée dans l'habitat polyhalin RDL s'accorde avec une productivité primaire accrue. Dans l'habitat mésohalin ZTM, localisé dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire, la dominance d'*E. affinis* dans le régime alimentaire de *N. americana* est associé avec des conditions de température des eaux plus chaudes et une importante densité de ce copépode dans cet habitat (Laprise et Dodson, 1994; Winkler et al., 2003, 2005). Le niveau trophique plus élevé du clade A à l'habitat ZTM suggère un comportement alimentaire omnivore-carnivore.

Cette étude sur le complexe d'espèces cryptiques *N. americana* dans l'estuaire du Saint-Laurent contribue significativement à la science au-delà de la compréhension spécifique de cet estuaire

particulier. L'utilisation simultanée de multiples marqueurs, tels que les rapports d'isotopes stables du carbone et de l'azote ainsi que la composition en acides gras, représente une approche novatrice pour étudier le régime alimentaire des espèces aquatiques. Cette méthodologie multimarqueurs offre une vision holistique des interactions trophiques, permettant une compréhension approfondie des sources alimentaires et de la sélectivité alimentaire.

### **Plasticité trophique de *N. americana***

La niche trophique joue un rôle central dans la compréhension des principaux résultats trouvés dans différentes études sur *Neomysis americana*. Ces études ont révélé que *N. americana* occupe une position trophique importante dans les écosystèmes estuariens en tant que consommateur et proie pour des niveaux trophiques supérieurs (Chapina et al., 2020). La dynamique de population de *N. americana* est étroitement liée à la disponibilité des proies et aux fluctuations des ressources alimentaires (Winkler et al., 2007). De plus, la coexistence de *N. americana* avec d'autres espèces de mysidacés dans les estuaires semble être facilitée par une partition des niches alimentaires, où chaque espèce présente des préférences alimentaires spécifiques qui minimisent la compétition interspécifique (Winkler et al., 2007).

En outre, les variations des taux métaboliques de *N. americana* en réponse aux conditions environnementales, telles que la température, la salinité ou l'oxygène dissous indiquent également une plasticité de cette espèce à son habitat, ce qui peut influencer sa position trophique et sa compétitivité dans l'écosystème estuarien (Schiariti et al., 2006; Mayor et Chigbu, 2018; Quillen et al., 2022). Enfin, la relation entre la distribution de *N. americana* et les gradients environnementaux, tels que la salinité et la température, met en évidence l'importance des caractéristiques physicochimiques de l'habitat dans la structuration des réseaux trophiques estuariens. Ainsi, l'intégration des aspects de la niche trophique dans l'étude de *N. americana* permet de mieux comprendre sa dynamique populationnelle, sa distribution spatiale et son rôle fonctionnel dans les écosystèmes estuariens.

En comprenant mieux les préférences alimentaires, les adaptations métaboliques et les réponses comportementales de *N. americana* aux conditions environnementales changeantes, nous sommes mieux équipés pour cartographier sa niche écologique et celle des clades associés. En adoptant une perspective dynamique qui intègre différentes dimensions de la niche trophique, telles que la variation saisonnière, les interactions interspécifiques et les changements environnementaux nous pouvons affiner notre compréhension de la manière dont *N. americana* exploite son habitat et interagit avec d'autres espèces. Cette approche holistique offre un potentiel considérable pour mieux cerner la niche écologique des clades de *N. americana*. Cette compréhension fine des réponses trophiques aux conditions locales peut être extrapolée à d'autres systèmes, contribuant ainsi à une meilleure anticipation des impacts des changements environnementaux sur les communautés aquatiques.

La capacité de *N. americana* à adapter son régime alimentaire en fonction des conditions environnementales souligne l'importance d'adopter une perspective dynamique qui intègre différents facteurs biotiques et abiotiques dans l'étude des interactions trophiques. Cette plasticité alimentaire en réponse aux variations environnementales offre des éléments conceptuels nouveaux, surtout en ce qui concerne l'approche comparative pour comprendre comment les espèces s'ajustent à des écosystèmes changeants. La comparaison des régimes alimentaires entre deux habitats différents met en évidence l'influence des conditions environnementales locales sur les choix alimentaires des espèces et cette approche peut être appliquée à d'autres écosystèmes, offrant des informations sur la variabilité spatiale des régimes alimentaires.

### **Limitations de l'étude, moyens d'y remédier et perspectives**

Bien que cette étude ait fourni des avancées significatives dans la compréhension du régime alimentaire de *Neomysis americana* dans l'estuaire du Saint-Laurent, certaines limitations méritent d'être soulignées. L'utilisation de modèles de mélange pour reconstruire les régimes alimentaires peut être entravée par la disponibilité temporelle variable des proies, ce

qui peut influencer la représentation fidèle des régimes alimentaires. Les modèles de mélange se basent sur la composition isotopique des proies au moment de l'échantillonnage, négligeant potentiellement des sources alimentaires pouvant être saisonnières ou éphémères. Une solution pourrait impliquer une approche plus dynamique, intégrant des données temporelles étendues sur la disponibilité des proies pour mieux refléter les variations saisonnières.

L'approche multimarqueurs que nous avons adoptée implique l'échantillonnage des proies potentielles en parallèle avec celui de *N. americana* et bien que l'analyse des acides gras et des isotopes stables ait fourni des informations détaillées sur la composition alimentaire, la capacité à identifier précisément les différentes espèces ou catégories taxonomiques des proies ingérées est limitée. L'intégration de techniques de séquençage génétique, telles que la métagénomique, dans l'analyse des contenus stomacaux pourrait non seulement offrir une identification précise des proies consommées par *N. americana*, mais également ouvrir de nouvelles perspectives dans la compréhension de son régime alimentaire. En complément de l'analyse des acides gras et des isotopes stables, la métagénomique aurait pu permettre une exploration approfondie du contenu stomacal de *N. americana*. Le séquençage de l'ADN extrait de ces contenus pourrait faciliter une identification précise des espèces (Malviya et al., 2016; Belle et al., 2019 & Zhang et al., 2023), fournissant ainsi des informations sur la variété des proies potentielles ingérées en complétant les résultats des modèles de mélange et même informant ces derniers. Cette approche complémentaire permet une caractérisation plus fine des relations trophiques, en fournissant des données sur la structure de la communauté alimentaire. De plus, elle ouvre de nouvelles perspectives à une échelle plus fine comme la caractérisation du compartiment microbien dans le tractus digestif de *N. americana* et le rôle de ce compartiment pouvant favoriser l'utilisation d'un environnement donné. Bashiardes et al. (2016); Magnuson et al. (2023) remarquent que les communautés microbiennes sont importantes dans le contrôle de la colonisation des pathogènes et dans le développement du système immunitaire, et elles aussi aident dans la digestion en hydrolysant les composés de la alimentation qui ne pourraient pas être décomposés par la production d'enzymes (Flint et al., 2014).

