

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

STRUCTURE D'UNE COMMUNAUTÉ D'AMPHIPODES *HYALELLA AZTECA*  
ET SA CONSOMMATION DES DÉTRITUS ORGANIQUES SELON LA SAISON  
DANS LA ZONE LITTORALE D'UN LAC BORÉAL

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

comme exigence partielle

du programme de Maîtrise en Gestion de la Faune et de ses Habitats

PAR

KAVEN DIONNE

DÉCEMBRE 2009

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

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







Exemple de développement durable en Gestion de la Faune...

*« Joue-t-il à ne pas apaiser sa faim d'un seul coup, pour prendre un plaisir plus durable à sa promenade matinale? Je ne le crois pas. Son jeu coïncide trop bien avec une tactique indispensable. Si le fènech se rassasiait des produits du premier arbuste, il le dépouillerait, en deux ou trois repas, de sa charge vivante. Et ainsi, d'arbuste en arbuste, il anéantirait son élevage. Mais le fènech se garde bien de gêner l'ensemencement. Non seulement il s'adresse, pour un seul repas, à une centaine de ces touffes brunes, mais il ne prélève jamais deux coquilles voisines sur la même branche. Tout se passe comme s'il avait la conscience du risque. S'il se rassasiait sans précaution, il n'y aurait plus d'escargots. S'il n'y avait point d'escargots, il n'y aurait point de fènechs. »*

- Antoine de Saint-Exupéry, Terre des Hommes, 1939 -



## REMERCIEMENTS

Dans son système de nomenclature binomiale, Linné jugea que le caractère qui décrivait le mieux l'espèce humaine était la capacité à penser. Nous sommes probablement parvenus à un moment de l'Histoire où cet outil, jumelé à la connaissance, sera cruellement utile à l'humanité si elle veut résoudre ces nouveaux plus grands défis qui se présentent à elle. En tant que scientifique, je me sens privilégié de participer même modestement à cette grande entreprise qu'est le dévoilement de la nature de la Nature. Ce projet de recherche fut toute une aventure, et vous êtes plusieurs à y avoir joué un rôle essentiel. De tout cœur, je remercie :

- Mon directeur Christian Nozais, tout d'abord pour m'avoir proposé ce projet, et par la suite pour ses précieux conseils et son soutien constant, même à travers les moments plus difficiles.
- Mon codirecteur François Charles, pour ses conseils, ses critiques constructives et éclairantes et surtout pour son soutien malgré la distance dans les différentes parties de mon projet.
- Mon mentor et ami Roland Vergilino, qui m'a pratiquement montré le chemin de A à Z dans la partie moléculaire du projet.
- France Dufresne et ses étudiants, pour m'avoir permis de « squatter » leur laboratoire et m'avoir fait profiter de leur expérience et de leurs points de vue.



- Richard Cloutier et Luc Sirois, pour m’avoir permis de profiter de leurs installations et de leurs laboratoires. Un merci particulier à Kevin Pokwah Chu, pour m’avoir formé à utiliser l’analyseur d’images.
- Alain Caron, pour ses conseils lors des analyses statistiques, Yves Lemay, pour le matériel de terrain et Robert Chabot, pour ses conseils sur les analyses morphologiques. Avec Pierre Rioux, vous êtes les quatre as cachés de l’UQAR.
- Jonathan Coudé et le personnel de soutien de l’université, pour tous ces petits services.
- Le personnel de la Réserve faunique Duchénier pour l’accès au lac des Baies.
- Chantal Lacoste, Lucie Garon-Langelier, Katherine Gareau, Catherine Ménard et Pierre Simard. Votre aide sur le terrain et/ou lors des expériences gravimétriques a été grandement appréciée!
- Mes amis Stéphanie Labonté, Lisa-Marie Leclerc, Martin Pelletier, Éric « Serge » Potvin et Pascale Tremblay. Pour votre amitié, et pour toutes ces discussions intéressantes qui permettaient souvent, paradoxalement, de résoudre les problèmes et de changer les idées! Je me considère privilégié de vous avoir rencontrés sur mon chemin.

Finalement, je remercie mes parents André et Chantal, mon frère Michel, ma tante Denise, mon oncle Gaston, ma cousine Josée et mon cousin François, pour m’avoir encouragé dans cette entreprise, pour s’être intéressés à mon projet, pour m’avoir enduré dans les moments difficiles et pour avoir cru en moi.

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire est présenté sous la forme de trois articles scientifiques, dont deux en anglais qui seront soumis à des journaux scientifiques. Le chapitre 2 est rédigé dans le format d'un article de la revue *Freshwater Biology* alors que le chapitre 3 est rédigé dans le format d'un article de la revue *Vie et Milieu*. Il est à noter que les références aux autres chapitres du mémoire dans les chapitres 2 et 3 ne seront pas incluses dans les versions à soumettre aux journaux scientifiques; dans leurs cas, il sera plutôt fait référence directement au présent mémoire ou à l'article en question.

### **Financement**

Ce projet a été financé par le Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada grâce à une subvention octroyée à Christian Nozais et par le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies grâce à une bourse accordée à Kaven Dionne pour ses études à la maîtrise.

### **Contribution des auteurs**

La contribution de chacun des auteurs est présentée en fonction de leur ordre d'apparition dans la liste d'auteurs des articles, sauf pour le directeur de recherche Christian Nozais qui apparaît toujours à la fin de la liste.

Bien que Christian Nozais et François Charles soient co-auteurs de tous les articles et Roland Vergilino et France Dufresne soient co-auteurs du deuxième article, le manuscrit doit être considéré comme le mémoire de l'étudiant. L'apport de C. Nozais et de F. Charles en a été essentiellement un de supervision, bien que leurs commentaires et ceux de F. Dufresne et R. Vergilino aient grandement amélioré la qualité du manuscrit. F. Charles s'est également occupé de l'analyse des acides aminés disponibles / acides aminés totaux sur les détritiques lors de l'étude présentée au chapitre 3. Quant à lui, R. Vergilino a joué une grande part dans la planification des protocoles d'extraction et d'amplification de l'ADN, dans celui de la DGGE ainsi que dans l'analyse des données moléculaires du chapitre 2. K. Dionne a planifié l'échantillonnage, les analyses moléculaires et les expériences gravimétriques, a récolté les échantillons sur le terrain, a effectué les analyses morphologiques et moléculaires, a réalisé les expériences gravimétriques, a effectué l'analyse des résultats et a rédigé le mémoire.

## RÉSUMÉ

Dans la zone littorale des lacs, les macro-invertébrés benthiques sont un lien important entre la matière organique détritique et les niveaux trophiques supérieurs tels que les poissons et les oiseaux. Plusieurs facteurs reliés aux conditions environnementales, au type de détritiques et aux macro-invertébrés benthiques peuvent affecter les taux auxquels les macro-invertébrés benthiques utilisent les détritiques. Puisque plusieurs de ces facteurs varient de façon saisonnière, on peut s'attendre à ce que les macro-invertébrés benthiques modifient leurs taux de consommation sur les détritiques selon la saison. Le but général de la présente étude est de mieux comprendre la consommation des détritiques par les macro-invertébrés benthiques selon la saison en zone littorale lacustre. Pour ce faire, les amphipodes du complexe d'espèces *Hyaella azteca* ont été utilisés au cours d'expériences de laboratoire visant à mesurer leurs taux de consommation des détritiques à différents moments de la saison. Les amphipodes provenaient de la zone littorale du lac des Baies, un lac tempéré de la province de Québec.

Afin d'interpréter et de replacer les résultats de ces expériences dans leur contexte écologique, l'objectif du premier chapitre de ce mémoire a été de décrire la structure des populations d'amphipodes pour la zone littorale du lac des Baies au cours de la saison libre de glace. Cinq sites ont été échantillonnés une fois par mois de mai à novembre 2007. Les amphipodes récoltés ont été comptés et identifiés morphologiquement à l'espèce, la longueur de leur corps a été mesurée, leur âge approximatif a été estimé et leur sexe a été déterminé. Presque tous les amphipodes ont été identifiés sur une base morphologique comme appartenant au petit morphotype du complexe *H. azteca*. Les effectifs de populations les plus importants ont été mesurés aux sites caractérisés par un courant faible et un substrat sablonneux. Les résultats concernant le cycle de vie de *Hyaella* dans le lac des Baies vont dans le même sens que ceux décrits pour d'autres lacs de régions tempérées. Au mois de mai, les amphipodes sont peu nombreux et correspondent à des adultes nés l'année précédente. Bien qu'aucune reproduction n'ait pu avoir lieu au mois de mai, les amphipodes sont plus nombreux au mois de juin, ce qui suggère l'arrivée de nouveaux adultes par migration. Au mois de juillet, les effectifs d'amphipodes augmentent par rapport au mois précédent et la population est surtout constituée de juvéniles. Le premier événement de reproduction de l'année se produit probablement vers la fin du mois de juin ou le début du mois de juillet et s'achève par la disparition de la cohorte d'adultes ayant hiverné. Au mois d'août, les effectifs d'amphipodes augmentent toujours et les populations sont constituées de juvéniles et d'adultes, ce qui suggère que les amphipodes de la première cohorte de l'année ont atteint la maturité sexuelle. Au mois de septembre, les amphipodes arrêtent de se reproduire lorsque les conditions physico-chimiques deviennent défavorables. De fait, au mois d'octobre, on ne rencontre que des individus de grande taille. Au mois de novembre, les effectifs chutent vraisemblablement du fait d'une mortalité massive des amphipodes de la première cohorte de l'année et de la migration des amphipodes vers les zones plus profondes du lac. Des biais ont également été observés dans les rapports des sexes en faveur des femelles durant l'été pour une raison qui reste encore à explorer. En l'état, l'étude décrite dans ce chapitre rend compte de la présence du petit morphotype de

*H. azteca* dans le lac des Baies, mais elle ne permet pas en soi de conclure sur l'existence ou l'absence d'un complexe d'espèces cryptiques.

*Hyaella azteca* a longtemps été considéré sur la base de critères morphologiques comme une seule espèce répartie à la grandeur de l'Amérique du Nord. Or, depuis la dernière décennie, différentes analyses génétiques ont révélé qu'il s'agit en fait d'un complexe d'au moins sept espèces cryptiques pouvant vivre en sympatrie. Différentes espèces cryptiques pourraient avoir des taux de consommation différents sur les détritiques. À l'heure actuelle, l'espèce cryptique des amphipodes ne peut être identifiée qu'à l'aide de techniques moléculaires nécessitant le sacrifice des individus. Toutefois, il est présumé que si les abondances relatives de chaque espèce cryptique dans la communauté restent les mêmes pour toute la saison, le facteur espèce cryptique devrait peu influencer les variations dans les taux de consommation des détritiques par les amphipodes. L'objectif du deuxième chapitre de ce mémoire a été de vérifier si les différentes espèces d'amphipodes *Hyaella* de la zone littorale d'un lac boréal peuvent occuper différentes niches temporelles à l'échelle d'une saison ou si leur communauté est stable pour cette période. Pour ce faire, des amphipodes ont été échantillonnés à un site une fois par mois durant la saison libre de glace. Des analyses morphologiques et des analyses moléculaires à l'aide du gène mitochondrial de la cytochrome *c* oxydase I (COI) ont été réalisées afin de distinguer les différentes espèces cryptiques et de comparer l'abondance relative de chacune dans la communauté à chaque mois. Les analyses moléculaires ont permis de détecter cinq haplotypes différents pour COI, correspondant à trois espèces cryptiques différentes. Aucune succession temporelle n'a été détectée entre les espèces cryptiques, alors qu'une espèce a toujours été plus abondante que les deux autres. Aucune différence morphologique n'a été détectée au cours de la saison entre les espèces cryptiques. La communauté semblait stable au moins pour la période libre de glace à la fois chez les amphipodes adultes et chez les juvéniles. Des différences de niches écologiques restent encore à trouver entre ces espèces, mais plusieurs observations suggèrent au moins que la migration d'individus à partir d'autres sites du lac pourrait être un facteur important dans le maintien des espèces plus rares au site à l'étude au cours de l'année.

Enfin, l'objectif du troisième chapitre de ce mémoire a été de vérifier si les macro-invertébrés benthiques de la zone littorale d'un lac boréal peuvent modifier leurs taux d'ingestion et d'absorption sur les détritiques en fonction du type de détritiques et de la saison. Pour ce faire, nous avons mesuré le taux d'ingestion spécifique, le taux d'absorption spécifique et l'efficacité d'absorption d'amphipodes du complexe *H. azteca* en utilisant une approche gravimétrique. Dans un premier temps, nous avons comparé ces taux entre des détritiques de différents types qui sont accessibles aux macro-invertébrés benthiques de la zone littorale des lacs au cours de l'année : du périphyton et des feuilles de bouleau blanc et d'aulne rugueux préalablement conditionnées. Dans un second temps, nous avons comparé les taux spécifiques d'ingestion et d'absorption pour plusieurs mois de l'année en utilisant des amphipodes récoltés sur le terrain auxquels nous avons fourni des feuilles conditionnées de bouleau blanc et d'aulne rugueux. Le principal facteur affectant les taux d'ingestion et d'absorption des détritiques par les amphipodes serait le type de détritiques. En

particulier, la résistance qu'offrent les détritux à l'ingestion des amphipodes semble plus importante que la valeur nutritive des détritux. Les amphipodes ont aussi modifié leurs taux d'ingestion et d'absorption au cours de la saison. Ces taux étaient plus importants aux mois d'octobre et de septembre. Ces changements pourraient être associés avec les différents stades de cycle de vie des amphipodes et/ou avec une réponse compensatoire des amphipodes face à un changement dans la nourriture disponible dans leur milieu.



## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	iii
AVANT-PROPOS.....	v
RÉSUMÉ.....	vii
TABLE DES MATIÈRES.....	xi
LISTE DES TABLEAUX.....	xv
LISTE DES FIGURES.....	xvii
<b>INTRODUCTION GÉNÉRALE.....</b>	<b>1</b>
Espèce modèle.....	6
But général et objectifs.....	7
<b>CHAPITRE 1</b>	
STRUCTURE DE POPULATION DE <i>HYALELLA AZTECA</i> EN ZONE LITTORALE DU LAC DES BAIES, LAC TEMPÉRÉ DE LA PROVINCE DE QUÉBEC.....	11
RÉSUMÉ.....	11
INTRODUCTION.....	13
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	15
Sites d'étude et stratégie d'échantillonnage.....	15
Analyses morphologiques.....	16



RÉSULTATS ET DISCUSSION .....	18
Description morphologique des amphipodes .....	18
Variabilité entre les sites d'échantillonnage.....	20
Variabilité selon la date d'échantillonnage .....	21
Comparaison avec d'autres études .....	25
Variation du rapport des sexes moyen de la population adulte.....	26
Conclusion.....	28
BIBLIOGRAPHIE .....	30

## CHAPITRE 2

STABILITY OF A CRYPTIC SPECIES COMMUNITY OF <i>HYALELLA</i> AMPHIPODS THROUGHOUT A SEASON IN THE LITTORAL ZONE OF A BOREAL LAKE.....	45
RÉSUMÉ.....	45
SUMMARY .....	46
INTRODUCTION.....	47
METHODS.....	49
Study site and collection of <i>Hyaella</i> amphipods.....	49
Morphological analyses.....	50
Molecular analyses .....	51
COI divergences .....	52
Temporal variations of haplotypes and species in the community .....	52

RESULTS .....	53
Molecular analyses .....	53
Morphological analyses .....	54
Temporal variations of haplotypes and species in the community .....	54
DISCUSSION .....	55
Haplotypes and species identification.....	55
Stability of the community .....	56
ACKNOWLEDGEMENTS.....	60
REFERENCES .....	61

### CHAPITRE 3

DETRITUS UTILIZATION BY <i>HYALELLA AZTECA</i> IN THE LITTORAL ZONE OF A TEMPERATE LAKE: EFFECTS OF DETRITUS TYPE AND SEASON.....	75
RÉSUMÉ .....	75
ABSTRACT.....	76
INTRODUCTION .....	77
MATERIAL AND METHODS .....	82
Animals and study site.....	82
Food preparation.....	83
Total hydrolysable amino acids and enzymatically hydrolysable amino acids .....	84
Gravimetric experiments.....	86
Mass loss in chambers with amphipods vs. control chambers .....	87

Assessment of the body mass of amphipods .....	88
Specific ingestion and absorption rates and absorption efficiency .....	89
RESULTS.....	90
Assessment of the body mass of amphipods .....	90
Total hydrolysable amino acids and enzymatically hydrolysable amino acids .....	90
Mass loss in chambers with amphipods vs. control chambers .....	91
Specific ingestion and absorption rates and absorption efficiency .....	91
DISCUSSION .....	93
Effect of detritus type .....	93
Effect of season .....	96
ACKNOWLEDGEMENTS .....	99
REFERENCES.....	100
<b>CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE .....</b>	<b>115</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE DE L'INTRODUCTION ET DE LA CONCLUSION</b>	
<b>GÉNÉRALES DU MÉMOIRE .....</b>	<b>121</b>

## LISTE DES TABLEAUX

### CHAPITRE 1

Tableau 1. Coordonnées et caractéristiques des sites échantillonnés au lac des Baies. ....	34
Tableau 2. Température de l'eau du lac des Baies pour chaque date d'échantillonnage en 2007 (mesurée au site 16). ....	35
Tableau 3. Rapport des sexes moyen pour les sites 2 et 16 en fonction du mois. Le nombre moyen d'amphipodes adultes par unité d'effort est indiqué entre parenthèses. ....	36

### CHAPITRE 2

Table 1. Percentage sequence divergences at COI between each pair of haplotypes. ....	67
---------------------------------------------------------------------------------------	----

### CHAPITRE 3

Table I. Two-way ANOVA results for specific ingestion rate (SIR) of amphipods for the experiment on the effect of season. ....	108
Table II. Two-way ANOVA on the ranks of the data results for specific absorption rate (SAR) of amphipods for the experiment on the effect of season. ....	108
Table III. Two-way ANOVA on the ranks of the data results for absorption efficiency (AE) of amphipods for the experiment on the effect of season. ....	108



## LISTE DES FIGURES

### CHAPITRE 1

- Figure 1. Carte du lac des Baies indiquant les sites échantillonnés en 2007. ....37
- Figure 2. Traits morphologiques vérifiés sur tous les amphipodes *Hyaella azteca* (Ant 1 & 2 = Antennes 1 et 2; Gn2 = Gnathopode 2) (schéma modifié de Bousfield, 1973). ....38
- Figure 3. Abondance moyenne des amphipodes à chaque mois pour chaque site échantillonné au lac des Baies en 2007 (moyenne du nombre d'individus par unité d'effort  $\pm$  écart-type). ....39
- Figure 4. Nombre moyen d'amphipodes par unité d'effort dans chaque classe de longueur pour le site 2 en fonction du mois de l'année 2007 (noir = femelles, gris pâle = mâles, gris foncé = juvéniles). ....40
- Figure 5. Nombre moyen d'amphipodes par unité d'effort dans chaque classe de longueur pour le site 16 en fonction du mois de l'année 2007 (noir = femelles, gris pâle = mâles, gris foncé = juvéniles). ....41
- Figure 6. Nombre moyen d'amphipodes par unité d'effort pour chaque total de segments sur les antennes pour le site 2 en fonction du mois de l'année 2007 (noir = femelles, gris pâle = mâles, gris foncé = juvéniles). ....42
- Figure 7. Nombre moyen d'amphipodes par unité d'effort pour chaque total de segments sur les antennes pour le site 16 en fonction du mois de l'année 2007 (noir = femelles, gris pâle = mâles, gris foncé = juvéniles). ....43

## CHAPITRE 2

- Fig. 1** Body length of *Hyalella* amphipods of each COI haplotype for adults and juveniles for all months (haplotype 1 (black), haplotype 3 (light grey) and haplotype 4 (dark grey)) (mean  $\pm$  standard deviation, where relevant). ..... 68
- Fig. 2** Monthly relative abundance of each COI haplotype for adults and juveniles (haplotype 1 (black), haplotype 3 (light grey) and haplotype 4 (dark grey)) (mean  $\pm$  standard deviation). ..... 69
- Fig. 3** Monthly relative abundance of species A (black) and species C (light grey) for adults and juveniles (mean  $\pm$  standard deviation)..... 70
- Fig. 4** Monthly relative abundance of each COI haplotype for the community of adults for 30 individuals (haplotype 1 (black), haplotype 3 (light grey) and haplotype 4 (dark grey)). ..... 71
- Fig. 5** Monthly relative abundance of species A (black) and species C (light grey) for the community of adults for 30 individuals. .... 72

## CHAPITRE 3

- Fig. 1.** Specific ingestion rate (SIR) and specific absorption rate (SAR) of *Hyalella azteca* feeding on conditioned alder leaves (black), conditioned birch leaves (light grey) and periphyton (dark grey) (mean  $\pm$  standard deviation)..... 109
- Fig. 2.** Absorption efficiency (AE) of *Hyalella azteca* feeding on conditioned alder leaves (black), conditioned birch leaves (light grey) and periphyton (dark grey) (mean  $\pm$  standard deviation). ..... 110

- Fig. 3. – Specific ingestion rate (SIR) and specific absorption rate (SAR) depending of the month for *Hyalella azteca* feeding on conditioned alder leaves (black) and conditioned birch leaves (light grey) (mean  $\pm$  standard deviation) .....111
- Fig. 4. – Absorption efficiency (AE) depending of the month for *Hyalella azteca* feeding on conditioned alder leaves (black) and conditioned birch leaves (light grey) (mean  $\pm$  standard deviation).....112





## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Dans un écosystème aquatique, une grande part de la production primaire n'est consommée que sous la forme de détritus (Wetzel, 2001). Les détritus correspondent à toutes les formes de matière organique non vivante, incluant les différents types de tissus végétaux et animaux, les microbes morts, les fèces ainsi que les produits sécrétés, excrétés ou exudés par les organismes (Moore *et al.*, 2004). Étant située à la frontière de deux écosystèmes, la zone littorale des milieux lacustres reçoit deux types de détritus organiques : ceux provenant du milieu lacustre en tant que tel (détritus d'origine autochtone) et ceux provenant de la zone ripicole (détritus d'origine allochtone) (Webster et Benfield, 1986; Smith et Smith, 2001; Wetzel, 2001). Les détritus d'origine autochtone correspondent aux détritus dérivés de la production primaire et des niveaux trophiques supérieurs à l'intérieur même du milieu lacustre, que ce soit de la zone benthique ou pélagique (Wetzel, 2001). Dans les milieux lacustres peu ou non affectés par des perturbations anthropiques, les détritus allochtones comprennent notamment les feuilles d'arbres tombées à l'automne et dans une moindre mesure les arbres morts, les branches, l'écorce, les graines et les fleurs (Anderson et Cummins, 1979; Anderson et Sedell, 1979; Cummins et Klug, 1979; Wong *et al.*, 1998).

Dans la zone littorale des lacs, les macro-invertébrés benthiques sont responsables d'une grande part du recyclage des détritus organiques, en plus d'être le principal lien entre cette matière organique et les niveaux trophiques supérieurs, comprenant les oiseaux et les

poissons (Bohanan et Johnson, 1983; Newman, 1991; France, 1993; Wetzel, 2001). Plusieurs facteurs liés aux conditions environnementales, aux détritiques et aux macro-invertébrés benthiques peuvent affecter les taux auxquels les macro-invertébrés benthiques utilisent les détritiques organiques.

Plusieurs conditions environnementales sont connues pour influencer les taux de consommation de la nourriture par les macro-invertébrés benthiques. La température est la condition environnementale qui a probablement l'impact le plus important et le mieux documenté sur les taux de consommation des macro-invertébrés benthiques. Dans un écosystème, la température contrôle directement la vitesse à laquelle se font les différentes réactions chimiques, incluant les différentes réactions biochimiques du métabolisme de tous les organismes (Hochachka et Somero, 1984; Smith et Smith, 2001). Par le fait même, la température influence à la fois les besoins énergétiques des macro-invertébrés benthiques et les taux auxquels ils acquièrent et digèrent leur nourriture (Anderson et Cummins, 1979; Panov et McQueen, 1998). Plusieurs études se sont intéressées à quantifier l'effet direct de la température sur les taux de consommation de la nourriture par les macro-invertébrés benthiques (Marchant et Hynes, 1981; Bird et Kaushik, 1985; Leppänen et Kukkonen, 1998; Lozano *et al.*, 2003). En général, il existe une température pour laquelle les taux de consommation de la nourriture et les coûts métaboliques sont optimisés (Panov et McQueen, 1998). Sous cette température, les activités enzymatiques du métabolisme ralentissent alors qu'une température au-delà dénature les enzymes et empêche leur activité.

Dans les deux cas, les taux de consommation des macro-invertébrés benthiques diminuent (Panov et McQueen, 1998; Smith et Smith, 2001).

Dans les régions tempérées, la température et la photopériode varient de façon cyclique avec les saisons. Ce faisant, elles influencent à la fois le cycle de vie des macro-invertébrés benthiques et la quantité et la qualité de la nourriture disponible dans leur milieu (Anderson et Cummins, 1979). Dans un premier temps, la température et la photopériode sont connues comme étant des indicateurs permettant aux macro-invertébrés benthiques de prédire les périodes favorables pour déclencher ou inhiber certaines des activités de leur cycle de vie, comme par exemple la reproduction, la croissance ou la mise en réserve de lipides (de March, 1977, 1978; Kruschwitz, 1978; Panov et McQueen, 1998). Dans un second temps, la température et la photopériode contrôlent directement les niveaux de production des producteurs primaires, influençant à la fois la quantité et la qualité de la matière organique disponible pour les macro-invertébrés benthiques selon la saison. Lors des périodes de forte production primaire autochtone pendant la période libre de glace, le périphyton joue un rôle majeur dans les milieux lacustres, à la fois sous formes vivantes et détritiques (Jonasson et Adalsteinsson, 1979; Harrison et Hildrew, 1998; Liboriussen et Jeppesen, 2003). À l'automne, l'entrée massive de feuilles d'arbres en décomposition dans la zone littorale représente un apport d'énergie important pour les macro-invertébrés benthiques (Kaushik et Hynes, 1971; Rau, 1976; Anderson et Sedell, 1979; Oertli, 1993; Graça, 2001; Lecerf *et al.*, 2005; Baldy *et al.*, 2007).

L'effet du type de détritus disponible sur les taux de consommation de différents macro-invertébrés benthiques a été également abondamment étudié en eaux douces (Anderson et Cummins, 1979). En général, les macro-invertébrés tentent d'inclure dans leur alimentation la nourriture qui leur permet de maximiser leurs apports en énergie et en nutriments tout en minimisant les coûts liés à sa manipulation (Anderson et Cummins, 1979; Stephens et Krebs, 1986). Face à une nourriture de faible valeur énergétique, les macro-invertébrés benthiques peuvent soit augmenter leurs taux de consommation de la nourriture afin de maintenir un apport en énergie constant, soit diminuer leurs dépenses énergétiques ou soit rechercher une nourriture plus nutritive (Anderson et Cummins, 1979; Graça *et al.*, 1993b; Cruz-Rivera et Hay, 2000). Parmi les facteurs qui vont influencer la valeur énergétique d'un détritus organique ou ses coûts de manipulation, mentionnons le type de détritus (Anderson et Cummins, 1979; Herbst, 1982; Golladay *et al.*, 1983; Bird et Kaushik, 1985; Gonzalez et Graça, 2003), la présence de défenses structurelles qui vont augmenter la résistance qu'il offre à la consommation des macro-invertébrés benthiques (Anderson et Cummins, 1979; Camacho et Thacker, 2006), la présence de composés chimiques ayant pour rôle d'inhiber la consommation des herbivores (Rowell et Blinn, 2003), le niveau de conditionnement (processus de colonisation et d'exploitation d'un détritus par des communautés microbiennes) (Bärlocher et Kendrick, 1975b; Golladay *et al.*, 1983; Kulesza et Holomuzki, 2006) et les espèces de microbes qui le décomposent (Bärlocher et Kendrick, 1973; Bärlocher et Kendrick, 1975a; Bärlocher, 1985; Arsuffi et Suberkropp, 1989; Graça *et al.*, 1993a; Graça, 2001).

Enfin, plusieurs facteurs intrinsèques aux macro-invertébrés benthiques affectent également les taux auxquels ils consomment les détritiques organiques. Premièrement, les différentes espèces de macro-invertébrés benthiques n'ont pas les mêmes besoins en énergie et en nutriments, ni les mêmes stratégies pour acquérir leur nourriture (Anderson et Cummins, 1979; Cummins et Klug, 1979). Plusieurs études montrent que différentes espèces de macro-invertébrés benthiques placées dans des conditions environnementales identiques ont des taux de consommation différents sur une même nourriture (Herbst, 1982; Bird et Kaushik, 1985; Arsuffi et Suberkropp, 1989; Graça *et al.*, 1993a et b). Dans la même veine, des individus d'une même espèce mais ayant des masses différentes ou ayant atteint des stades différents du cycle de vie n'ont pas les mêmes besoins en énergie et en nutriments et ne dépensent pas leur énergie pour les mêmes activités. Par exemple, les individus juvéniles ou reproductivement inactifs consacrent davantage d'énergie à la croissance que les individus reproductivement actifs (de March, 1978; Panov et McQueen, 1998). Des taux de consommation différents sur les détritiques ont été mesurés sur des individus ayant atteint des stades de cycle de vie différents (Gonzalez et Graça, 2003; Lozano *et al.*, 2003); toutefois, ce facteur n'est pas souvent pris en compte dans les études d'utilisation des détritiques organiques car il est souvent confondu avec l'effet de la température, ces deux facteurs variant de pair avec la saison (Anderson et Cummins, 1979).

Puisque la température, la quantité et la qualité de la nourriture et le stade de cycle de vie des macro-invertébrés benthiques varient avec la saison, on peut s'attendre à ce que les macro-invertébrés benthiques modifient leurs taux de consommation sur les détritiques

organiques selon la saison. Or, aucune étude n'a encore mesuré directement les taux de consommation des macro-invertébrés benthiques sur les détritiques organiques en zone littorale lacustre à plusieurs périodes de l'année sur des individus provenant de populations naturelles. Marchant et Hynes (1981) ont mesuré les taux de consommation de *Gammarus pseudolimnaeus* une fois par mois pendant sept mois dans un cours d'eau, mais il est impossible de distinguer dans cette étude les effets directs de la température des effets du stade de cycle de vie atteint par les gammarés. Ils ont effectivement vérifié en laboratoire l'effet de la température sur les taux de consommation, mais seulement pour des amphipodes élevés depuis plusieurs mois en laboratoire, ce qui ne permet pas de comparer directement ces résultats avec ceux des animaux subissant les changements saisonniers sur le terrain.

### **Espèce modèle**

Les amphipodes du complexe d'espèces *Hyaella azteca* sont des crustacés épibenthiques distribués à la grandeur de l'Amérique du Nord et très communs dans différents milieux d'eau douce (Bousfield, 1958; Strong, 1972; Smith, 2001). Ils s'enfouissent généralement dans les premiers centimètres du sédiment mélangé à de la végétation aquatique et à des débris organiques où ils se nourrissent sur le périphyton et les détritiques organiques autochtones et allochtones (Cooper, 1965). Ces déchetiers représentent des espèces intéressantes pour l'étude de l'utilisation des détritiques organiques dans l'environnement littoral lacustre. Premièrement, ils constituent une voie de transfert importante de la matière organique vers les échelons trophiques supérieurs puisqu'ils

consomment une masse importante de matériel détritique par rapport à leur masse individuelle (Hargrave, 1970; Bird et Kaushik, 1985), en plus d'être consommés eux-mêmes par les poissons et plusieurs espèces d'oiseaux et d'invertébrés prédateurs (Cooper, 1965; Wellborn, 1993; Wellborn, 1994). Deuxièmement, ces amphipodes sont facilement récoltés en grand nombre sur le terrain durant toute la période non couverte par la glace, contrairement aux différentes larves d'insectes (Smith, 2001). Cependant, il a été découvert récemment que ces amphipodes sont en fait un complexe d'espèces cryptiques vivant souvent en sympatrie et pouvant être distingués à l'heure actuelle seulement à l'aide de techniques moléculaires (Witt *et al.*, 2006; Wellborn et Cothran, 2007). Bien qu'il n'y ait pas de différences morphologiques apparentes, il est important de tenir compte du fait que ces espèces cryptiques pourraient avoir des taux différents de consommation de leur nourriture.

### **But général et objectifs**

Le but général de la présente étude est de mesurer la consommation des détritus par les macro-invertébrés benthiques selon la saison en zone littorale lacustre. Les amphipodes du complexe d'espèces *H. azteca* ont été utilisés au cours d'expériences de laboratoire visant à mesurer leurs taux de consommation des détritus à différentes périodes de la saison. Afin d'interpréter et replacer les résultats de ces expériences dans leur contexte écologique, l'étude de la structure des populations d'amphipodes au cours de la saison libre de glace est nécessaire. La présente étude comporte trois objectifs.



Objectif 1 : Afin d'interpréter et replacer les résultats des expériences dans leur contexte écologique, la structure de populations d'amphipodes *H. azteca* a été étudiée dans un lac en région boréale. Pour ce faire, des amphipodes ont été échantillonnés une fois par mois de mai à novembre 2007 à différents sites de la zone littorale du lac et ont été dénombrés et analysés morphologiquement en laboratoire (chapitre 1).