Pendant la présente étude, nous avons observé un niveau trophique bas (1,8) pour le clade A de *N. americana* dans l'habitat polyhalin RDL. Cette conclusion est également étayée par des proportions significatives de marqueurs de diatomées et de dinoflagellés dans les lipides neutres des mysidacés étudiés, suggérant une alimentation importante basée sur la composante phytoplanctonique. Des futures études sur le régime alimentaire de *N. americana* devraient davantage considérer une variété plus ample des producteurs primaires en tant que proies potentielles. Pour des études ultérieures, il pourrait être avantageux d'incuber dans la colonne d'eau dans des habitats à étudier, les principales composantes phytoplanctoniques propres à chaque environnement, à partir de cultures isolées au laboratoire dans des membranes en cellulose (Fisherbrand™ Regenerated Cellulose Dialysis Tubing) d'une manière similaire à ce que nous avons fait dans le présent étude, deux semaines avant l'échantillonnage planifié. Ceci permettrait d'obtenir une signature phytoplanctonique intégrant la variabilité inhérente à l'habitat échantillonné sans les apports des autres sources de matière organique particulière en suspension dans la colonne d'eau, résidus terrestres et autres débris aquatiques (Martineau et al., 2004). Il est important de noter que l'utilisation des acides gras comme marqueurs trophiques a permis une bonne approximation pour identifier ces composants de la productivité primaire dans les tissus des consommateurs.

En outre, l'exploration approfondie des mécanismes génétiques sous-jacents aux variations observées entre les clades A et B représente une direction de recherche intéressante à explorer. L'intégration de méthodes génomiques, telle que la génomique fonctionnelle, constitue une bonne approche. Contrairement à la génomique structurale qui se concentre sur la séquence génétique elle-même, la génomique fonctionnelle explore comment les gènes sont activés ou désactivés, comment ils interagissent, et comment ces processus influent sur le fonctionnement global de l'organisme. Par exemple, Marchetti et al. (2012) ont réussi à identifier les changements dans l'expression génique associés à la croissance stimulée par le fer des diatomées à partir de la méta-transcriptomique comparative. Dans le contexte de notre étude, l'utilisation de la génomique fonctionnelle pourrait impliquer l'analyse approfondie des gènes associés au régime alimentaire de *N. americana* à un habitat donné. Cela pourrait inclure l'identification des gènes responsables de la digestion, de l'assimilation des nutriments, ou

encore des mécanismes de choix alimentaire. L'objectif serait de relier les différences observées dans les régimes alimentaires des clades A et B de *N. americana* à des variations génétiques spécifiques, offrant ainsi une compréhension approfondie de la base moléculaire de la plasticité trophique. L'utilisation des techniques moléculaires pourrait aussi ouvrir une voie vers différents sujets d'intérêts chez *N. americana* comme : la biologie de la reproduction, le métabolisme et les préférences environnementales comme température et salinité.

Enfin, l'extension de la portée de cette étude à d'autres estuaires ou écosystèmes similaires pourrait permettre de déterminer la généralisation ou la spécificité des résultats obtenus. *N. americana* est originaire d'Amérique, où elle domine actuellement la faune benthique dans les estuaires et les eaux côtières le long des côtes atlantiques (Mauchline, 1980). *N. americana* est rencontré à des latitudes tempérées et subtropicales d'Amérique du Nord et du Sud. Une forte variabilité environnementale constitue une source de stress importante pour la faune des estuaires (Attrill, 2002) et joue un rôle crucial dans le cycle de vie des mysidacés qui peuplent ces milieux (Mauchline, 1980). Dans les estuaires tempérés et subtropicaux, les mysidacés profitent d'une productivité primaire élevée, d'une quantité de nourriture abondante et de conditions de température favorables permettant un taux de croissance élevé (Zagursky & Feller, 1985; Paul & Closs, 2014). Cortial et al. (2019) ont trouvé trois lignées divergentes d'ADN mitochondrial dans les populations de *N. americana* dans le nord-ouest de l'Atlantique et le système du Saint-Laurent. Cette vaste plage de distribution englobe plusieurs régions, principalement délimitées par une composition d'espèces distinctes, des discontinuités thermiques et des propriétés hydrodynamiques (Spalding et al., 2007). Les tolérances physiologiques à la température et à la salinité peuvent façonner la distribution des mysidacés, entraînant une ségrégation spatiale des espèces au sein des écosystèmes (Paul et al., 2013; Espinosa et al., 2019).

Pour mieux comprendre l'adaptabilité de *Neomysis americana* aux conditions environnementales changeantes, il est recommandé d'explorer de manière approfondie l'effet synergétique des différents facteurs de stress, tels que les variations de température, de salinité et de disponibilité des ressources. Cette approche permettrait de saisir pleinement les

interactions complexes qui façonnent les performances et l'utilisation de l'habitat par les différents clades de cette espèce. En identifiant les mécanismes sous-jacents à ces réponses adaptatives, nous pourrions mieux anticiper les impacts des changements climatiques sur la dynamique des populations de *N. americana* et sur les écosystèmes estuariens dans leur ensemble. Par conséquent, il est recommandé de développer des perspectives de recherche visant à combler cette lacune de connaissance, ce qui serait crucial pour une gestion durable des écosystèmes estuariens face aux défis environnementaux actuels et futurs.