Objectif 2 : Différentes espèces cryptiques pourraient avoir des taux de consommation différents sur les détritits. À l'heure actuelle, l'espèce cryptique des amphipodes ne peut être identifiée qu'à l'aide de techniques moléculaires nécessitant le sacrifice des individus. Toutefois, nous présumons que si les abondances relatives de chaque espèce cryptique dans la communauté restent les mêmes pour toute la saison, le facteur espèce cryptique devrait peu influencer les variations dans les taux de consommation des détritits par les amphipodes. La stabilité de la communauté d'amphipodes *Hyaella* a donc été vérifiée pour un lac en région boréale. Pour ce faire, des amphipodes ont été récoltés à un site une fois par mois de mai à novembre 2007. Ils ont été identifiés à l'espèce à la fois à l'aide d'analyses morphologiques et moléculaires, et la proportion de chaque espèce cryptique dans la communauté a été comparée entre chaque mois. En particulier, les questions relatives à la stabilité d'une communauté d'espèces cryptiques ont été explorées pour expliquer la situation observée sur le terrain (chapitre 2).

Objectif 3 : Afin de mesurer la consommation des détritits par *H. azteca* en zone littorale lacustre en fonction du type de détritits et de la période de l'année, ses taux d'ingestion et

d'absorption sur plusieurs types de détritits ont été mesurés en laboratoire une fois par mois d'août à novembre 2007 à l'aide d'une approche gravimétrique (chapitre 3).



## CHAPITRE 1

### STRUCTURE DE POPULATION DE *HYALELLA AZTECA* EN ZONE LITTORALE DU LAC DES BAIES, LAC TEMPÉRÉ DE LA PROVINCE DE QUÉBEC

Kaven Dionne<sup>1</sup>, François Charles<sup>2</sup> et Christian Nozais<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Département de Biologie et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300, Allée des Ursulines, Rimouski, Canada G5L 3A1

<sup>2</sup>CNRS, UMR 7621, LOBB, Observatoire Océanologique, F-66651 Banyuls/mer, France

#### RÉSUMÉ

La structure de population du complexe d'espèces *Hyaella azteca* a été étudiée dans la zone littorale du lac des Baies, un lac tempéré de la province de Québec, durant la période libre de glace. Cinq sites ont été échantillonnés une fois par mois, de mai à novembre 2007. Les amphipodes récoltés ont été comptés et identifiés morphologiquement à l'espèce, la longueur de leur corps a été mesurée, leur âge approximatif a été estimé en comptant le nombre total de segments sur leurs antennes et leur sexe a été déterminé. À l'exception de deux individus qui correspondaient à la description morphologique de *Gammarus lacustris*, tous les amphipodes ont été identifiés sur une base morphologique comme appartenant au petit morphotype du complexe *H. azteca*. Les effectifs de populations les plus importants ont été mesurés aux sites caractérisés par un courant faible et un substrat sablonneux. Les résultats concernant le cycle de vie de *Hyaella* dans le lac des Baies vont dans le même sens que ceux décrits pour d'autres lacs de régions tempérées. Au mois de mai, les amphipodes sont peu nombreux et correspondent à des adultes nés l'année précédente. Bien qu'aucune reproduction n'ait pu avoir lieu au mois de mai, les amphipodes sont plus nombreux au mois de juin, ce qui suggère l'arrivée de nouveaux adultes par migration. Au mois de juillet, les effectifs d'amphipodes augmentent par rapport au mois précédent et la population est surtout constituée de juvéniles. Le premier événement de reproduction de l'année se produit probablement vers la fin du mois de juin ou le début du mois de juillet et s'achève par la disparition de la cohorte d'adultes ayant hiverné. Au mois d'août, les effectifs d'amphipodes augmentent toujours et les populations sont constituées de juvéniles et d'adultes, ce qui suggère que les amphipodes de la première cohorte de l'année ont atteint la maturité sexuelle. Au mois de septembre, les amphipodes arrêtent de se reproduire lorsque les conditions physico-chimiques deviennent défavorables. De fait, au mois d'octobre, on ne rencontre que des individus de grande taille. Au mois de novembre, les effectifs chutent vraisemblablement du fait d'une mortalité massive des amphipodes de la première cohorte de l'année et de la migration des amphipodes vers les zones plus profondes du lac. Des biais ont également été observés dans les rapports des sexes en faveur des femelles durant l'été pour une raison qui reste encore à explorer. En l'état, cette étude rend compte de la présence du petit morphotype de *H. azteca* dans le lac des Baies,

mais elle ne permet pas en soi de conclure sur l'existence ou l'absence d'un complexe d'espèces cryptiques.

## INTRODUCTION

Les amphipodes du complexe d'espèces cryptiques *Hyaella azteca* (Saussure) sont retrouvés communément dans les plans d'eau douce couvrant l'Amérique du Nord (Bousfield, 1958; Strong, 1972; Smith, 2001). Les études qui portent sur la dynamique de population de ces amphipodes montrent que leurs traits d'histoire de vie varient selon leur environnement et selon la ou les espèces cryptiques présentes (Gibbons et Mackie, 1991; Wellborn *et al.*, 2005). L'effet de plusieurs paramètres physico-chimiques sur la dynamique de population de ces amphipodes est bien connu. Par exemple, la photopériode et la température ont un impact majeur sur le comportement reproducteur et sur le taux de croissance de ces crustacés (de March, 1977; 1978; Kruschwitz, 1978).

La photopériode et la température varient avec la latitude et en fonction de la période de l'année. Dans les milieux subtropicaux de la Floride, les populations de *Hyaella* peuvent se reproduire en toutes saisons et avoir les effectifs les plus élevés au printemps; toutefois, il semble que les températures élevées en été soient souvent défavorables à la reproduction (Edwards et Cowell, 1992; Panov et McQueen, 1998). Quant à elles, les populations des milieux tempérés ne se reproduisent que du printemps au début de l'automne et ont leurs plus grands effectifs en été (Cooper, 1965; Lindeman et Momot, 1983). À ce jour, aucune étude du genre n'a encore été réalisée dans la province de Québec.

La dynamique de population du complexe d'espèces *Hyaella* varie également selon les espèces cryptiques en présence. Wellborn *et al.* (2005) ont montré que le cycle de vie

variait considérablement entre les différents écomorphes du complexe. Un écomorphe est une variante morphologique d'une espèce que l'on retrouve dans un milieu donné selon le contexte écologique qui y prévaut. Dans le complexe *H. azteca*, il existe au moins deux écomorphes qui se distinguent essentiellement par la taille du corps à l'âge adulte. Les individus du petit morphotype deviennent matures sexuellement plus jeunes, à une plus petite taille et ont des portées deux à trois fois moins nombreuses que celles des individus du grand morphotype et ce, malgré le fait que la taille des embryons soit identique (Wellborn *et al.*, 2005). Des différences moins prononcées existent également dans les traits d'histoire de vie entre les espèces cryptiques d'un même morphotype (Wellborn *et al.*, 2005). À l'heure actuelle, le patron de répartition des différentes espèces du complexe *H. azteca* sur le continent nord américain est mal compris (Witt et Hebert, 2000; Wellborn et Broughton, 2008). Toutefois, on sait que plusieurs espèces cryptiques peuvent coexister à l'intérieur d'un même plan d'eau (Witt et Hebert, 2000; Witt *et al.*, 2006; Wellborn et Cothran, 2007).

Lors de toute nouvelle étude, la variabilité du cycle de vie selon l'environnement et/ou l'espèce cryptique suppose de définir la structure de population du complexe *Hyaella* (présent chapitre) et d'identifier les espèces cryptiques présentes (chapitre 2) afin de replacer tout résultat dans son contexte écologique. L'objectif principal de ce premier chapitre est donc de décrire la structure des populations de *H. azteca* au cours de la période non couverte par la glace dans la zone littorale du lac des Baies, un plan d'eau tempéré du Québec. À cette fin, les variations d'abondance, de taille, d'âge approximatif des

amphipodes et de rapport des sexes ont été étudiées. Dans ce chapitre, le terme «population» de *H. azteca* englobera tous les individus identifiés d'après leur morphologie à *H. azteca*.

## **MATÉRIEL ET MÉTHODES**

### **Sites d'étude et stratégie d'échantillonnage**

L'étude a été réalisée dans la zone littorale du lac des Baies, un lac oligotrophe situé dans la réserve Duchénier, à 45 km au Sud-Ouest de Rimouski, Québec, Canada (Figure 1). La réserve Duchénier est un lieu de villégiature, de chasse et de pêche qui a été créée en 1977 et qui comprend 139 lacs. Elle est située dans la province géologique de l'orogène des Appalaches, qui est constituée d'un sous-sol calcaire (Ressources naturelles Canada, 2009). Le lac des Baies a une superficie de 569,8 hectares et est réputé pour la pêche de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Il s'agit d'un lac contenant peu de macrophytes et pour lequel la production primaire autochtone est surtout assurée par le périphyton. La biomasse phytoplanctonique mesurée entre juillet et novembre 2005 est comprise entre 0,6 et 4,2 mg chl  $\alpha$  m<sup>-3</sup> (Gareau, 2008). Cinq sites aux substrats et vitesses de courant différents ont été échantillonnés (Tableau 1 et Figure 1). Les sites 1 et 3 se caractérisent par un substrat principalement caillouteux et sont exposés à des vitesses de courant respectivement élevées et intermédiaires pour le lac. Les sites 2, 16 et 18 sont situés dans des baies, ont un substrat principalement sablonneux et la vitesse du courant y régnant est faible. Les sites 16 et 18 ont été échantillonnés une fois par mois de mai à novembre 2007 tandis que les sites 1, 2 et 3 ont été échantillonnés une fois par mois de mai à octobre 2007. La profondeur de l'eau



aux sites d'échantillonnage est comprise entre 30 et 60 cm. Aux cinq sites, la concentration en oxygène dissous variait entre 7,1 et 13,2 mg l<sup>-1</sup>.

À chaque site, trois stations d'une surface d'environ six mètres carrés, espacées les unes des autres d'environ trois mètres, ont été échantillonnées. Lors de l'échantillonnage, les sédiments ont été remis en suspension à l'aide des pieds puis les amphipodes ont été récoltés en passant un filet trouble-eau de vide de maille de 500 µm à proximité du fond pendant trois minutes. L'abondance des amphipodes pour chaque station d'échantillonnage est exprimée en nombre d'individus récoltés par unité d'effort. Dans le but de maintenir l'effort d'échantillonnage constant, tous les amphipodes ont été récoltés par la même personne au cours de l'étude. Pour chaque réplicat, les sédiments récoltés ont été préservés dans de l'éthanol 95% avant d'être triés au laboratoire pour isoler les amphipodes. Pour chaque date d'échantillonnage, la température de l'eau a été mesurée à chaque site à l'aide d'une sonde multiparamétrique YSI 556 MPS de YSI Inc.

### **Analyses morphologiques**

Les amphipodes ont été identifiés morphologiquement à l'espèce en utilisant les clés d'identification de Bousfield (1958; 1973) (Figure 2). Le nombre total de segments présents sur les deux paires d'antennes a été compté. Puisque environ un segment est rajouté sur chaque antenne à chaque mue, ce nombre permet de connaître approximativement le stade de mue qu'a atteint l'amphipode (Cooper, 1965). À la naissance, les amphipodes possèdent 12 segments sur leurs antennes tandis que les adultes en possèdent généralement au moins

21, ce qui correspond à environ sept mues (Geisler, 1944). Le sexe de chaque individu a été identifié en fonction de la présence ou non d'œufs ou d'embryons pour les femelles et de la forme du deuxième gnathopode. Ce gnathopode est élargi et sous-chelé chez le mâle et petit et chelé chez les femelles et les juvéniles (Geisler, 1944; Bousfield, 1973). Comme les femelles, lorsque les œufs sont absents, et les juvéniles sont morphologiquement semblables et que les oostégites des femelles sont difficiles à observer chez les individus préservés dans l'éthanol, le nombre de segments d'antennes a été utilisé pour distinguer les individus femelles des juvéniles. Le nombre d'épines sur les segments du pléon a également été compté. Il s'agit d'un caractère morphologique qui diffère chez certaines variétés du complexe (Bousfield, 1996; Witt et Hebert, 2000; Wellborn *et al.*, 2005). Enfin, chaque amphipode a été photographié et la longueur du corps (du premier segment du péron jusqu'au bout de l'urosome en suivant la courbure du dos) a été mesurée à l'aide d'un analyseur d'image Leica MZ16 A et du logiciel Northern Eclipse 6.0 d'Empix Imagin, Inc. Chaque amphipode a ensuite été identifié à une classe de taille d'intervalle de 0,5 mm.

Après les analyses morphologiques, tous les amphipodes ont été inventoriés et conservés individuellement dans des tubes à centrifuger de 1,5 ml contenant de l'éthanol 95% pour réaliser ultérieurement des analyses moléculaires (voir chapitre 2 du présent mémoire). Pour chaque site, la moyenne des trois stations a été calculée afin d'obtenir pour chaque date l'abondance moyenne par unité d'effort, la longueur moyenne, le nombre de segments d'antennes moyen et le rapport des sexes moyen de la population. Pour les sites 2 et 16, le rapport des sexes moyens entre chaque mois a été comparé à l'aide d'une ANOVA

à un facteur, le mois étant le facteur dans l'analyse. Un test de comparaisons multiples de Tukey a été effectué à chaque fois qu'une différence significative a été détectée. Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel SAS version 9.2.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### Description morphologique des amphipodes

Les amphipodes récoltés dans cette étude correspondaient à la description morphologique de *H. azteca* telle que présentée dans les clés d'identification de Bousfield (1958; 1973). Tous avaient deux épines sur les segments 1 et 2 du pléon, ce qui exclut la présence de la variété *inermis* dans nos échantillons (Bousfield, 1996). La gamme de taille des adultes échantillonnés était comprise entre 2 et 7 mm, ce qui indique que ces derniers appartenaient au petit morphotype. À titre comparatif, les adultes du grand morphotype, échantillonnés à un autre site du lac en 2008 (Vergilino *et al.*, en préparation) ont une gamme de tailles comprise entre 8 et 10 mm. Les amphipodes du petit morphotype sont surtout retrouvés dans les plans d'eau dans lesquels on retrouve des poissons comme principaux prédateurs (Wellborn, 1993; 1994). En plus de la forme *Hyaella*, deux amphipodes rencontrés au cours de ce suivi ont été identifiés morphologiquement à *Gammarus lacustris* (Bousfield, 1958); le premier a été échantillonné à la station 2 au mois d'août et le second à la station 16 au mois d'octobre.

Certains amphipodes présentaient des signes de maturité sexuelle alors même que le nombre total de segments sur les antennes était de 19 au lieu des 21 attendus (Geisler 1944;

Cooper 1965). Ces amphipodes étaient particulièrement nombreux aux mois de mai et de juin chez les amphipodes ayant hiverné et au mois d'août chez les amphipodes de la première cohorte de l'année. La plupart d'entre eux pourraient correspondre en fait à des individus adolescents qui se sont développés particulièrement rapidement pour une ou des raisons qui restent encore à explorer. Étant donné qu'en mai et en juin, il était certain que les amphipodes avaient tous hiverné et étaient âgés de plusieurs mois, ils ont été considérés comme des adultes tandis que les individus du mois d'août possédant 19 segments d'antennes ont été considérés comme des juvéniles pré-adultes. Tous les individus ayant 20 segments ont été considérés comme des adultes.

Il est probable que la longueur du corps mesurée au cours de cette étude ne reflète pas directement la longueur du corps des amphipodes vivants sur le terrain. En effet, les invertébrés subissent généralement des changements dans la dimension et la masse de leurs corps suite à leur conservation dans une solution de préservation (Johnston et Cunjak, 1999). Par exemple, Lasenby *et al.* (1994) ont observé que la taille totale du corps de *Chaoborus punctipennis* augmentait rapidement dans les premières heures de conservation lorsqu'ils étaient préservés dans l'éthanol 70% pour finalement atteindre une taille environ 11% supérieure à leur taille à l'état vivant après quelques jours. L'effet de l'éthanol 95% sur les dimensions du corps n'a pas été mesuré pour *H. azteca*. Cependant, puisque les amphipodes ont été mesurés après avoir été conservés au moins six mois dans l'éthanol 95%, il est probable que la longueur de leur corps ait eu le temps de se stabiliser (Lasenby *et al.*, 1994), ce qui permettrait d'obtenir un biais constant.