Une approche comparative avec d'autres populations de *N. americana* dans des contextes environnementaux variés contribuerait à mieux comprendre le rôle de *N. americana* dans différents écosystèmes et la plasticité trophique de cette espèce. En conclusion, cette étude a permis d'élucider la différenciation trophique du complexe d'espèces cryptiques *N. americana* dans l'estuaire du Saint-Laurent. Elle a mis en lumière la position trophique cruciale de ce mysidacé et ses implications pour le transfert d'énergie au sein des réseaux trophiques.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Agersted, M. D., & Nielsen, T. G. (2014). Krill diversity and population structure along the sub-Arctic Godthåbsfjord, SW Greenland. *Journal of Plankton Research*, 36(3), 800-815.
- Alfaro, A. C., Thomas, F., Sergent, L., & Duxbury, M. (2006). Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 70(1-2), 271-286.
- Altermatt, F., Alther, R., Fišer, C., Jokela, J., Konec, M., Kury, D., Mächler, E., Stucki, P., & Westram, A. M. (2014). Diversity and distribution of freshwater amphipod species in Switzerland (Crustacea: Amphipoda). *PloS One*, 9(10), e110328.
- Aminot, A., Chaussepied, M., 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO, Éditions Jouve, Paris, France, 395 p.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32-46.
- Anderson, R. P., Peterson, A. T., & Gómez Laverde, M. (2002). Using niche based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos*, 98(1), 3-16.
- Attrill, M. J. (2002). A testable linear model for diversity trends in estuaries. *Journal of Animal Ecology*, 71(2), 262-269.
- Audzijonyte, A. (2006). Diversity and zoogeography of continental mysid crustaceans. *Biologia*, 544, 89-141.
- Audzijonyte, A., Daneliya, M. E., & Väinölä, R. (2006). Comparative phylogeography of Ponto-Caspian mysid crustaceans: isolation and exchange among dynamic inland sea basins. *Molecular Ecology*, 15(10), 2969-2984.

- Audzijonytė, A., & Väinölä, R. (2005). Diversity and distributions of circumpolar fresh- and brackish-water Mysis (Crustacea: Mysida): descriptions of *M. relicta* Lovén, 1862, *M. salemaai* n. sp., *M. segerstralei* n. sp. and *M. diluviana* n. sp., based on molecular and morphological characters. *Hydrobiologia*, 544, 89-141.
- Ávila-Romero, L. E. (2023). Contribution des espèces cryptiques *Eurytemora affinis* et *E. carolleae* au régime alimentaire des larves d'éperlan arc-en-ciel, *Osmerus mordax*, dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire du Saint-Laurent [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski]. Océanographie: Mémoires et Thèses UQAR. <https://semaphore.uqar.ca/id/eprint/2899>.
- Barnard, C., Frenette, J. J., & Vincent, W. F. (2003). Planktonic invaders of the St. Lawrence estuarine transition zone: environmental factors controlling the distribution of *zebra mussel* veligers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60(10), 1245-1257.
- Barnard, C., Martineau, C., Frenette, J. J., Dodson, J. J., & Vincent, W. F. (2006). Trophic position of *zebra mussel* veligers and their use of dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography*, 51(3), 1473-1484.
- Bashiardes, S., Zilberman-Schapira, G., & Elinav, E. (2016). Use of metatranscriptomics in microbiome research. *Bioinformatics and Biology Insights*, 10, BBI-S34610.
- Bergé, J. P., & Barnathan, G. (2005). Fatty acids from lipids of marine organisms: molecular biodiversity, roles as biomarkers, biologically active compounds, and economical aspects. *Marine biotechnology* 1, 49-125.
- Blasina, G., Molina, J., Cazorla, A. L., & de Astarloa, J. D. (2016). Relationship between ecomorphology and trophic segregation in four closely related sympatric fish species (Teleostei, Sciaenidae). *Comptes Rendus Biologies*, 339(11-12), 498-506.
- Bradshaw, S. A., Eglinton, G., O'Hara, S. C., & Corner, E. D. (1991). Biogeochemical changes in lipids in a model marine food chain. In *Developments in Geochemistry* (Vol. 6, pp. 49-58). Elsevier.
- Belle, C. C., Stoeckle, B. C., & Geist, J. (2019). Taxonomic and geographical representation of freshwater environmental DNA research in aquatic conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29(11), 1996-2009.
- Bellou, S., Baeshen, M. N., Elazzazy, A. M., Aggeli, D., Sayegh, F., & Aggelis, G. (2014). Microalgal lipids biochemistry and biotechnological perspectives. *Biotechnology Advances*, 32(8), 1476-1493.

- Bilton, D. T., Paula, J., & Bishop, J. D. D. (2002). Dispersal, genetic differentiation and speciation in estuarine organisms. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55(6), 937-952.
- Brett, M., & Müller-Navarra, D. (1997). The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. *Freshwater Biology*, 38(3), 483-499.
- Breuer, G., Evers, W. A., de Vree, J. H., Kleinegris, D. M., Martens, D. E., Wijffels, R. H., & Lamers, P. P. (2013). Analysis of fatty acid content and composition in microalgae. *Journal of Visualized Experiments*, (80), e50628.
- Buchheister, A., & Latour, R. J. (2015). Diets and trophic-guild structure of a diverse fish assemblage in Chesapeake Bay, USA. *Journal of Fish Biology*, 86(3), 967-992.
- Cabana, G., & Rasmussen, J. B. (1996). Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of sciences*, 93(20), 10844-10847.
- Calliari, D., Cervetto, G., Castiglioni, R., & Rodríguez, L. (2007). Salinity preferences and habitat partitioning between dominant mysids at the Río de la Plata estuary (Uruguay). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(2), 501-506.
- Cabrol, J., Winkler, G., & Tremblay, R. (2015). Physiological condition and differential feeding behaviour in the cryptic species complex *Eurytemora affinis* in the St Lawrence estuary. *Journal of Plankton Research*, 37(2), 372-387.
- Cabrol, J., Nadalini, J. B., Tremblay, R., Galbraith, P. S., Nozais, C., Starr, M., Plourde, S., & Winkler, G. (2019). Seasonal and large-scale spatial variability of the energy reserves and the feeding selectivity of *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa inermis* in a Subarctic environment. *Progress in Oceanography*, 179, 102203.
- Canuel, E. A., & Zimmerman, A. R. (1999). Composition of particulate organic matter in the southern Chesapeake Bay: sources and reactivity. *Estuaries*, 22, 980-994.
- Caramujo, M. J., Boschker, H. T., & Admiraal, W. I. M. (2008). Fatty acid profiles of algae mark the development and composition of harpacticoid copepods. *Freshwater Biology*, 53(1), 77-90.
- Caudales, R., & Wells, J. M. (1992). Differentiation of free-living *Anabaena* and *Nostoc* cyanobacteria on the basis of fatty acid composition. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 42(2), 246-251.