### **Variabilité entre les sites d'échantillonnage**

L'abondance moyenne des amphipodes varie selon le site d'échantillonnage (figure 3). Les sites dont le substrat était principalement constitué de cailloux et avec des vitesses de courant élevées ou intermédiaires (sites 1 et 3 respectivement) ne contenaient toujours que peu d'amphipodes (environ 3-4 individus), et ce, quelle que soit la date d'échantillonnage. Il est très probable que les amphipodes trouvés à ces sites ne correspondaient pas à une population permanente. Les individus capturés aux sites 1 et 3 correspondaient probablement à des amphipodes apportés par le courant et migrant à l'intérieur du lac à partir d'une ou de plusieurs sources. Deux des sites dont le substrat était principalement constitué de sable et avec des vitesses de courant faibles (sites 2 et 16) présentaient les populations aux effectifs les plus élevés (figure 3). Le site 18 était caractérisé par des abondances en amphipodes généralement faibles, sauf au mois de mai, pour lequel ce site a présenté la population la plus abondante enregistrée pour ce mois (moyenne de 19 individus par unité d'effort par station, tous adultes) (figure 3). Il est possible que le site 18 abritait une population d'amphipodes au mois de mai grâce aux conditions environnementales qui y prévalaient à ce moment. Puisque les sites 1, 3 et 18 ne semblaient pas abriter de populations d'amphipodes permanentes, nous ne nous attarderons qu'aux sites 2 et 16 pour le reste de l'analyse. Au site 2, les effectifs des populations d'amphipodes ont augmenté à partir de juillet. Par la suite, les tendances observées sont presque les mêmes pour les deux sites, le site 16 ayant généralement des abondances moyennes plus importantes que le site 2, sauf au mois d'août. Il est à noter que la

répartition des amphipodes à l'intérieur des sites était très hétérogène, même entre les stations d'échantillonnage (figure 3). Cette hétérogénéité spatiale de la présence des amphipodes a également été soulignée dans d'autres études s'étant intéressées à *H. azteca* (Lindeman et Momot, 1983; Edwards et Cowell, 1992).

### **Variabilité selon la date d'échantillonnage**

Pour un même site, l'abondance moyenne des amphipodes varie selon la date d'échantillonnage (figure 3). À partir du mois de mai, l'abondance moyenne des amphipodes a augmenté pour atteindre un pic au mois d'août pour le site 2 et au mois de septembre pour le site 16. Le 14 mai, alors que le lac était libéré de ses glaces, aucun amphipode n'a été trouvé dans la zone littorale. La semaine suivante, les amphipodes étaient présents à chacun des sites mais peu nombreux. Les individus récoltés étaient pour la plupart des adultes de taille intermédiaire nés l'année précédente et ayant hiverné (figures 4 à 7). En juin, les amphipodes étaient en plus grand nombre et étaient de plus grande taille (figures 3 à 5). Aucun juvénile n'a été trouvé, ce qui suggère que des amphipodes adultes ayant hiverné ont migré vers les sites 2 et 16 entre les deux échantillonnages. La migration des amphipodes selon la profondeur à l'intérieur d'un lac et en fonction de la période de l'année n'a pas encore été formellement rapportée, bien que plusieurs observations suggèrent un événement de migration (Mathias, 1971). Kruschwitz (1978) mentionne la présence de spécimens de *H. azteca* en eaux profondes (1,5 m) durant l'hiver et en zone littorale le reste de l'année dans le lac Pawnee au Nebraska. Au lac des Baies, il est donc possible que les populations de *H. azteca* effectuent une migration vers la

zone littorale lorsque la température de l'eau se réchauffe et que la zone littorale se libère de sa glace, ce qui expliquerait l'accroissement de la population que nous avons observé en juin (mais voir aussi Lindeman et Momot (1983), qui affirment n'avoir jamais observé de variation dans la distribution des *Hyaletta* selon la profondeur à l'intérieur d'un lac de milieu tempéré).

Les amphipodes ont probablement commencé à se reproduire à la fin du mois de juin ou au début du mois de juillet, alors que la température de l'eau a commencé à dépasser les 20°C (tableau 2). En laboratoire, de March (1977) a trouvé qu'une photopériode croissante associée à une température d'au moins 20°C ou au-dessus était nécessaire pour déclencher et maintenir un comportement reproducteur chez *H. azteca*. Au moment de l'échantillonnage du 13 juin 2007, peu de femelles portaient des œufs alors que lors de l'échantillonnage du 18 juillet 2007, les femelles en portaient souvent et que l'essentiel de la population au site 16 était constitué de juvéniles de l'année (figure 7). Un échantillonnage non quantitatif effectué au même site le 1<sup>er</sup> juillet 2008 montrait que plusieurs femelles portaient des œufs à ce moment et que les juvéniles étaient absents de la population (Dionne 2008, données non publiées), ce qui suggère que le premier événement reproducteur des amphipodes a dû avoir lieu aux alentours de cette date en 2007.

À partir du mois de juillet 2007, les adultes ayant hiverné se sont raréfiés (figures 6 et 7). Ces adultes devaient subir une pression de prédation plus élevée que celle de leurs juvéniles en raison de leur plus grande taille (Wellborn, 1993; 1994), en plus d'avoir

pratiquement atteint la limite de l'espérance de vie des amphipodes, qui est estimée à une année (Smith, 2001). Au mois d'août, les juvéniles ont continué à former l'essentiel des effectifs de la population, mais ils étaient en moyenne plus âgés qu'en juillet (figure 7); au site 2, par contre, les juvéniles formaient plutôt la moitié de l'effectif de la population ce même mois (figure 6). Durant le mois de septembre, les juvéniles représentaient un peu moins de la moitié des effectifs, l'autre moitié étant formée des adultes de la première cohorte nés en juillet et des nouveaux adultes de la deuxième cohorte nés en août (figures 6 et 7). Au mois d'octobre, la population était surtout formée d'adultes plus âgés et plus grands que ceux du mois de septembre (figures 4 à 7). Cette diminution dans le nombre de juvéniles échantillonnés suggère que les amphipodes ont probablement cessé de se reproduire durant le mois de septembre. Cela coïnciderait avec la période durant laquelle la température de l'eau a baissé en dessous des 20°C (tableau 2). En novembre, les effectifs de la population de *H. azteca* ont fortement décliné au site 16. Les amphipodes étaient tout de même plus abondants qu'au printemps tout en étant de taille comparable (figure 3 et 5). La réduction des effectifs de la population pourrait s'expliquer à la fois par une migration des amphipodes en zone plus profonde à mesure que la température de l'eau baisse et par un taux de mortalité élevé chez les amphipodes de la première cohorte de l'année (Kruschwitz, 1978; Panov et McQueen, 1998).

Plusieurs études ont mesuré en laboratoire la durée de chaque événement dans le cycle de reproduction de *H. azteca*. Othman et Pascoe (2001) ont trouvé pour une population de laboratoire qu'une période de 7 jours en moyenne (variant entre 4 et 12 jours)



sépare la formation de chaque paire précopulatoire. La paire précopulatoire dure en moyenne 4 jours (variant entre 1 et 7 jours). Cette période prend fin lorsque la femelle mue et est prête à être fertilisée. La fertilisation ne dure que quelques minutes (Embody, 1911; Smith, 2001). La femelle conserve ses œufs et ses embryons dans sa poche reproductive jusqu'à sa prochaine mue et événement reproducteur. Cette période dure entre une dizaine de jours (Embody, 1911; Cooper, 1965; Edwards et Cowell, 1992; Othman et Pascoe, 2001) et 24 jours (Geisler, 1944). Une fois relâchés de la poche reproductive, les juvéniles mettent entre 24 et 40 jours pour atteindre la maturité sexuelle (Lindeman et Momot, 1983; Othman et Pascoe, 2001).

La durée de toutes ces étapes est très variable à l'intérieur d'une même population et entre les populations (Strong, 1972; Othman et Pascoe, 2001). Cette durée est évidemment influencée par plusieurs facteurs comme les paramètres physico-chimiques du milieu, en particulier la température, et l'espèce cryptique du complexe (Wellborn *et al.*, 2005). Néanmoins, il est possible d'estimer qu'il s'écoule au moins une quarantaine de jours après le premier événement reproducteur avant que les amphipodes de l'année ne puissent commencer à se reproduire à leur tour. Puisque les premiers amphipodes de l'année 2007 de la présente étude sont nés au début du mois de juillet, on peut supposer qu'ils se sont reproduits pour la première fois à la mi-août, et qu'ils ont pu se reproduire au cours de la saison à deux ou trois reprises tout au plus. Leurs premiers descendants ne sont devenus sexuellement matures qu'à partir de la mi-septembre alors que les conditions physico-chimiques ne favorisaient pas le comportement reproducteur. Il est fort probable que cette

cohorte n'ait pas donné de petits cette année-là et a formé la majorité des amphipodes qui ont hiverné en 2008.

### **Comparaison avec d'autres études**

Les résultats de la présente étude ne peuvent être comparés directement à ceux d'autres études, puisque l'abondance des amphipodes a été mesurée par unité d'effort d'échantillonnage plutôt que par nombre d'individus par mètre carré comme c'est le cas pour les autres études s'étant déroulées en milieu tempéré (Cooper, 1965; Mathias, 1971; Lindeman et Momot, 1983). Néanmoins, les tendances observées peuvent être comparées. Des variations similaires à celles observées dans la présente étude dans l'abondance et la taille des amphipodes et dans la structure d'âge de la population ont été rapportées par les autres études en milieux tempérés (Cooper, 1965; Mathias, 1971; Lindeman et Momot, 1983). Cependant, la période de reproduction commençait toujours plus tôt (en mai pour Cooper (1965) au Michigan et Mathias (1971) en Colombie-Britannique) tout en se terminant dans la première moitié du mois de septembre. L'étude de Lindeman et Momot (1983) a été effectuée au lac Dock à Thunder Bay, en Ontario, situé dans le Bouclier canadien (Ressources naturelles Canada, 2009); ce milieu tempéré est celui qui se rapproche le plus des conditions dans lesquelles se trouve le lac des Baies. Le lac Dock est un lac calcaire d'une superficie de 1,2 ha et dont la profondeur moyenne est de 4,5 m. Le périmètre du lac est moyennement colonisé par des macrophytes. Lindeman et Momot ont mesuré la densité des amphipodes pour les années 1980 et 1981 au cours de la période libre de glace dans trois types d'habitats (communauté de carex, communauté de typha et

substrat sablonneux). Pour les deux années, les abondances de loin les plus élevées ont été mesurées dans la communauté de carex. Dans ce milieu, pour les deux années, les abondances les plus élevées ont été enregistrées vers la fin du mois de juillet et le début du mois d'août. La période de reproduction a commencé à la fin du mois de mai et la première cohorte de l'année est née à la mi-juin. Il est fort probable que le début de la période de reproduction observée plus tôt dans cette étude soit en lien avec le fait que la région de Thunder Bay se réchauffait un peu plus rapidement au printemps lors de l'étude de Lindeman et Momot (1983) que la région du Bas-Saint-Laurent lors de la présente étude.

#### **Variation du rapport des sexes moyen de la population adulte**

Aux sites 2 et 16, le rapport des sexes moyen varie de façon significative entre les mois pour lesquels il a pu être calculé (site 2 : ANOVA  $F = 15,03$ ; degré de liberté = 2;  $P = 0,0046$  et site 16 : ANOVA  $F = 8,40$ ; degré de liberté = 5;  $P = 0,0013$ ) (tableau 3). Un test de comparaisons multiples de Tukey a permis de montrer au site 2 qu'au mois d'août, le rapport des sexes moyen était significativement biaisé en faveur des femelles alors qu'au mois d'octobre, il était significativement biaisé en faveur des mâles; le mois de septembre avait quant à lui une valeur intermédiaire légèrement biaisée en faveur des femelles (tableau 3). Pour le site 16, le test de comparaisons multiples de Tukey montre une tendance similaire; le rapport des sexes moyen était significativement biaisé en faveur des femelles au mois d'août et en faveur des mâles au mois d'octobre (tableau 3). Toutefois, les rapports des sexes moyens de juin et de novembre étaient près de l'équilibre et n'étaient pas significativement différents de celui d'octobre. Pour leurs parts, les rapports des sexes

moyens de septembre et de juillet n'étaient pas significativement différents de celui d'août, bien qu'étant légèrement moins biaisés en faveur des femelles.

Il n'est pas inhabituel d'observer une rareté des mâles chez plusieurs espèces d'amphipodes à un moment ou à un autre de l'année, bien que la situation n'ait pas encore d'explication définitive pour toutes les espèces (Smith, 2001). Dans l'étude présente, au moins quatre explications non exclusives sont envisageables pour expliquer le rapport des sexes moyen biaisé en faveur des femelles au cours de l'été. Premièrement, plusieurs mâles possédant plus de 21 segments d'antennes ont été retrouvés durant toute l'année avec des gnathopodes 2 de forme mâle mais de taille similaire à ceux des mâles adolescents et des femelles. La petite taille de leurs gnathopodes 2 les rendait plus difficiles à distinguer des femelles, ce qui pourrait avoir entraîné une surestimation du nombre de femelles. Pour une raison qui reste encore à explorer, il est possible que ce type de mâles se soit retrouvés en plus grand nombre durant l'été qu'aux autres périodes de l'année. Deuxièmement, il est également possible que durant l'été, les amphipodes muent plus vite qu'aux autres périodes de l'année, ce qui pourrait avoir pour conséquences que des mâles adolescents auraient 21 segments d'antennes. Cette explication est cependant peu probable puisque pendant cette période, plusieurs femelles ayant 21 segments d'antennes portaient des œufs, ce qui impliquerait que les mâles deviendraient sexuellement matures plus tardivement que les femelles, une situation qui n'a pas encore été rapportée (Geisler, 1944; Cooper, 1965).

Troisièmement, il est probable que les mâles aient un taux de mortalité plus grand que celui des femelles durant l'été. Les mois où le rapport des sexes moyen est biaisé en faveur des femelles coïncident avec la période de reproduction des amphipodes. Au cours de cette période, le mâle recherche activement la femelle afin de la « capturer » et de former avec elle une paire précopulatoire jusqu'à la prochaine mue de la femelle (Holmes, 1903; Strong, 1972; Smith, 2001). Le rôle de la femelle dans la formation de la paire précopulatoire est beaucoup plus passif (Holmes, 1903; Smith, 2001). Durant la période de reproduction, il est probable que les mâles deviennent plus actifs et qu'ils se déplacent beaucoup plus que les femelles. Ces déplacements les exposeraient davantage que les femelles aux prédateurs comme les poissons et les gros invertébrés, comme c'est le cas chez d'autres arthropodes (Rowe, 1994; Kasumovic *et al.*, 2006). Enfin, il est également possible que les stratégies qui maximisent la valeur adaptative des mâles et celle des femelles soient différentes pour ces amphipodes. Par conséquent, les deux sexes pourraient occuper des niches différentes à certains moments et ainsi ne pas se trouver au même endroit dans le lac. Bien que cette situation ait déjà été observée au moins chez certains crustacés marins (Jormalainen *et al.*, 2001), ce phénomène n'a jamais encore été rapporté pour *H. azteca*.

## **Conclusion**

La structure des populations d'amphipodes de la zone littorale du lac des Baies montre, avec un certain retard, les mêmes tendances observées ailleurs par d'autres études dans d'autres lacs de milieux tempérés. Ce retard est sûrement au moins attribuable aux

différences climatiques entre les différentes régions étudiées. Il se pourrait également que cela reflète des différences dans les traits d'histoire de vie entre espèces cryptiques d'amphipodes (Wellborn *et al.*, 2005). Le présent chapitre rend compte de la présence du petit morphotype de *H. azteca* dans le lac des Baies, mais elle ne permet pas de conclure sur l'existence ou l'absence d'un complexe d'espèces cryptiques. Nous avons interprété nos résultats en postulant que ces amphipodes appartenaient tous à la même espèce, ce qui n'était pas le cas. L'objectif du chapitre 2 est de vérifier l'identité des espèces cryptiques présentes dans la zone littorale du lac des Baies et de vérifier la stabilité de leur communauté dans le temps. Il est présumé que si la proportion de chaque espèce dans la communauté est stable dans le temps, le facteur espèce cryptique n'aurait eu qu'un impact minimal dans l'interprétation des résultats du présent chapitre et du chapitre 3.

Il est à noter que pour la suite du mémoire, les amphipodes à l'étude proviennent du site 16 du lac des Baies.

**BIBLIOGRAPHIE**

- Bousfield E.L., 1958. Freshwater amphipod crustaceans of glaciated North America. *The Canadian Field Naturalist*, **72** : 55-113.
- Bousfield E.L., 1973. Shallow-water gammaridean amphipoda of New England. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA, 312p.
- Bousfield E.L., 1996. A contribution to the reclassification of neotropical freshwater hyalellid amphipods (Crustacea: Gammaridea, Talitroidea). *Bolletino del Museo Civico di Storia Naturale de Verona*, **20** : 175-224.
- Cooper W.E., 1965. Dynamics and production of a natural population of a fresh-water amphipod, *Hyaella azteca*. *Ecological Monographs*, **35** (4) : 377-394.
- de March B.G.E., 1977. The effects of photoperiod and temperature on the induction and termination of reproductive resting stage in the freshwater amphipod *Hyaella azteca* (Saussure). *Canadian Journal of Zoology*, **55** : 1595-1600.
- de March B.G.E., 1978. The effects of constant and variable temperatures on the size, growth, and reproduction of the freshwater amphipod *Hyaella azteca* (Saussure). *Canadian Journal of Zoology*, **56** : 1801-1806.
- Edwards T.D. et Cowell B.C., 1992. Population dynamics and secondary production of *Hyaella azteca* (Amphipoda) in *Typha* stands of a subtropical Florida lake. *Journal of the North American Benthological Society*, **11** (1) : 69-79.
- Embody G.C., 1911. A preliminary study of the distribution, food and reproductive capacity of some fresh-water amphipods. *International Revue Der Gesamten Hydrobiologie Und Hydrographie*, (Biol. Suppl.) **3** : 1-33.

- Gareau K., 2008. Variabilités spatiale et temporelle des signatures isotopiques des macroinvertébrés benthiques d'un lac nordique boréal : inférences à partir des isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ). Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 68p.
- Geisler F.S., 1944. Studies on the postembryonic development of *Hyaella azteca* (Saussure). *Biological bulletin*, **86** : 6-22.
- Gibbons W.N. et Mackie G.L., 1991. The relationship between environmental variables and demographic patterns of *Hyaella azteca* (Crustacea:Amphipoda). *Journal of the North American Benthological Society*, **10** (4) : 444-454.
- Holmes S.J., 1903. Sex recognition among amphipods. *Biological Bulletin*, **5** (5) : 288-292.
- Johnston T.A. et Cunjak R.A., 1999. Dry mass-length relationships for benthic insects: a review with new data from Catamaran Brook, New Brunswick, Canada. *Freshwater Biology*, **41** : 653-674.
- Jormalainen V., Honkanen T., Mäkinen A., Hemmi A. et Vesakoski O., 2001. Why does herbivore sex matter? Sexual differences in utilization of *Fucus vesiculosus* by the isopod *Idotea baltica*. *Oikos*, **93** : 77-86.
- Kasumovic M.M., Bruce M.J., Herberstein M.E. et Andrade M.C.B., 2006. Risky mate search and mate preference in the golden orb-web spider (*Nephila plumipes*). *Behavioral Ecology*, **18** (1) : 189-195.
- Kruschwitz L.G., 1978. Environmental factors controlling reproduction of the amphipod *Hyaella azteca*. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, **58** : 16-21.



- Lasenby D.C. et Futter M.N., 1994. Changes in body dimensions of larval *Chaoborus* in ethanol and formalin. *Journal of Plankton Research*, **16** (12) : 1601-1608.
- Lindeman D.H. et Momot W.T., 1983. Production of the amphipod *Hyaella azteca* (Saussure) in a northern Ontario lake. *Canadian Journal of Zoology*, **61** : 2051-2059.
- Mathias J.A., 1971. Energy flow and secondary production of the amphipods *Hyaella azteca* and *Crangonyx richmondensis occidentalis* in Marion Lake, British Columbia. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **28** : 711-726.
- Othman M.S. et Pascoe D., 2001. Growth, development and reproduction of *Hyaella azteca* (Saussure, 1858) in laboratory culture. *Crustaceana*, **74** (2) : 171-181.
- Panov V.E. et McQueen D.J., 1998. Effects of temperature on individual growth rate and body size of a freshwater amphipod. *Canadian Journal of Zoology*, **76** : 1107-1116.
- Pennak W.R. et Rosine W.N., 1976. Distribution and ecology of amphipoda (crustacea) in Colorado. *The American Midland Naturalist*, **96** (2) : 324-331.
- Ressources naturelles Canada, 2009. L'Atlas du Canada - Provinces géologiques. Page consultée le 7 juillet 2009. [En ligne], <http://atlas.nrcan.gc.ca/site/francais/maps/environment/geology/geologicalprovinces>
- Rowe L., 1994. The costs of mating and mate choice in water striders. *Animal Behaviour*, **48** : 1049-1056.
- Smith D.G., 2001. Pennak's freshwater invertebrates of the United States: Porifera to crustacea, 4<sup>e</sup> edition. John Wiley & Sons, Inc., États-Unis, 638p.

- Strong D.R. Jr., 1972. Life history variation among populations of an amphipod (*Hyalella azteca*). *Ecology*, **53** (6) : 1103-1111.
- Wellborn G.A., 1993. Ecology and evolution of life history variation among populations of a freshwater amphipod, *Hyalella azteca*. Thèse de doctorat, Université du Michigan.
- Wellborn G.A., 1994. Size-biased predation and prey life histories: a comparative study of freshwater amphipod populations. *Ecology*, **75** (7) : 2104-2117.
- Wellborn G.A. et Broughton R.E., 2008. Diversification on an ecologically constrained adaptative landscape. *Molecular Ecology*, **17** : 2927-2936.
- Wellborn G.A. et Cothran R.D., 2007. Niche diversity in crustacean cryptic species: complementarity in spatial distribution and predation risk. *Oecologia*, **154** : 175-183.
- Wellborn G.A., Cothran R. et Bartholf S., 2005. Life history and allozyme diversification in regional ecomorphs of the *Hyalella azteca* (Crustacea: Amphipoda) species complex. *Biological Journal of the Linnean Society*, **84** : 161-175.
- Witt J.D.S et Hebert P.D.N., 2000. Cryptic species diversity and evolution in the amphipod genus *Hyalella* within central glaciated North America: a molecular phylogenetic approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57** : 687-698.
- Witt J.D.S., Threlhoff D.L. et Hebert P.D.N., 2006. DNA barcoding reveals extraordinary cryptic diversity in an amphipod genus: implications for desert spring conservation. *Molecular Ecology*, **15** (10) : 3073-3082.

Tableau 1. Coordonnées et caractéristiques des sites échantillonnés au lac des Baies.

Site	Latitude, longitude	Substrat	Vitesse du courant
Site 1	48°10'68''N, 68°39'43''O	Cailloux	Élevée
Site 2	48°09'96''N, 68°40'65''O	Sable	Faible
Site 3	48°09'58''N, 68°40'05''O	Cailloux	Intermédiaire
Site 16	48°11'22''N, 68°39'24''O	Sable	Faible
Site 18	48°10'76''N, 68°39'72''O	Sable	Faible

Tableau 2. Température de l'eau du lac des Baies pour chaque date d'échantillonnage en 2007 (mesurée au site 16).

Date d'échantillonnage	Température de l'eau (°C)
22 mai	8,85
13 juin	18,34
18 juillet	20,34
15 août	19,96
10 septembre	16,55
15 octobre	11,85
14 novembre	5,68

Tableau 3. Rapport des sexes moyen pour les sites 2 et 16 en fonction du mois. Le nombre moyen d'amphipodes adultes par unité d'effort est indiqué entre parenthèses.

Mois	Site 2	Site 16
Mai	Non déterminé	Non déterminé
Juin	Non déterminé	1,04 (35)
Juillet	Non déterminé	0,42 (11)
Août	0,28 (73)	0,14 (41)
Septembre	0,86 (37)	0,39 (61)
Octobre	1,40 (36)	1,28 (74)
Novembre	Non déterminé	0,74 (36)

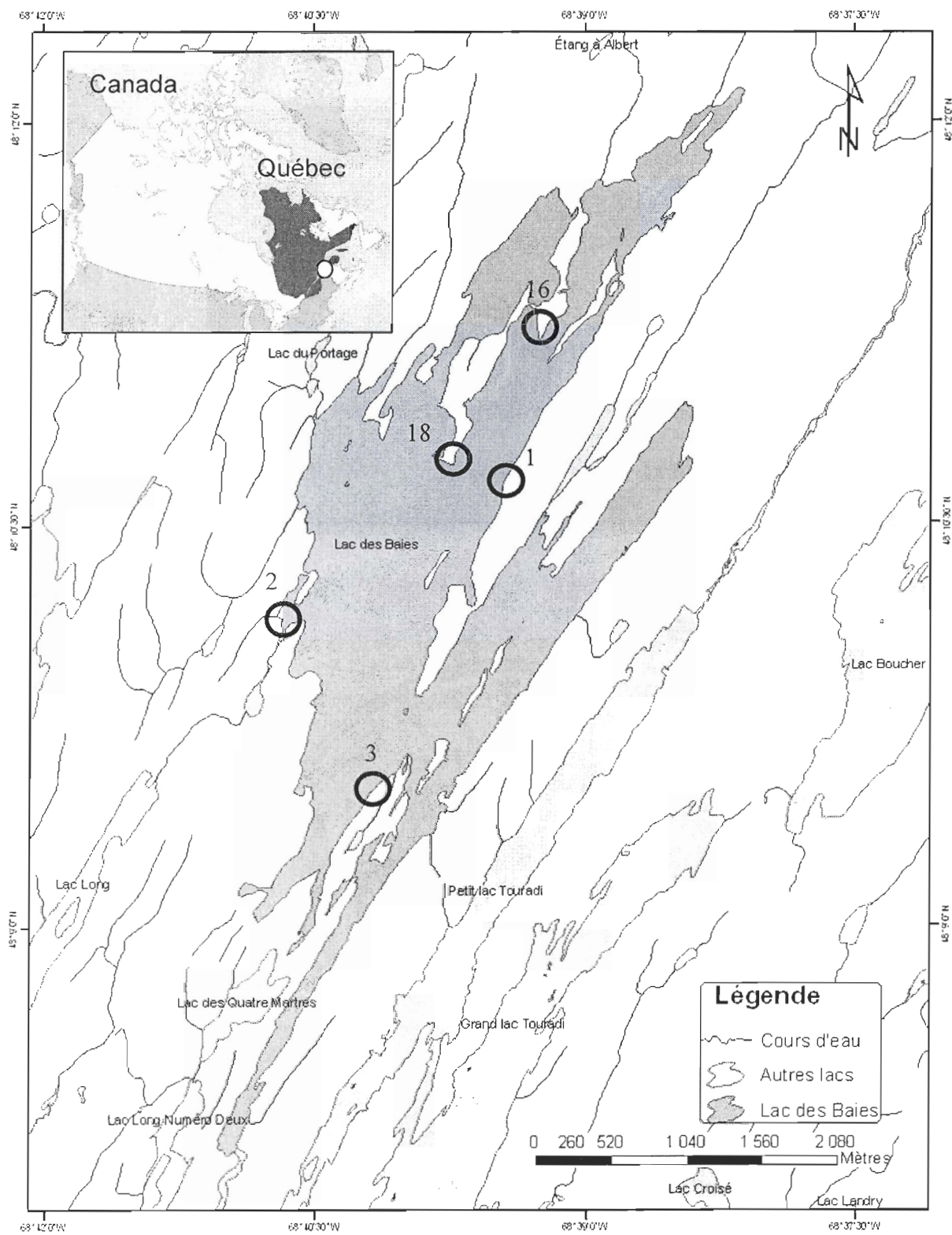


Figure 1. Carte du lac des Baies indiquant les sites échantillonnés en 2007.

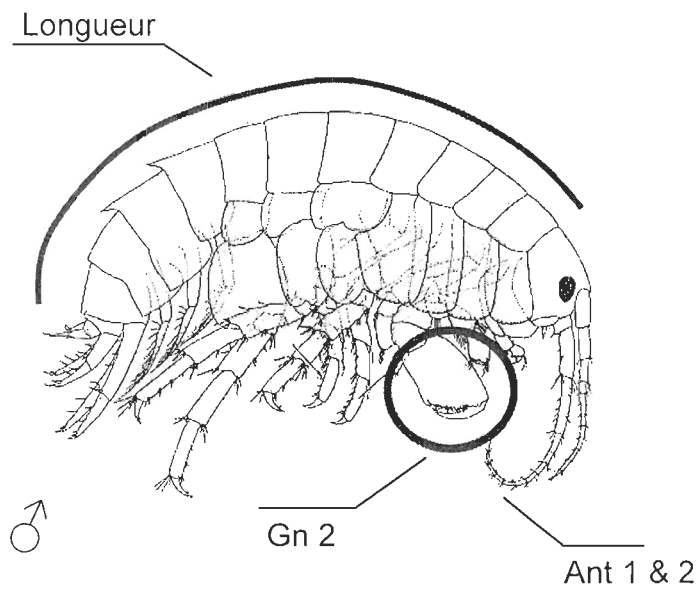
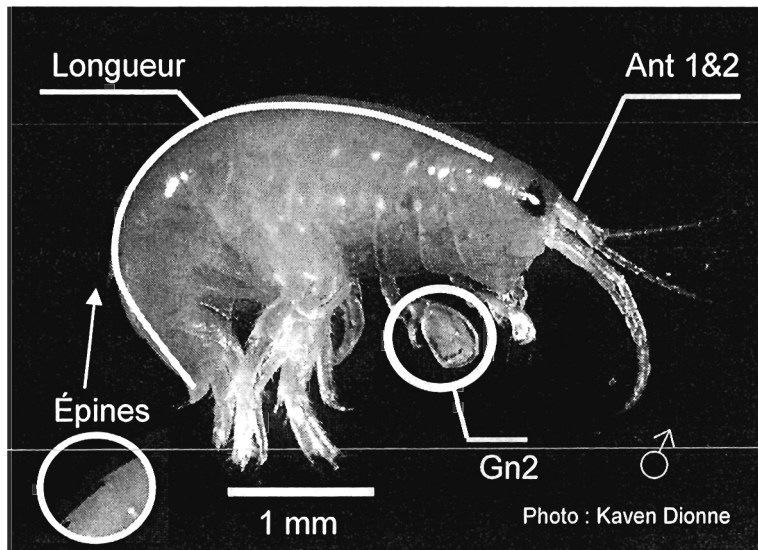


Figure 2. Traits morphologiques vérifiés sur tous les amphipodes *Hyalella azteca* (Ant 1 & 2 = Antennes 1 et 2; Gn2 = Gnathopode 2) (schéma modifié de Bousfield, 1973).

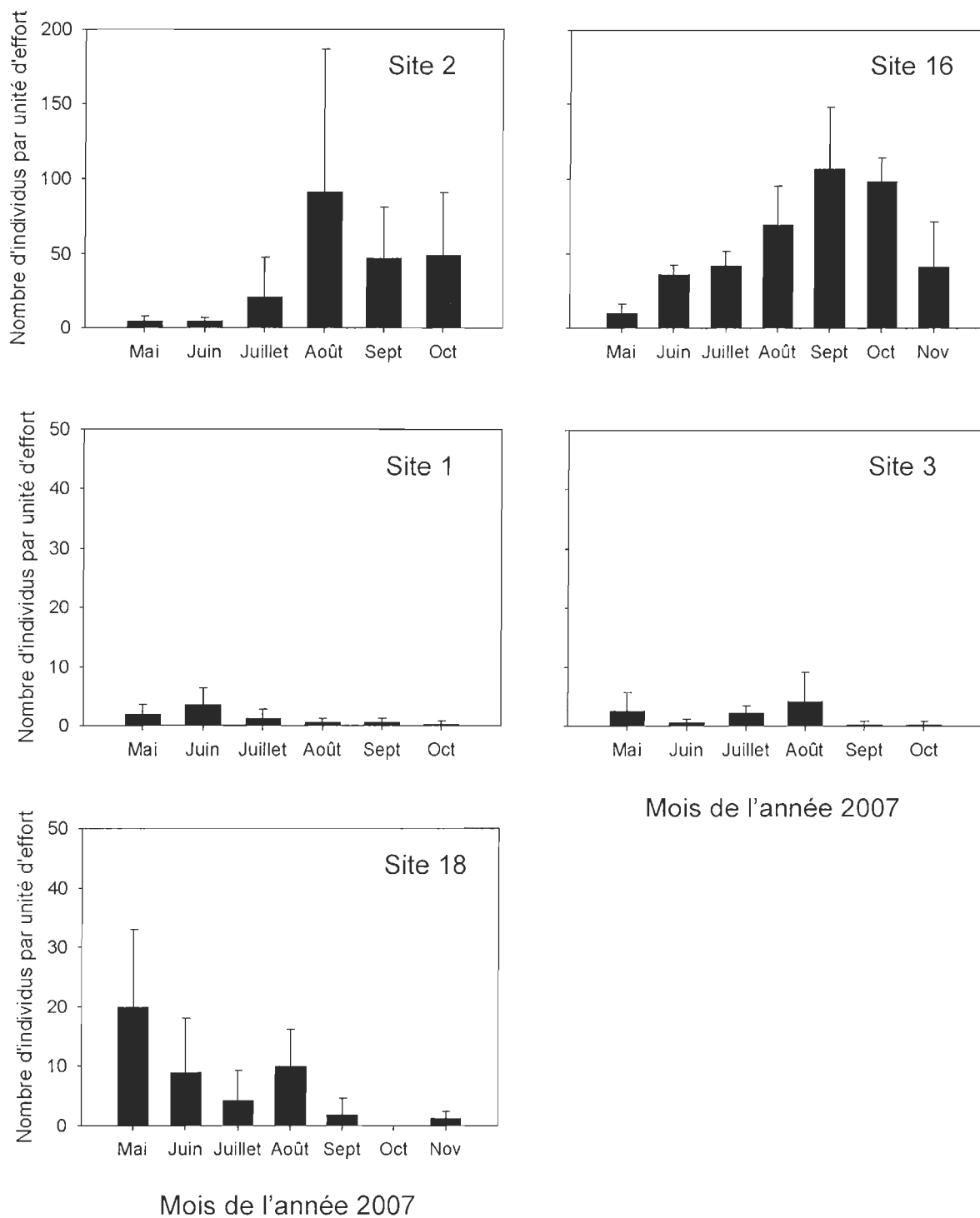


Figure 3. Abondance moyenne des amphipodes à chaque mois pour chaque site échantillonné au lac des Baies en 2007 (moyenne du nombre d'individus par unité d'effort  $\pm$  écart-type).