- Cavender-Bares J., K.H. Kozak, P.V. Fine, and S.W. Kembel. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12:693-715.
- Chapina, R. J., Rowe, C. L., & Woodland, R. J. (2020). Metabolic rates of *Neomysis americana* (Smith, 1873) (Mysida: Mysidae) from a temperate estuary vary in response to summer temperature and salinity conditions. *The Journal of Crustacean Biology*, 40(4), 450-454.
- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2009). Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press.
- Chen, I. S., Shen, C. S. J., & Sheppard, A. J. (1981). Comparison of methylene chloride and chloroform for the extraction of fats from food products. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 58, 599-601.
- Chew, L. L., Chong, V. C., Tanaka, K., & Sasekumar, A. (2012). Phytoplankton fuel the energy flow from zooplankton to small nekton in turbid mangrove waters. *Marine Ecology Progress Series*, 469, 7-24.
- Cnudde, C., Moens, T., Werbrouck, E., Lepoint, G., Van Gansbeke, D., & De Troch, M. (2015). Trophodynamics of estuarine intertidal harpacticoid copepods based on stable isotope composition and fatty acid profiles. *Marine Ecology Progress Series*, 524, 225-239.
- Colombo, S. M., Wacker, A., Parrish, C. C., Kainz, M. J., & Arts, M. T. (2017). A fundamental dichotomy in long-chain polyunsaturated fatty acid abundance between and within marine and terrestrial ecosystems. *Environmental Reviews*, 25(2), 163-174.
- Copeman, L. A., & Parrish, C. C. (2003). Marine lipids in a cold coastal ecosystem: Gilbert Bay, Labrador. *Marine Biology*, 143, 1213-1227.
- Couturier, L. I., Michel, L. N., Amaro, T., Budge, S. M., Da Costa, E., De Troch, M., Di Dato, V., Fink, P., Giraldo, C., Le Grand, F., Loaiza, I., Mathieu-Resuge, M., Nichols, P. D., Parrish, C. C., Sardenne, F., Vagner, M., Pernet, F., & Soudant, P. (2020). State of art and best practices for fatty acid analysis in aquatic sciences. *ICES Journal of Marine Science*, 77(7-8), 2375-2395.
- Cortial, G., Woodland, R., Lasley-Rasher, R., & Winkler, G. (2019). Phylogeography of *Neomysis americana* (Crustacea, Mysida), focusing on the St. Lawrence system. *Journal of Plankton Research*, 41(5), 723-739.
- Dalsgaard, J., John, M. S., Kattner, G., Müller-Navarra, D., & Hagen, W. (2003). Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology*, 46, 225-340.

- Darwin, C. (1859). The origin of species by means of natural selection: or, The preservation of favored races in the struggle for life.
- David, V., Sautour, B., & Chardy, P. (2007). The paradox between the long-term decrease of egg mass size of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* and its long-term constant abundance in a highly turbid estuary (Gironde estuary, France). *Journal of Plankton Research*, 29(4), 377-389.
- Deegan, L. A., Peterson, B. J., & Portier, R. (1990). Stable isotopes and cellulase activity as evidence for detritus as a food source for juvenile Gulf menhaden. *Estuaries*, 13, 14-19.
- De Meester, N., Derycke, S., Rigaux, A., & Moens, T. (2015). Temperature and salinity induce differential responses in life histories of cryptic nematode species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 472, 54-62.
- DeMoreno, J. E. A., Moreno, V. J., Brenner, K. R., 1976. Lipid metabolism of the yellow clam, *Mesodesma matroides*: 2. Polyunsaturated fatty acid metabolism. *Lipids* 11, 561-566.
- Dolgoplova, E. N., & Isupova, M. V. (2011). Water and sediment dynamics at Saint Lawrence River mouth. *Water Resources*, 38, 453-469.
- Elliott, M., & Hemingway, K. L. (Eds.). (2008). Fishes in estuaries. John Wiley & Sons.
- El-Sabaawi, R., Dower, J. F., Kainz, M., & Mazumder, A. (2009). Characterizing dietary variability and trophic positions of coastal calanoid copepods: insight from stable isotopes and fatty acids. *Marine Biology*, 156, 225-237.
- Elton, C. S. (2001). Animal ecology, University of Chicago Press.
- Espinosa, N., Calliari, D., & Rodríguez-Graña, L. (2019). Life history, population structure and environmental modulation of *Neomysis americana* (Mysinae) in an intermittently open coastal lagoon of the South West Atlantic. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 223, 129-137.
- 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(5), 1247-1261.
- Flint, H. J., Scott, K. P., Duncan, S. H., Louis, P., & Forano, E. (2012). Microbial degradation of complex carbohydrates in the gut. *Gut microbes*, 3(4), 289-306.

- Frazer, T. K., Ross, R. M., Quetin, L. B., & Montoya, J. P. (1997). Turnover of carbon and nitrogen during growth of larval krill, *Euphausia superba* Dana: a stable isotope approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 212(2), 259-275.
- 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(6), 1259-1268.
- Freites, L., Labarta, U., & Fernández-Reiriz, M. J. (2002). Evolution of fatty acid profiles of subtidal and rocky shore mussel seed (*Mytilus galloprovincialis*, Lmk.). Influence of environmental parameters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 268(2), 185-204.
- Frenette, J. J., Vincent, W. F., Dodson, J. J., & Lovejoy, C. (1995). Size-dependent variations in phytoplankton and protozoan community structure across the St. Lawrence River transition region. *Marine Ecology Progress Series*. Oldendorf, 120(1), 99-110.
- Fry, B., & Arnold, C. (1982). Rapid  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia*, 54(2), 200-204.
- Fulton, R. S. (1982). Predatory feeding of two marine mysids. *Marine Biology*, 72, 183-191.
- Galloway, A. W., & Budge, S. M. (2020). The critical importance of experimentation in biomarker-based trophic ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375(1804), 20190638.
- Gaston, K. J. (2003). The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford University Press.
- Gendron, L., Tremblay, R., Belvin, S., Génard, B., Motnikar, S., & Côté, J. (2013). Condition, survival and growth in situ of hatchery-reared stage IV lobster (*Homarus americanus*) fed *Artemia* and lipid-rich wild zooplankton. *Aquaculture*, 416, 380-389.
- Giménez, E. M., Winkler, G., Hoffmeyer, M., & Ferreyra, G. A. (2018). Composition, spatial distribution, and trophic structure of the zooplankton community in San Jorge Gulf, southwestern Atlantic Ocean. *Oceanography*, 31(4), 154-163.
- Girard, J. M., Roy, M. L., Hafsa, M. B., Gagnon, J., Faucheux, N., Heitz, M., ... & Deschênes, J. S. (2014). Mixotrophic cultivation of green microalgae *Scenedesmus obliquus* on cheese whey permeate for biodiesel production. *Algal Research*, 5, 241-248.

- Gorokhova, E., & Hansson, S. (1999). An experimental study on variations in stable carbon and nitrogen isotope fractionation during growth of *Mysis mixta* and *Neomysis integer*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(11), 2203-2210.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427-433.
- Hansen, H. P., & Koroleff, F. (1999). Determination of nutrients. *Methods of Seawater Analysis*, 159-228.
- Hazel, J.R., 1995. Thermal adaptation in biological membranes: is homeoviscous adaptation the explanation. *Annual Review Physiology* 57, 19–42.
- Howard, R., Stanley, D., 1999. The tie that binds: eicosanoids in invertebrate biology. *Annals of the Entomological Society of America* 92, 880–890.
- Hughes, T. P. (1990). Recruitment limitation, mortality, and population regulation in open systems: a case study. *Ecology*, 71(1), 12-20.
- Hutchinson, G. E. (1957). Cold spring harbor symposium on quantitative biology. *Concluding Remarks*, 22, 415-427.
- Inger, R., Ruxton, G. D., Newton, J., Colhoun, K., Robinson, J. A., Jackson, A. L., & Bearhop, S. (2006). Temporal and intrapopulation variation in prey choice of wintering geese determined by stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 1190-1200.
- International Symposium for the Classification of Brackish Waters (1958). The Venice System for the Classification of Marine Waters According to Salinity. *Limnology and Oceanography*, 3(3), 346-347.
- Julliard, C. (2023). Trajectoire d'eutrophisation de la zone côtière du Kamouraska: approches biologiques et physico-chimiques [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski]. Océanographie: Mémoires et Thèses UQAR. <https://semaphore.uqar.ca/id/eprint/2824>
- Kattner, G., Albers, C., Graeve, M., & Schnack-Schiel, S. B. (2003). Fatty acid and alcohol composition of the small polar copepods, *Oithona* and *Oncaea*: indication on feeding modes. *Polar Biology*, 26, 666-671.

- Keenan, C. P. (1994). Recent evolution of population structure in Australian barramundi, *Lates calcarifer* (Bloch): an example of isolation by distance in one dimension. *Marine and Freshwater Research*, 45(7), 1123-1148.
- Kharlamenko, V. I., Kiyashko, S. I., Imbs, A. B., & Vyshkvartzev, D. I. (2001). Identification of food sources of invertebrates from the seagrass *Zostera marina* community using carbon and sulfur stable isotope ratio and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 220, 103-117.
- Kelly, J. R., & Scheibling, R. E. (2012). Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 446, 1-22.
- Knauer, J., Barrett, S. M., Volkman, J. K., & Southgate, P. C. (1999). Assimilation of dietary phytosterols by Pacific oyster *Crassostrea gigas* spat. *Aquaculture Nutrition*, 5(4), 257-266.
- Knowlton, N. (1993). Sibling species in the sea. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 189-216.
- Laliberté, J., & Larouche, P. (2023). Chlorophyll-*a* concentration climatology, phenology, and trends in the optically complex waters of the St. Lawrence Estuary and Gulf. *Journal of Marine Systems*, 238, 103830.
- Laprise, R., & Dodson, J. J. (1993). Nature of environmental variability experienced by benthic and pelagic animals in the St. Lawrence Estuary, Canada. *Marine Ecology Progress Series*, 94, 129-129.
- 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, 67-67.
- Leal, I., Tremblay, R., & Flores, A. A. (2022). Allochthonous subsidies drive early recruitment of a subtropical foundation species. *Oikos*, 2022(7), e08991.
- Lecomte, F., & Dodson, J. J. (2004). Role of early life-history constraints and resource polymorphism in the segregation of sympatric populations of an estuarine fish. *Evolutionary Ecology Research*, 6(5), 631-658.
- Lee, C. E. (2000). Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate “populations”. *Evolution*, 54(6), 2014-2027.