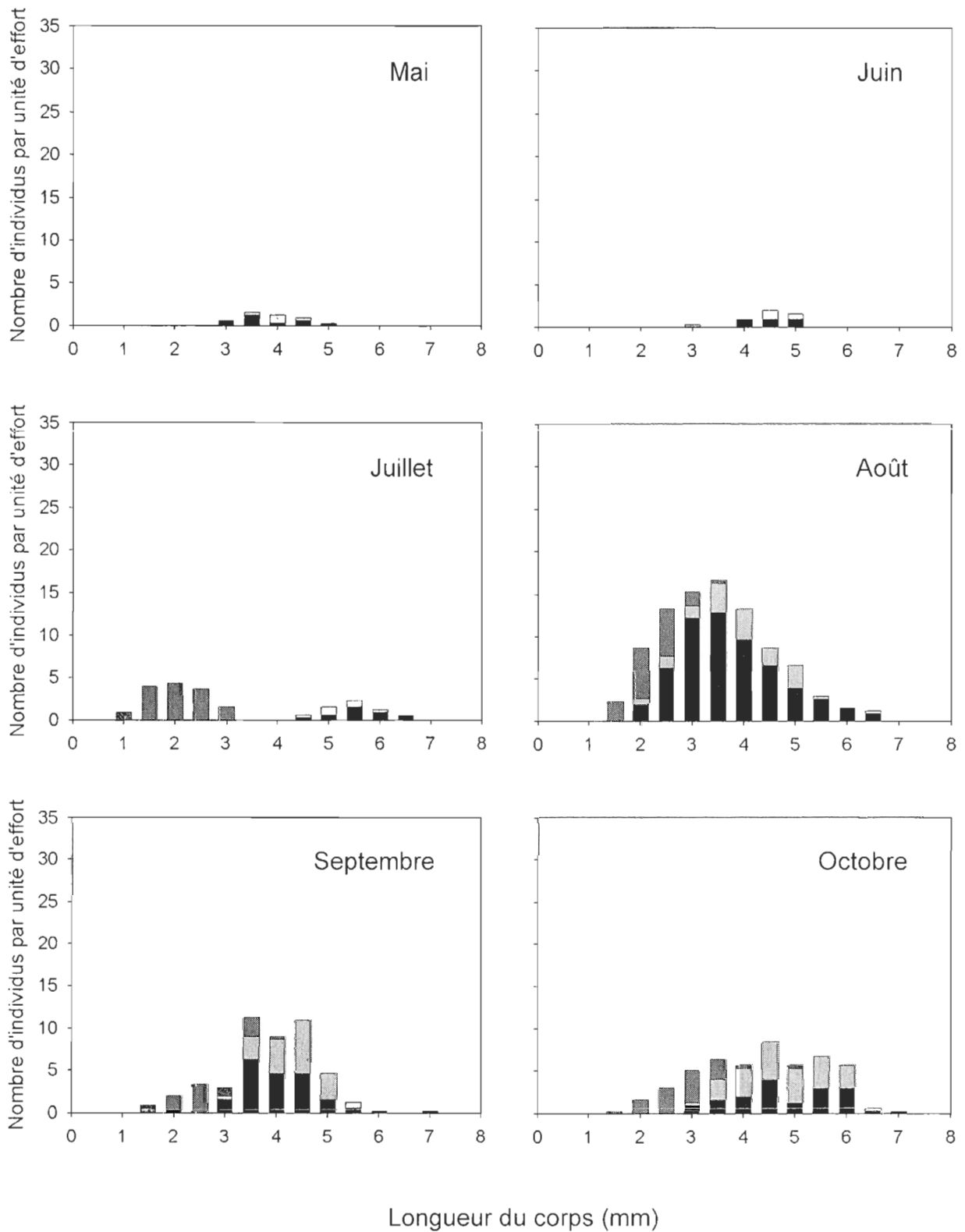


Figure 4. Nombre moyen d'amphipodes par unité d'effort dans chaque classe de longueur pour le site 2 en fonction du mois de l'année 2007 (noir = femelles, gris pâle = mâles, gris foncé = juvéniles).

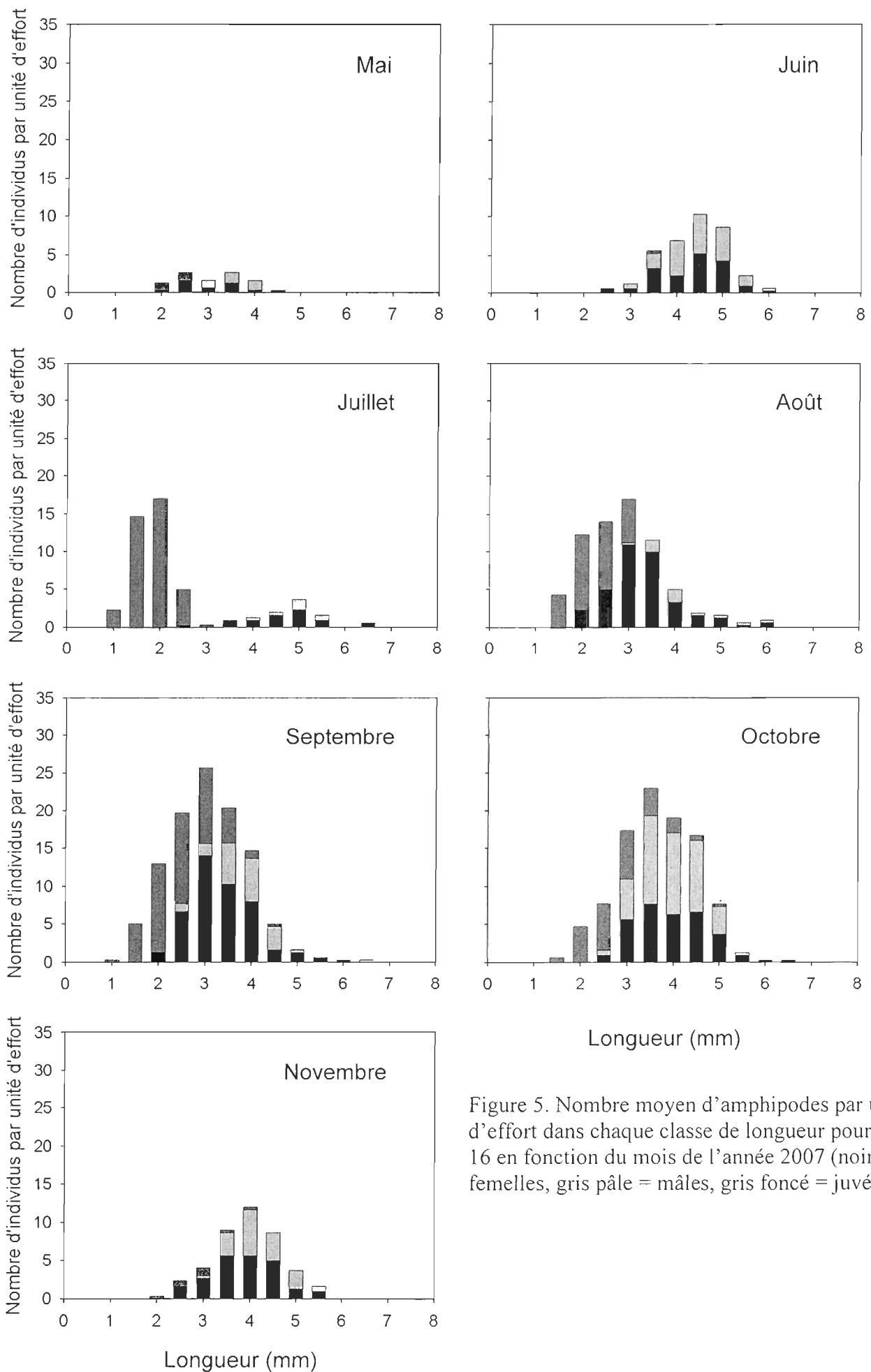


Figure 5. Nombre moyen d'amphipodes par unité d'effort dans chaque classe de longueur pour le site 16 en fonction du mois de l'année 2007 (noir = femelles, gris pâle = mâles, gris foncé = juvéniles).

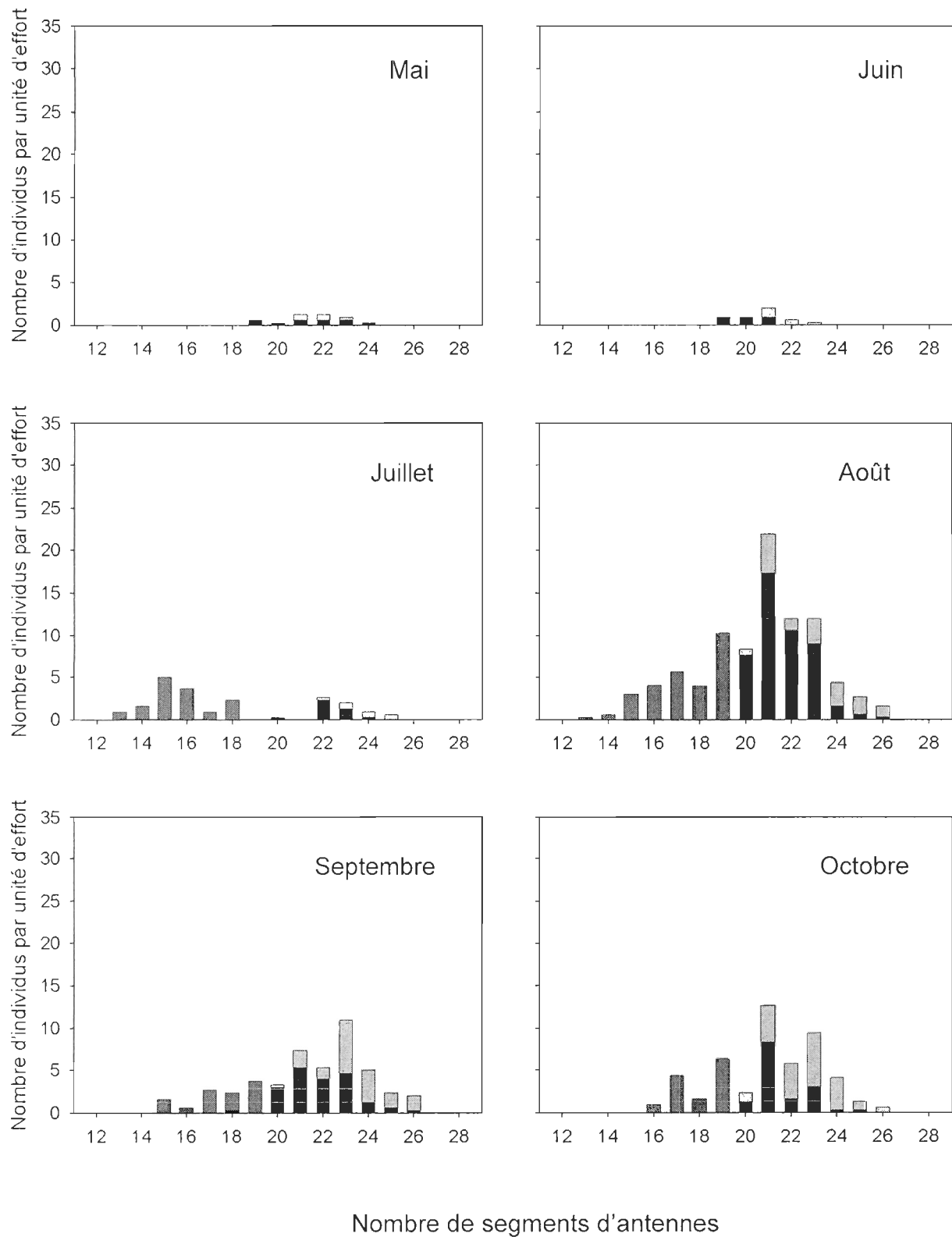
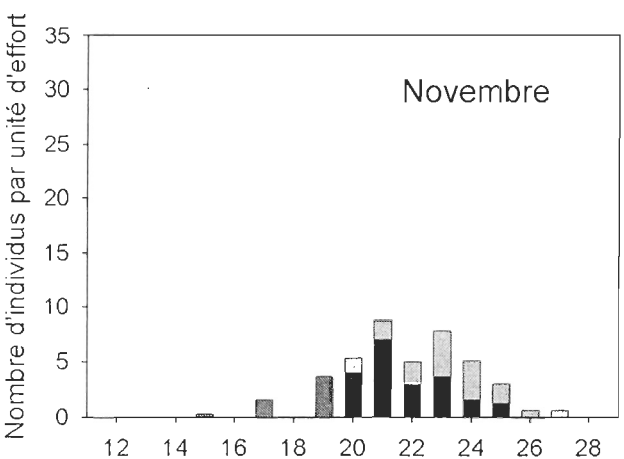
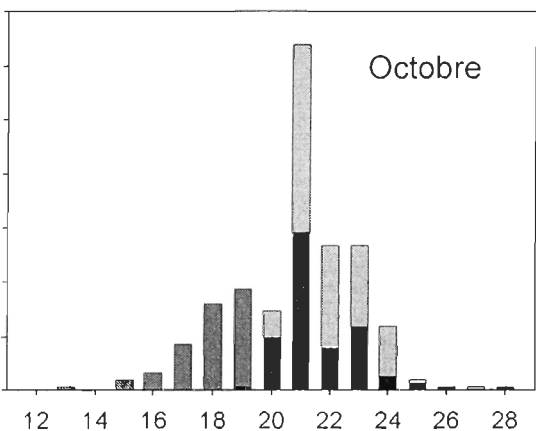
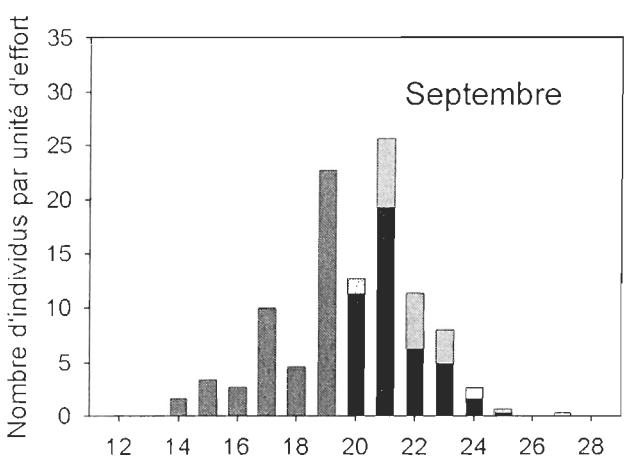
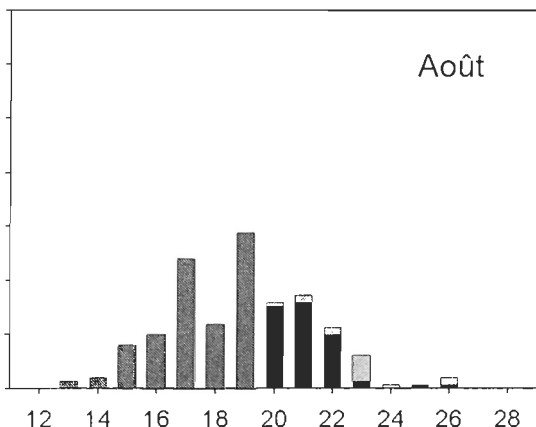
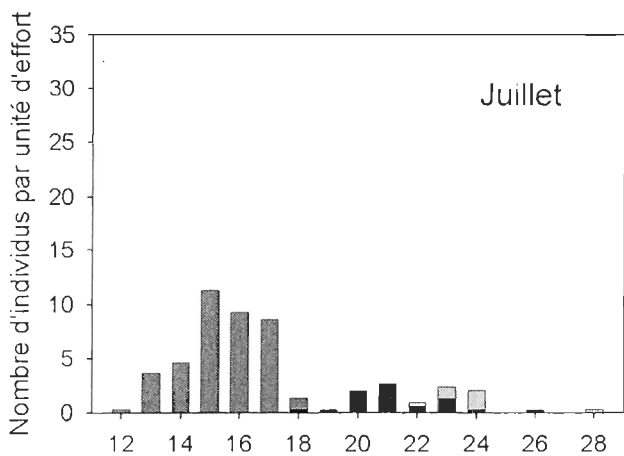
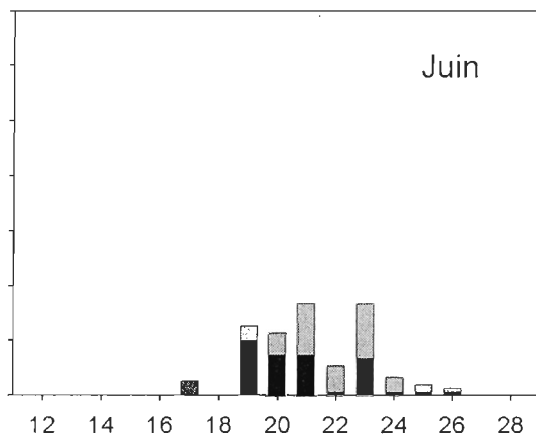
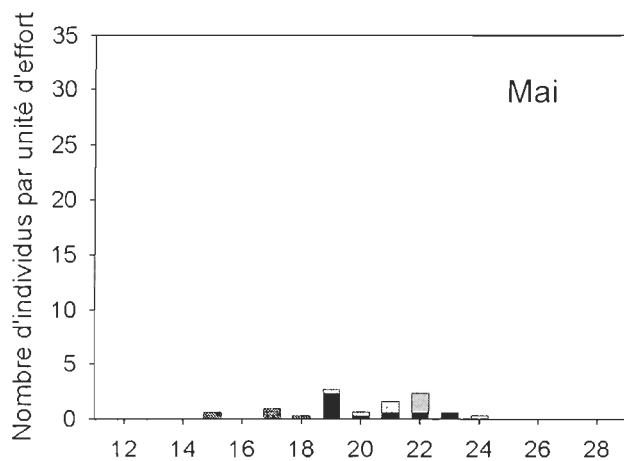