- Lee, C. E., & Petersen, C. H. (2003). Effects of developmental acclimation on adult salinity tolerance in the freshwater-invading copepod *Eurytemora affinis*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76(3), 296-301.
- Lee, R. F., Nevenzel, J. C., & Paffenhöfer, G. A. (1971). Importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: phytoplankton and copepods. *Marine Biology*, 9, 99-108.
- Lee, R. F., Hagen, W., & Kattner, G. (2006). Lipid storage in marine zooplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 307, 273-306.
- Leduc, D., Probert, P. K., & Duncan, A. (2009). A multi-method approach for identifying meiofaunal trophic connections. *Marine Ecology Progress Series*, 383, 95-111.
- Leibold, M. A. (1995). The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76(5), 1371-1382.
- Lepage, G., & Roy, C. C. (1984). Improved recovery of fatty acid through direct transesterification without prior extraction or purification. *Journal of Lipid research*, 25(12), 1391-1396.
- Lindeman, Raymond L. "The trophic-dynamic aspect of ecology." *Ecology* 23.4 (1942): 399-417.
- MacArthur, R. H. (1984). *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press.
- Magnone, L., Bessonart, M., Gadea, J., & Salhi, M. (2015). Trophic relationships in an estuarine environment: A quantitative fatty acid analysis signature approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 166, 24-33.
- Magnuson, J. T., Monticelli, G., Schlenk, D., Bisesi Jr, J. H., & Pampanin, D. M. (2023). Connecting gut microbiome changes with fish health conditions in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) exposed to dispersed crude oil. *Environmental Research*, 234, 116516.
- Malviya, S., Scalco, E., Audic, S., Vincent, F., Veluchamy, A., Poulain, J., ... & Bowler, C. (2016). Insights into global diatom distribution and diversity in the world's ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(11), E1516-E1525.
- Marchetti, A., Schruth, D. M., Durkin, C. A., Parker, M. S., Kodner, R. B., Berthiaume, C. T., ... & Armbrust, E. V. (2012). Comparative metatranscriptomics identifies molecular bases for the physiological responses of phytoplankton to varying iron availability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(6), E317-E325.

- Martineau, C., Vincent, W. F., Frenette, J. J., & Dodson, J. J. (2004). Primary consumers and particulate organic matter: isotopic evidence of strong selectivity in the estuarine transition zone. *Limnology and Oceanography*, 49(5), 1679-1686.
- Marty, Y., Delaunay, F., Moal, J., & Samain, J. F. (1992). Changes in the fatty acid composition of *Pecten maximus* (L.) during larval development. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 163(2), 221-234.
- Mauchline, J. (1980). The biology of mysids and euphausiids. *Advances in Marine Biology*, 18, 1-677.
- Mayor, E., Chigbu, P., Pierson, J., & Kennedy, V. S. (2017). Composition, abundance, and life history of mysids (Crustacea: Mysida) in the coastal lagoons of MD, USA. *Estuaries and Coasts*, 40, 224-234.
- Mayor, E. D., & Chigbu, P. (2018). Mysid shrimp dynamics in relation to abiotic and biotic factors in the coastal lagoons of Maryland, Mid-West Atlantic, USA. *Marine Biology Research*, 14(6), 621-636.
- McCutchan Jr, J. H., Lewis Jr, W. M., Kendall, C., & McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2), 378-390.
- Mees, J., Abdulkerim, Z., & Hamerlynck, O. (1994). Life history, growth and production of *Neomysis integer* in the Westerschelde estuary (SW Netherlands). *Marine Ecology Progress Series*, 109(1), 43-57.
- Merquiol, L., Romano, G., Cutignano, A., & D'Ambra, I. (2023). Chemical markers in marine food web: A simple workflow based on methyl tert-butyl ether extraction for fatty acids and stable isotopes assessment in plankton samples. *Marine Environmental Research*, 190, 106087.
- Mouny, P., Dauvin, J. C., Bessineton, C., Elkaim, B., & Simon, S. (1998). Biological components from the Seine estuary: first results. In *Oceans, Rivers and Lakes: Energy and Substance Transfers at Interfaces: Proceedings of the Third International Joint Conference on Limnology and Oceanography held in Nantes, France, October 1996* (pp. 333-347). Springer Netherlands.
- Moynihan, M. A., Barbier, P., Olivier, F., Toupoint, N., & Meziane, T. (2016). Spatial and temporal dynamics of nano-and pico-size particulate organic matter (POM) in a coastal megatidal marine system. *Limnology and Oceanography*, 61(3), 1087-1100.

- Müller-Navarra, D. C., Brett, M. T., Liston, A. M., & Goldman, C. R. (2000). A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers. *Nature*, *403*(6765), 74-77.
- Nelson D.L., and M.M. Cox. 2005. Principles of Biochemistry, Omega, Barcelona.
- Ohlmann, M., Matias, C., Poggiato, G., Dray, S., Thuiller, W., & Miele, V. (2023). Quantifying the overall effect of biotic interactions on species distributions along environmental gradients. *Ecological Modelling*, *483*, 110424.
- Oliveira, A. F., Marques, S. C., Pereira, J. L., & Azeiteiro, U. M. (2023). A review of the order mysida in marine ecosystems: What we know what is yet to be known. *Marine Environmental Research*, 106019.
- Omweri, J. O., Suzuki, K. W., Houki, S., Lavergne, E., Inoue, H., Yokoyama, H., & Yamashita, Y. (2021). Flexible herbivory of the euryhaline mysid *Neomysis awatschensis* in the microtidal Yura River estuary, central Japan. *Plankton and Benthos Research*, *16*(4), 278-291.
- Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S., & Jackson, A. L. (2010). Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PloS one*, *5*(3), e9672.
- Parnell, A. C., Phillips, D. L., Bearhop, S., Semmens, B. X., Ward, E. J., Moore, J. W., Jackson, A. L., Grey, J., Kelly, D. J., & Inger, R. (2013). Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*, *24*(6), 387-399.
- Parrish, C. C. (1999). Determination of total lipid, lipid classes, and fatty acids in aquatic samples. *Lipids in Freshwater Ecosystems*, 4-20.
- Parrish, C. C., Abrajano, T. A., Budge, S. M., Helleur, R. J., Hudson, E. D., Pulchan, K., & Ramos, C. (2000). Lipid and phenolic biomarkers in marine ecosystems: analysis and applications. *Marine Chemistry*, 193-223.
- Paul, S., & Closs, G. P. (2014). Effects of salinity and food quality on the growth of sub-adult mysids of *Tenagomysis spp.*: a laboratory study. *Aquatic Ecology*, *48*, 229-235.
- Paul, S., & Calliari, D. (2017). Salinity and temperature tolerances of *Neomysis americana* (Crustacea: Mysida) sub adults: Perspectives on vulnerability, and distribution in South America. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *486*, 373-378.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., & Torres Jr, F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science*, *279*(5352), 860-863.

- Pernet, F., & Tremblay, R. (2003). Effect of ultrasonication and grinding on the determination of lipid class content of microalgae harvested on filters. *Lipids*, 38(11), 1191-1195.
- Péron, G. (2024). Movement-based coexistence does not always require a functional trade-off. *Ecological Modelling*, 487, 110549.
- Perry, G. J., Volkman, J. K., Johns, R. B., & Bavor Jr, H. J. (1979). Fatty acids of bacterial origin in contemporary marine sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 43(11), 1715-1725.
- Peterson, B.J., & Fry, B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 293-320.
- Pezy, J. P., Raoux, A., Timsit, O., & Dauvin, J. C. (2019). A rapidly established population of the invader mysid *Neomysis americana* (SI Smith, 1873) in the Seine estuary. *Marine Biodiversity*, 49, 1573-1580.
- Pezzack, D. S., & Corey, S. (1979). The life history and distribution of *Neomysis americana* (Smith) (Crustacea, Mysidacea) in Passamaquoddy Bay. *Canadian Journal of Zoology*, 57(4), 785-793.
- Phillips, D. L. (2012). Converting isotope values to diet composition: the use of mixing models. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 342-352.
- Phillips, D. L., & Koch, P. L. (2002). Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*, 130, 114-125.
- Phillips, D. L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A. L., Moore, J. W., Parnell, A. C., Semmens, B. X., & Ward, E. J. (2014). Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, 92(10), 823-835.
- Ponsard, S., and R. Arditì. 2000. What can stable isotopes ( $d^{15}N$  and  $d^{13}C$ ) tell about the food web of soil macro- invertebrates? *Ecology* 81:852-864.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718.
- Quillen, K., Santos, N., Testa, J. M., & Woodland, R. J. (2022). Coastal hypoxia reduces trophic resource coupling and alters niche characteristics of an ecologically dominant omnivore. *Food Webs*, 33, e00252.

- Radulovici, A. E., Sainte-Marie, B. & Dufresne, F. (2009). DNA barcoding of marine crustaceans from the Estuary and Gulf of St Lawrence: a regional-scale approach. *Molecular Ecology Resources*, 9, 181-187.
- Ravet, J. L., Brett, M. T., & Müller-Navarra, D. C. (2003). A test of the role of polyunsaturated fatty acids in phytoplankton food quality for *Daphnia* using liposome supplementation. *Limnology and Oceanography*, 48(5), 1938-1947.
- Remerie, T., Vierstraete, A., Weekers, P. H., Vanfleteren, J. R., & Vanreusel, A. (2009). Phylogeography of an estuarine mysid, *Neomysis integer* (Crustacea, Mysida), along the north-east Atlantic coasts. *Journal of Biogeography*, 36(1), 39-54.
- Richard, P. (1997). Temporal variation of  $^{13}C$  in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oleron Bay (France): effect of freshwater inflow. *Marine Ecology Progress Series*, 147, 105-115.
- Rutz, C., & Bijlsma, R. G. (2006). Food-limitation in a generalist predator. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1597), 2069-2076.
- Sánchez-Hernández, J., Gabler, H. M., & Amundsen, P. A. (2017). Prey diversity as a driver of resource partitioning between river-dwelling fish species. *Ecology and Evolution*, 7(7), 2058-2068.
- Sardiña, P., & Lopez Cazorla, A. C. (2005). Feeding habits of the juvenile striped weakfish, *Cynoscion guatucupa* Cuvier 1830, in Bahía Blanca estuary (Argentina): seasonal and ontogenetic changes. *Hydrobiologia*, 532, 23-38.
- Sargent, J. R. & Whittle, K. J. (1981). Lipids and hydrocarbons in the marine food web. In "Analysis of marine ecosystems" (A. R. Longhurst, ed.), pp. 491-533. Academic Press.
- Saucier, F. J., & Chassé, J. (2000). Tidal circulation and buoyancy effects in the St. Lawrence Estuary. *Atmosphere-Ocean*, 38(4), 505-556.
- Scheffer, M., & Van Nes, E. H. (2006). Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103 (16), 6230-6235.
- Schiariti, A., Berasategui, A. D., Giberto, D. A., Guerrero, R. A., Acha, E. M., & Mianzan, H. W. (2006). Living in the front: *Neomysis americana* (Mysidacea) in the Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. *Marine Biology*, 149, 483-489.

- Shin, C. P., & Allmon, W. D. (2023). How we study cryptic species and their biological implications: A case study from marine shelled gastropods. *Ecology and Evolution*, 13(9), e10360.
- Simons, R. D., Monismith, S. G., Johnson, L. E., Winkler, G., & Saucier, F. J. (2006). Zooplankton retention in the estuarine transition zone of the St. Lawrence Estuary. *Limnology and Oceanography*, 51(6), 2621-2631.
- Simons, R. D., Monismith, S. G., Saucier, F. J., Johnson, L. E., & Winkler, G. (2010). Modelling stratification and baroclinic flow in the estuarine transition zone of the St. Lawrence estuary. *Atmosphere Ocean*, 48(2), 132-146.
- Slater, S. B., & Baxter, R. D. (2014). Diet, prey selection, and body condition of age-0 delta smelt, *Hypomesus transpacificus*, in the Upper San Francisco Estuary. *San Francisco Estuary and Watershed Science*, 12(3).
- Soberón, J. & Peterson, A.T (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1-10.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115-1123
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Halpern, B. S., Jorge, M. A., Lombana A. I., Lourie, S. A., Martin, K. D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C. A., & Robertson, J. (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57(7), 573-583.
- Stock, B. C., Semmens, B. X., & MixSIAR, G. U. I. (2016). User Manual. Version 3, 1.
- Stoecker, R. E. (1972). Competitive relations between sympatric populations of voles (*Microtus montanus* and *M. pennsylvanicus*). *The Journal of Animal Ecology*, 311-329.
- Sudo, H. (2003). Effect of temperature on growth, sexual maturity and reproduction of *Acanthomysis robusta* (Crustacea: Mysidacea) reared in the laboratory. *Marine Biology*, 143, 1095-1107.
- Tackx, M. L., De Pauw, N., Van Mieghem, R., Azémar, F., Hannouti, A., Van Damme, S., Fiers, F., Daro, N., & Meire, P. (2004). Zooplankton in the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. Spatial and temporal patterns. *Journal of Plankton Research*, 26(2), 133-141.
- Tavares, L. M. G., & Bond-Buckup, G. (1990). Os mysidacea da região litorânea e estuarina de Tramandaí, RS, Brasil (Crustacea, Peracarida, Mysidacea). *Revista Brasileira de Zoologia*, 7, 47-57.