Figure 6. Nombre moyen d'amphipodes par unité d'effort pour chaque total de segments sur les antennes pour le site 2 en fonction du mois de l'année 2007 (noir = femelles, gris pâle = mâles, gris foncé = juvéniles).



Nombre de segments d'antennes

Figure 7. Nombre moyen d'amphipodes par unité d'effort pour chaque total de segments sur les antennes pour le site 16 en fonction du mois de l'année 2007 (noir = femelles, gris pâle = mâles, gris foncé = juvéniles).

Nombre de segments d'antennes



## CHAPITRE 2

### STABILITY OF A CRYPTIC SPECIES COMMUNITY OF *HYALELLA* AMPHIPODS THROUGHOUT A SEASON IN THE LITTORAL ZONE OF A BOREAL LAKE

Kaven Dionne<sup>1</sup>, Roland Vergilino<sup>1</sup>, France Dufresne<sup>1</sup>, François Charles<sup>2</sup> et Christian Nozais<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Département de Biologie et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300, Allée des Ursulines, Rimouski, Canada G5L 3A1

<sup>2</sup>CNRS, UMR 7621, LOBB, Observatoire Océanologique, F-66651 Banyuls/mer, France

#### RÉSUMÉ

Les amphipodes du complexe d'espèces *Hyaella azteca* sont répartis dans les plans d'eaux douces à la grandeur de l'Amérique du Nord. Ils ont été considérés longtemps comme étant une seule espèce sur la base de critères morphologiques. Or, depuis la dernière décennie, différentes analyses génétiques ont révélé qu'il s'agit en fait d'un complexe d'au moins sept espèces cryptiques. Le fait que ces espèces puissent vivre en sympatrie semble aller à l'encontre du principe écologique d'exclusion compétitive. En effet, ces espèces ne semblent pas suffisamment écologiquement différentes pour coexister. Pourtant, il a été montré récemment que certaines de ces espèces pouvaient en partie coexister en occupant différentes niches écologiques. L'objectif de ce deuxième chapitre est de vérifier si les différentes espèces d'amphipodes *Hyaella* de la zone littorale d'un lac boréal peuvent occuper différentes niches temporelles à l'échelle d'une saison ou si leur communauté est stable pour cette période. Pour ce faire, des amphipodes ont été échantillonnés à un site une fois par mois durant la saison libre de glace. Des analyses morphologiques et des analyses moléculaires à l'aide du gène mitochondrial de la cytochrome *c* oxydase I (COI) ont été réalisées afin de distinguer les différentes espèces cryptiques et de comparer l'abondance relative de chaque espèce dans la communauté chaque mois. Les analyses moléculaires ont permis de détecter cinq haplotypes différents pour COI, correspondant à trois espèces cryptiques différentes. Aucune succession temporelle n'a été détectée entre les espèces cryptiques, alors qu'une espèce a toujours été plus abondante que les deux autres. Aucune différence morphologique n'a été détectée au cours de la saison entre les espèces cryptiques. La communauté semblait stable au moins pour la période libre de glace à la fois chez les amphipodes adultes et chez les juvéniles. Des différences de niches écologiques restent encore à trouver entre ces espèces, mais plusieurs observations suggèrent au moins que la migration d'individus à partir d'autres sites du lac pourrait être un facteur important dans le maintien des espèces plus rares au site à l'étude au cours de l'année.

**SUMMARY**

1. Amphipods of the *Hyalella azteca* cryptic species complex were sampled once a month during the open-water season in the littoral zone of a temperate lake to determine if species composition changes through time. Morphological and molecular analyses enabled us to identify five haplotypes of the mitochondrial COI gene corresponding to three different cryptic species.

2. No succession in time was observed between the cryptic species; one species was always more abundant than the two others, so the community seems stable at least for the open-water season, both for adults and juveniles. No morphological differences were found at any time of the year among the cryptic species of the community.

3. Niche differences are still to be found among these species, but evidence suggests that migration from sites aside may explain the maintenance of the rare species at the study site.

## INTRODUCTION

Cryptic species are two or more species that share similar morphologies but have high genetic differences between them, suggesting their reproductive isolation (Knowlton, 1993; Sáez & Lozano, 2005; Bickford *et al.*, 2006). The fact that many cryptic species coexist in sympatry seems to challenge our traditional view of coexistence in ecology (Wellborn & Cothran, 2007). Similar morphologies are likely to be paired with similar needs and the competitive exclusion principle implies that species must be sufficiently ecologically distinct to coexist stably (Chesson, 1991; 2000; Smith & Smith, 2001). Mainly two hypotheses have been suggested to explain the coexistence of identical species. First, coexisting cryptic species could be ecologically identical and have equal ecological successes, as suggested by their morphologies. In that case, they could coexist via neutral mechanisms and their coexistence on a long-time scale would be unstable (Chesson, 2000; Hubbell, 2001). Or, despite their similar morphologies, these species could exhibit unknown differences in their morphologies or in other aspects of their phenotype (physiology and behavior) that could help them to coexist via niche diversification (Wellborn & Cothran, 2004; Wellborn & Cothran, 2007).

Amphipods of the *Hyaella azteca* (Saussure) species complex are freshwater benthic crustaceans considered to be omnivorous detritivores living in macrophytes communities, on sediments and on organic debris (Cooper, 1965; Hargrave, 1970; Strong, 1972). Traditionally, *H. azteca* amphipods were considered on a morphological basis as one species found all over North America, Central America and northern South America



(Bousfield, 1996; Gonzalez & Watling, 2002). However, recent genetic studies using different molecular markers (Hogg *et al.*, 1998; Witt & Hebert, 2000; Wellborn & Cothran, 2004; Witt *et al.*, 2006; Wellborn & Broughton, 2008) and interbreeding trials (Wellborn *et al.*, 2005) revealed that they were in fact a cryptic species complex composed of at least seven species (McPeck & Gomulkiewicz, 2005). Cryptic species of *Hyaella* amphipods often live in sympatry at a same site in a water body (Witt *et al.*, 2006; Wellborn & Cothran, 2007). A recent study by Wellborn and Cothran (2007) suggests that *Hyaella* cryptic species can, in some cases, coexist via niche partitioning despite their similar morphologies. For example, these authors found that different *Hyaella* cryptic species had different predation risk and had a different distribution both across a distance-from-shore gradient and a vertical depth gradient. Information is still lacking in the case of the other aspects of their niche.

For simplification, the niche of a species can be conceived as having four main axes: resources, predators, space and time (Chesson, 2000). Studies of coexistence of closely related species via temporal niches are scarce because data are difficult to obtain (Grassle & Grassle, 1977). Yet, since physical, chemical and biological conditions vary with seasons, occupying different temporal niches could be a way to lessen competition for co-occurring species. For amphipods, temporal succession has at least been reported for non-cryptic species of the genus *Gammarus* that live in Danish brackish waters (Kolding and Fenchel, 1979). In other cryptic species complex, it is at least known that *Capitella* polychaetes (Grassle & Grassle, 1977) and cyclical parthenogen monogont rotifers (King & Serra,

1998; Ortells *et al.*, 2003) can exhibit seasonal succession explained to a large extent by differential adaptation to different environmental conditions. However, in all these cases, overlapping periods are also reported, especially for the most morphologically similar species.

This study aims at assessing whether *Hyalella* communities are stable or variable through time in a boreal lake. Stability of the community is defined here as the maintenance of the relative abundance of each species in the community through the open-water season. Specific objectives were to identify and describe the cryptic species in a *Hyalella* community of a boreal lake, to verify the occurrence throughout the season of any morphological differences between the species that could ease their coexistence via niche diversification and to evaluate the temporal variation throughout the open-water season of the relative abundance of each cryptic species in the community.

## **METHODS**

### **Study site and collection of *Hyalella* amphipods**

Amphipods were sampled at the mid of each month from May to November 2007 at a littoral site of the Lac des Baies (48°11'N, 68°39'W), an oligotrophic lake located in Eastern Quebec, Canada, and covering a total area of 569.8 hectares. This site is devoid of macrophytes yearlong and is composed of sandy sediments. Three replicates were collected on areas of about six square-meters having a distance of three meters between them. For each replicate, sediments were kicked during three minutes to suspend the benthos into the

water, and a dip net (500  $\mu\text{m}$  mesh diameter) was swept into the cloud of sediment during that time. Sampling was always performed by the same person to keep the sampling effort constant. Each replicate was preserved in 95% ethanol before sorting in the laboratory for the amphipods. For each replicate, ten amphipods were randomly chosen for morphological and molecular analyses.

### **Morphological analyses**

Each amphipod was first identified under a dissecting microscope as *H. azteca* using the morphological traits described in Bousfield (1973). Then, morphological traits that are known to vary among species of the complex were assessed (Bousfield, 1996; Wellborn and Cothran, 2004; Wellborn *et al.*, 2005). The number of spines on their back was counted, and length was measured following the curve of the body from the first segment of the pereon to the tip of the urosome using a Leica MZ16 A image analyzer (Bannockburn, Illinois, USA) with the Northern Eclipse 6.0 software from Empix Imagin Inc (Mississauga, Ontario, Canada). The total number of segments on the two pairs of antennae was counted as an index of age (adults > 21 segments) (Geisler, 1944; Cooper, 1965). The size and the shape of the second gnathopod were checked to sex the individuals and to verify any difference in size between males of different species. This gnathopod is used by males to guard females before copulation and could be subject to sexual selection (Wellborn, 2000; Wellborn & Bartholf, 2005; Cothran, 2008).

### **Molecular analyses**

Total DNA was extracted using a Quick Extract DNA Extraction Kit from Epicentre Biotechnologies (Madison, Wisconsin, USA). Depending on the size of the individual, a quarter to a half of an amphipod was used for the extraction. A 680-bp fragment of the mitochondrial cytochrome *c* oxidase I (COI) gene was amplified using the LCO1490 and HCO2198 universal primers from Folmer *et al.* (1994). The HCO2198 primer was labeled with HEX fluorescent (AlphaDNA, Montréal, Quebec, Canada). The 25  $\mu$ l polymerase chain reaction (PCR) contained 1  $\mu$ l of DNA template, 2.5  $\mu$ l of 10X PCR buffer, 0.25  $\mu$ M of each primer, 25 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.25  $\mu$ M of each dNTP and 1.5 units of *Taq* DNA polymerase. PCR conditions were 3 min at 94 °C followed by 5 cycles of 60s at 94 °C, 90s at 45 °C and 60s at 72 °C; followed by 35 cycles of 60s at 94 °C, 90s at 51 °C and 60s at 72 °C; followed by 5 min at 72 °C (Biometra Uno-II, Goettingen, Germany).

To discriminate haplotypes, PCR products were run on denaturing gradient gel electrophoresis (DGGE) using a CBS DGGE-4001-Rev.B apparatus (Del Mar, California, USA). Briefly, 30% polyacrylamide (acrylamide: bisacrylamide 37.5: 1), 1 mm thick gels with a linear denaturant gradient of 10 to 100% (where 100% denaturant = 40 % formamide and 7 M urea), were run for 15 h at 120 V in a 60°C bath of 1X TAE buffer (40 mM Tris, 40 mM acetic acid, 1 mM EDTA, pH 7.4). Fluorescent dye-labeled alleles were detected on a FMBIO III fluorescent scanner (Hitachi Software Engineering America Ltd., San Bruno, California, USA) and analyzed using the ImageAnalysis v.3.0.0.21 software (Miraibio, San Francisco, California, USA). Each haplotype found with DGGE was also sequenced using

the LCO1490 primer (McGill University and Génome Québec Innovation Centre, Montréal, Quebec, Canada).

### **COI divergences**

COI sequences were aligned using the CLUSTALW Multiple alignment module in BioEdit version 7.0.9.0 (Hall, 1999). Pairwise sequence divergences among haplotypes were estimated using Kimura's 2-parameter model in *MEGA* version 4 (Tamura *et al.*, 2007). To discriminate cryptic species, we used a species-screening threshold (SST) of 3.75% as calculated by Witt *et al.* (2006) for *H. azteca* populations of the southern Great Basin region of California and Nevada. Note that SSTs and DNA barcoding using COI do not constitute a species concept and must be considered as tools to discriminate biological units corresponding to provisional species that need further investigation (Witt *et al.*, 2006). COI sequences were also compared with other sequences of the *Hyaella* cryptic species complex found on the GenBank database (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>).

### **Temporal variation of haplotypes and species in the community**

To evaluate temporal variation in the community, the relative abundance of each haplotype was compared between months using MANOVA. A separate analysis was also made on the relative abundance of each species using ANOVA. In both analyses, the month was the factor and the relative abundances of each haplotype or species were the dependent variables. Similar analyses were made separately on adults and on juveniles, since different life history traits between cryptic species could foster different proportions for each

haplotype and species in the community of juveniles, especially if one or some haplotypes are not permanent residents of the study site. All statistical analyses were performed on the SAS 9.2 software (SAS Institute Inc, Cary, North Carolina, USA).

We were unable to extract total DNA from the amphipods sampled for this study in September and October 2007 because samples were too degraded during preservation. Instead, we extracted DNA from 30 amphipods sampled with another protocol at the same site and on the same dates but for another study (Chapitre 3). For this study, 150 amphipods were sampled each date on the total area of the three replicates of the present study. Since we did not make replicates, these months were not included into the previous statistical analyses. Instead, to see if the tendency was the same for these months, we pooled the replicates for June, August and November and used  $\chi^2$  –tests including September and October to evaluate temporal variation in the community both for haplotypes and species.

## **RESULTS**

### **Molecular analyses**

Five COI haplotypes were detected at the study site using molecular analyses. Haplotypes 3, 4 and 5 had paired divergences of 1% or below, suggesting that they belonged to the same species (Table 1). Other COI haplotypes had divergences over 20% between them, suggesting the occurrence of three cryptic species: species A (haplotype 1), species B (haplotype 2) and species C (haplotypes 3, 4 and 5) (Table 1).

Comparisons with other sequences found on GenBank revealed that haplotype 1 of the present study was highly related to haplotype 1-5 from clade 1 of Witt *et al.* (2003) (COI divergence = 0.6%), haplotype 2 was highly related to haplotype 6-3 from clade 6 of Witt *et al.* (2003) (COI divergence = 0.8%) and haplotypes 3, 4 and 5 were related to the haplotype from the B Clade of Wellborn & Broughton (2008) occurring in Duck Lake, Michigan (COI divergences varying between 1.0% and 1.8%).