- Terborgh, J. W. (2015). Toward a trophic theory of species diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(37), 11415-11422.
- Tremblay, R., Cartier, S., Miner, P., Pernet, F., Quéré, C., Moal, J., Muzellec, M. L., Mazuret, & Samain, J. F. (2007). Effect of *Rhodomonas salina* addition to a standard hatchery diet during the early ontogeny of the scallop *Pecten maximus*. *Aquaculture*, 262(2-4), 410-418.
- Van Valen, L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist*, 99(908), 377-390.
- Vance, D. E., & Vance, J. E. (Eds.). (1996). Biochemistry of lipids, lipoproteins and membranes. Elsevier.
- Vianna-Gatts, F., Montanini, G., Azevedo, A. F., Lailson-Brito, J., & Bisi, T. L. (2023). Feeding ecology based on stable carbon and nitrogen isotopes: A comparative study on different Guiana dolphin tissues. *Marine Environmental Research*, 192, 106234.
- Viherluoto, M., and M. Viitasalo. Temporal variability in functional responses and prey selectivity of the pelagic mysid, *Mysis mixta*, in natural prey assemblages. *Marine Biology* 138 (2001): 575-583.
- Vincent, W. F., & Dodson, J. J. (1999). The St. Lawrence River, Canada-USA: the need for an ecosystem-level understanding of large rivers. *Japanese Journal of Limnology* (Rikusuigaku Zasshi), 60(1), 29-50.
- Vincent, W. F., Dodson, J. J., Bertrand, N., & Frenette, J. J. (1996). Photosynthetic and bacterial production gradients in a larval fish nursery: the St. Lawrence River transition zone. *Marine Ecology Progress Series*, 139, 227-238.
- Vilas, C., Drake, P., & Fockedey, N. (2008). Feeding preferences of estuarine mysids *Neomysis integer* and *Rhopalophthalmus tartessicus* in a temperate estuary (Guadalquivir Estuary, SW Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 77(3), 345-356.
- Viñas, M. D., Ramírez, F. C., & Mianzan, H. W. (2005). Annual population dynamics of the opossum shrimp *Neomysis americana* Smith, 1873 (Crustacea, Mysidacea) from an estuarine sector of the Argentine Sea. *Scientia Marina*, 69(4), 493-502.
- Wikimedia Commons. (2010). Brackwasserkrebs, Spaltfußkrabbe (*Mysis vulgaris*) [Photo]. Wikimedia Commons.  
[https://en.wikipedia.org/wiki/Neomysis#/media/File:Brackwasserkrebs,\\_Spaltfu%C3%9Fkrabbe\\_\(Mysis\\_vulgaris\).jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/Neomysis#/media/File:Brackwasserkrebs,_Spaltfu%C3%9Fkrabbe_(Mysis_vulgaris).jpg)

- Williams, A. B., Bowman, T. E., & Damkaer, D. M. (1974). Distribution, variation and supplemental description of opossum shrimp *Neomysis americana* (Crustacea-Mysidacea). *Fishery Bulletin*, 72(3), 835-842.
- Winemiller, K. O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81, 225-241.
- Wilson, D. E. (1968). Ecological distribution of the genus *Peromyscus*. *The Southwestern Naturalist*, 267-273.
- 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.
- Winkler, G., Sirois, P., Johnson, L. E., & Dodson, J. J. (2005). Invasion of an estuarine transition zone by *Dreissena polymorpha* veligers had no detectable effect on zooplankton community structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(3), 578-592.
- Winkler, G., Martineau, C., Dodson, J. J., Vincent, W. F., & Johnson, L. E. (2007). Trophic dynamics of two sympatric mysid species in an estuarine transition zone. *Marine Ecology Progress Series*, 332, 171-187.
- Winkler, G., Dodson, J. J., & Lee, C. E. (2008). Heterogeneity within the native range: population genetic analyses of sympatric invasive and noninvasive clades of the freshwater invading copepod *Eurytemora affinis*. *Molecular Ecology*, 17(1), 415-430.
- 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(2), 7-18.
- Winkler, G., Sirois, P., Johnson, L. E., & Dodson, J. J. (2005). Invasion of an estuarine transition zone by *Dreissena polymorpha* veligers had no detectable effect on zooplankton community structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(3), 578-592.
- Woodland, R. J., & Secor, D. H. (2013). Benthic-pelagic coupling in a temperate inner continental shelf fish assemblage. *Limnology and Oceanography*, 58(3), 966-976.
- Yamada, K., Takahashi, K., Vallet, C., Taguchi, S., & Toda, T. (2007). Distribution, life history, and production of three species of *Neomysis* in Akkeshi-ko estuary, northern Japan. *Marine Biology*, 150, 905-917.

- Yang, Q., & Zhu, G. (2024). Biochemical tracers in spiny icefish (*Chaenodraco wilsoni*) as indicators of variability in the diet of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in a highly dynamic environment. *Journal of Marine Systems*, 241, 103907.
- Zagursky, G., & Feller, R. J. (1985). Macrophyte detritus in the winter diet of the estuarine mysid, *Neomysis americana*. *Estuaries*, 8, 355-362.
- Zanden, M. J. V., & Rasmussen, J. B. (2001). Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 46(8), 2061-2066.
- Zhang, M., Zou, Y., Xiao, S., & Hou, J. (2023). Environmental DNA metabarcoding serves as a promising method for aquatic species monitoring and management: A review focused on its workflow, applications, challenges and prospects. *Marine Pollution Bulletin*, 194, 115430.