### **Morphological analyses**

All amphipods used in the molecular analyses belonged morphologically to *H. azteca*. No morphological differences were found among haplotypes for any month. All amphipods had two spines on pleon segments 1 and 2. Variation in the size of the second gnathopod for males was detected but was associated with interindividual variation and not with differences between haplotypes. Since some haplotypes were rare, we could not statistically compare body length of each haplotype. However, by visually comparing the mean body length of the most common haplotypes for each month (Fig.1), it can be seen that there was a high overlap in body length for adults and juveniles of these haplotypes for all months.

### **Temporal variation of haplotypes and species in the community**

The month of May was not included in the analyses since not enough amphipods were present at the site. In July, adults were seldom found and juveniles were dominant in the community. Juveniles were mainly present at the site in July and August. Haplotypes 2

and 5 were excluded from the analyses since they were represented only by one or two individuals per month.

No significant variation was observed among months in the relative abundance of each haplotype in the community, both for adults (MANOVA Wilk's  $\lambda = 0.65$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.6378$ ) and juveniles (MANOVA Wilk's  $\lambda = 9.08$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.1008$ ). Both adults and juveniles of haplotypes 3 and 4 were more abundant than haplotype 1 for all months (Fig. 2). This tendency was even stronger for species, since species C is the sum of haplotypes 3 and 4; no significant variation was observed among months in the relative abundance of each species in the community, both for adults (ANOVA  $F = 1.33$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.3318$ ) and juveniles (ANOVA  $F = 0.80$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.4216$ ). Species C was more abundant than species A for all months both for adults and juveniles (Fig. 3).

By including amphipods sampled with the protocol of Dionne *et al.* (Chapitre 3) in September and October, still no significant variation was observed among months in the relative abundance of each haplotype ( $\chi^2 = 12.65$ ,  $df = 8$ ,  $P = 0.1245$ ) and each species ( $\chi^2 = 8.28$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.0820$ ) (Fig. 4 & 5).

## DISCUSSION

### Haplotypes and species identification

Five new COI haplotypes of the *H. azteca* species complex were found in the lac des Baies. Morphological observations undertaken during this study agree with the



morphological descriptions given by Witt *et al.* (2003) and Wellborn & Broughton (2008) for related haplotypes. Body length measurements suggest that all haplotypes belong to the small ecomorph of the *Hyaella* complex (Wellborn *et al.*, 2005; Wellborn & Broughton, 2008). At least some of the cryptic species identified in the present study also have different nuclear genome sizes (Vergilino *et al.*, in prep.), a fact that supports the molecular analyses of the present study with the mitochondrial COI gene. Haplotypes 3 and 4, considered to be COI variants of the same species, do not have significant differences in their genome size while haplotype 2, considered to be another species, has a slightly larger genome size. Further study is needed to assess whether differences occur in life history traits of these species, or if unknown differences exist in their morphologies, physiologies or behaviors.

### **Stability of the community**

No succession in time was observed among the cryptic species of the lac des Baies for the open-water season. Species C was always more abundant than species A and B, so the community appears stable at least during the open-water season. The similarity of the morphological traits observed on the cryptic species for all months coupled with the high overlap in body length suggest that these species coexist with little differences in their ecologies. At least two processes could explain the stable coexistence of species having similar ecological successes. First, their coexistence could be stable on a short-time scale but, in fact, be unstable on a long-time scale. In that case, stochastic events not related to natural selection would slowly drive one species or the other to extinction (Chesson, 2000;

Hubbell, 2001; McPeck & Gomulkiewicz, 2005). Secondly, stable coexistence of species having similar ecological successes is expected if the population growth of one species is more limited by its own density than by the density of the other species (Chesson, 2000). However, to be effective, this type of coexistence requires the existence of niche differences between species. Differences in the niches of the *Hyaella* cryptic species of the lac des Baies are still to be found.

The scales of our study, both in time and space, probably do not suffice to explain completely the stability of the community of *Hyaella* amphipods during the open-water season in the lac des Baies. At least, these scales do not allow us to study the effect of processes related to metacommunities (Leibold *et al.*, 2004; Holyoak *et al.*, 2005; Leibold & Geddes, 2005; Leibold & McPeck, 2006; Wellborn & Cothran, 2007) on the stability of the community. Yet, evidences suggest that migration from other communities in the lake is probably important at least in the formation and in the maintenance of the community throughout a season.

First, migration seems to play an important role in the formation of the community in spring and before winter. In May, amphipods were seldom found at the study site, whereas they were more abundant in June. Since no juvenile was detected before July, this suggests that these new individuals migrated from sites aside to colonize the littoral zone. Indeed, some studies have reported the occurrence of *Hyaella* amphipods at different depths in temperate lakes depending on the season (Mathias, 1971; Kruschwitz, 1978). In winter,

*Hyalella* amphipods would be absent from the littoral zone since water is completely frozen and these animals do not possess any resting stage capable of surviving in these harsh conditions. Mathias (1971) proposed that amphipods migrate to deeper regions of a lake when the littoral zone becomes uninhabitable. This means that when the ice melts, the whole littoral zone of a lake represents many unoccupied patches easy to colonize. One particular patch can be colonized by amphipods from its former community returning from their winter refuge, but also by amphipods from other patches of the lake. In that latter case, the species composition of the community could change from one year to another, especially if little differences exist between species in their dispersal capabilities and in their ecological niches.

Migration from sites aside may also be an important process in the maintenance of the relative abundance of each species in the community during the season. As mentioned by Wellborn & Cothran (2007) and as suggested by our results, the community structure of the study site could be maintained throughout the year via source-sink dynamics, especially via mass effects processes (Shmida & Wilson, 1985; Leibold *et al.*, 2004; Holyoak *et al.*, 2005). In such a system, a species that is a bad competitor in one particular habitat can be rescued from local competitive exclusion by individuals that emigrate from another habitat where this species is a good competitor (Leibold *et al.*, 2004; Holyoak *et al.*, 2005). In the lac des Baies, the fact that species C is always dominant suggests that it could be a specialist of the habitat of our study site. Wellborn & Cothran (2007) reported that their species B (related to our species C) was seldom found in Duck Lake, but that it dominated

in the narrow-edge habitat of Sullivan Lake, a habitat they did not sample in Duck Lake. Species C could be dominant in the narrow-edge habitat because it would be a better competitor for resources than species A and B while being particularly vulnerable to higher predation risk from fish in deeper water (Wellborn & Cothran, 2007). It is likely that the rarer species A and B are outcompeted in this habitat and that their occurrence in the community is only maintained via migration from other habitats where they could be dominant predator-avoidance specialists. As the study site is located on bare sediments, it would be worth comparing its community with communities inhabiting macrophytes located in deeper parts of the lake. In fact, Thomas *et al.* (1997) found genetically distinct populations from the *H. azteca* species complex that had different behaviors depending on whether they inhabited submersed vegetation or roots of emergent vegetation. This suggests the possibility of a strong niche distinction between habitats depending on the substrate.

To conclude, our study showed that cryptic species of *Hyaella* amphipods can coexist throughout a season without any temporal succession between them. One species was always more abundant than the others, suggesting the maintenance of the rarer species at the study site via migration-related processes throughout the open-water season. Our study focused on temporal niches at the scale of the open-water season, but other time-scales would be worthy of further studies. Especially, since some amphipods species are known to have different activities depending of the hour of the day (Mathias, 1971;

Wallace *et al.*, 1975), this would be an interesting trait to compare between *Hyaella* cryptic species.

#### **ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank Richard Cloutier for allowing us to use his equipments for the morphological analyses. Special thanks to Chantal Lacoste, Katherine Gareau, Catherine Ménard and Martin Pelletier for their assistance in the field, and to the Réserve Duchénier personnel for the access in the study site. This work was supported by a grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada to CN and a scholarship from the Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies to KD. This study is a contribution to the research programs of the Centre d'études nordiques and Boréas.

**REFERENCES**

- Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S., Ng P.K.L., Meier R., Winker K., Ingram K.K. & Das I. (2006) Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **22** (3), 148-155.
- Bousfield E.L. (1973) *Shallow-Water Gammaridean Amphipoda of New England*. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Bousfield E.L. (1996) A contribution to the reclassification of neotropical freshwater hyalellid amphipods (Crustacea: Gammaridea, Talitroidea). *Bolletino del Museo Civico di Storia Naturale de Verona*, **20**, 175-224.
- Cooper W.E. (1965) Dynamics and production of a natural population of a fresh-water amphipod, *Hyalella azteca*. *Ecological Monographs*, **35** (4), 377-394.
- Chesson P. (1991) A need for niches? *Trends in Ecology and Evolution*, **6** (1), 26-28.
- Chesson P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review in Ecology and Systematics*, **31**, 343-366.
- Cothran R.D. (2008) Direct and indirect fitness consequences of female choice in a crustacean. *Evolution*, **62** (7), 1666-1675.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R. & Vrijenhoek R. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxydase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **3** (5), 294-299.
- Geisler F.S. (1944) Studies on the postembryonic development of *Hyalella azteca* (Saussure). *Biological Bulletin*, **86**, 6-22.

- Gonzalez E.R. & Watling L. (2002) Redescription of *Hyalella azteca* from its type locality, Vera Cruz, Mexico (Amphipoda: Hyalellidae). *Journal of Crustacean Biology*, **22** (1), 173-183.
- Grassle J.F. & Grassle J.P. (1977) Temporal adaptations in sibling species of *Capitella*. In: *Ecology of Marine Benthos* (Ed B.C. Coull), pp. 177-189. University of South Carolina Press, Columbia, South Carolina, USA.
- Hall T.A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, **41**, 95-98.
- Hargrave B.T. (1970) The utilization of benthic microflora by *Hyalella azteca* (Amphipoda). *The Journal of Animal Ecology*, **39** (2), 427-437.
- Hogg I.D., Larose C., de Lafontaine Y. & Doe K.G. (1998) Genetic evidence for a *Hyalella* species complex within the Great Lakes – St. Lawrence River drainage basin: implications for ecotoxicology and conservation biology. *Canadian Journal of Zoology*, **76**, 1134-1140.
- Holyoak M., Leibold M.A., Mouquet N., Holt R.D. & Hoopes M.F. (2005) Metacommunities – A framework for large-scale community ecology. In: *Metacommunities: Spatial dynamics and ecological communities* (Eds M. Holyoak, M.A. Leibold & R.D. Holt), pp. 1-31. University of Chicago Press, USA.
- Hubbell S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- King C.E. & Serra M. (1998) Seasonal variation as a determinant of population structure in rotifers reproducing by cyclical parthenogenesis. *Hydrobiologia*, **387/388**, 361-372.

- Knowlton K. (1993) Sibling species in the sea. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**, 189-216.
- Kolding S. & Fenchel T.M. (1979) Coexistence and life cycle characteristics of five species of the amphipod genus *Gammarus*. *Oikos*, **33**, 323-327.
- Kruschwitz L.G. (1978) Environmental factors controlling reproduction of the amphipod *Hyaella azteca*. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, **58**, 16-21.
- Leibold M.A. & Geddes P. (2005) El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral*, **15**, 117-129.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzalez A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601-613.
- Leibold M.A. & McPeck M.A. (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, **87** (6), 1399-1410.
- Mathias J.A. (1971) Energy flow and secondary production of the amphipods *Hyaella azteca* and *Crangonyx richmondensis occidentalis* in Marion Lake, British Columbia. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, **28** (5), 711-726.
- McPeck M.A. & Gomulkiewicz R. (2005) Assembling and depleting species richness in metacomunidades: Insights from ecology, population genetics and macroevolution. In: *Metacomunidades: Spatial dynamics and ecological communities* (Eds M. Holyoak, M.A. Leibold & R.D. Holt), pp. 355-373. University of Chicago Press, USA.



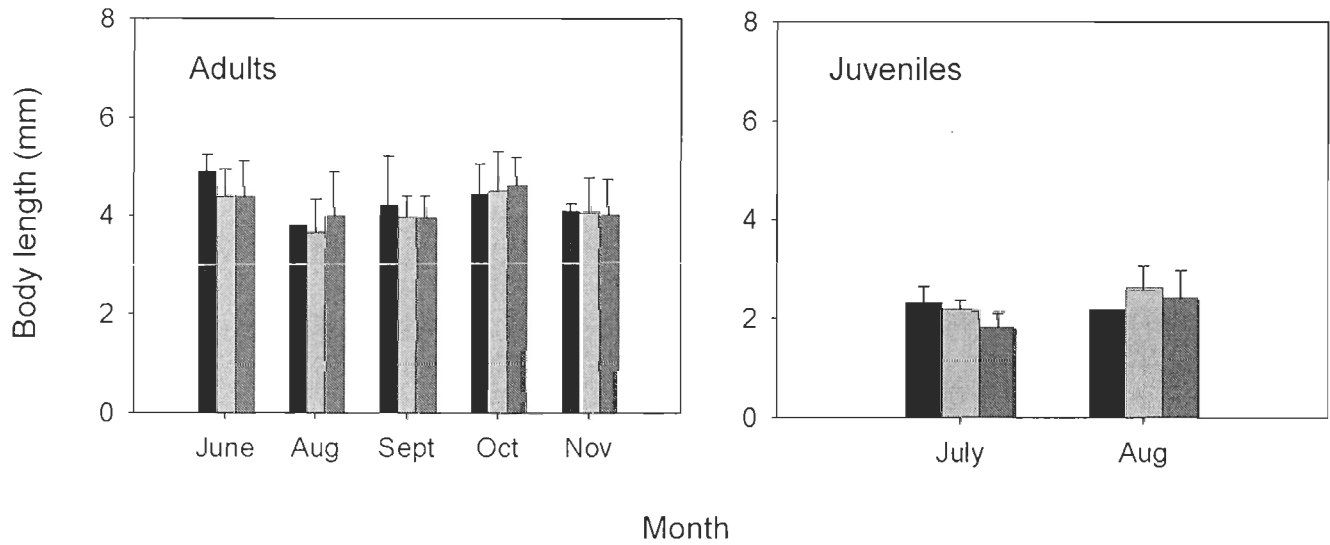
- Ortells R., Gómez A. & Serra M. (2003) Coexistence of cryptic rotifer species: ecological and genetic characterisation of *Brachionus plicatilis*. *Freshwater Biology*, **48**, 2194-2202.
- Sáez A.G. & Lozano E. (2005) Body doubles. *Nature*, **433**, 111.
- Shmida A. & Wilson M.V. (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**, 1-20.
- Smith R.L. & Smith T.M. (2001) *Ecology & field biology*, 6th edn. Benjamin Cummings, USA.
- Strong D.R. Jr. (1972) Life history variation among populations of an amphipod (*Hyaella azteca*). *Ecology*, **53** (6), 1103-1111.
- Tamura K., Dudley J., Nei M. & Kumar S. (2007) MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution*, **24**, 1596-1599.
- Thomas P.E., Blinn D.W. & Keim P. (1997) Genetic and behavioural divergence among desert spring amphipod populations. *Freshwater Biology*, **38**, 137-143.
- Wallace R.R., Hynes H.B.N. & Kaushik N.K. (1975) Laboratory experiments on factors affecting the activity of *Gammarus pseudolimnaeus* Bousfield. *Freshwater Biology*, **5**, 533-546.
- Wellborn G.A. (2000). Selection on a sexually dimorphic trait in ecotypes within the *Hyaella azteca* species complex (Amphipoda: Hyalellidae). *The American Midland Naturalist*, **143**, 212-225.

- Wellborn G.A. & Bartholf S.E. (2005). Ecological context and the importance of body and gnathopod size for pairing success in two amphipod ecomorphs. *Oecologia*, **143**, 308-316.
- Wellborn G.A. & Broughton R.E. (2008) Diversification on an ecologically constrained adaptative landscape. *Molecular Ecology*, **17**, 2927-2936.
- Wellborn G.A. & Cothran R.D. (2004) Phenotypic similarity and differentiation among sympatric cryptic species in a freshwater amphipod complex. *Freshwater Biology*, **49**, 1-13.
- Wellborn G.A. & Cothran R.D. (2007) Niche diversity in crustacean cryptic species: complementarity in spatial distribution and predation risk. *Oecologia*, **154**, 175-183.
- Wellborn G.A., Cothran R. & Bartholf S. (2005) Life history and allozyme diversification in regional ecomorphs of the *Hyaella azteca* (Crustacea: Amphipoda) species complex. *Biological Journal of the Linnean Society*, **84**, 161-175.
- Witt J.D.S. & Hebert P.D.N. (2000) Cryptic species diversity and evolution in the amphipod genus *Hyaella* within central glaciated North America: a molecular phylogenetic approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**, 687-698.
- Witt J.D.S., Blinn D.W. & Hebert P.D.N. (2003) The recent evolutionary origin of the phenotypically novel amphipod *Hyaella montezuma* offers an ecological explanation for morphological stasis in a closely allied species complex. *Molecular Ecology*, **12**, 405-413.

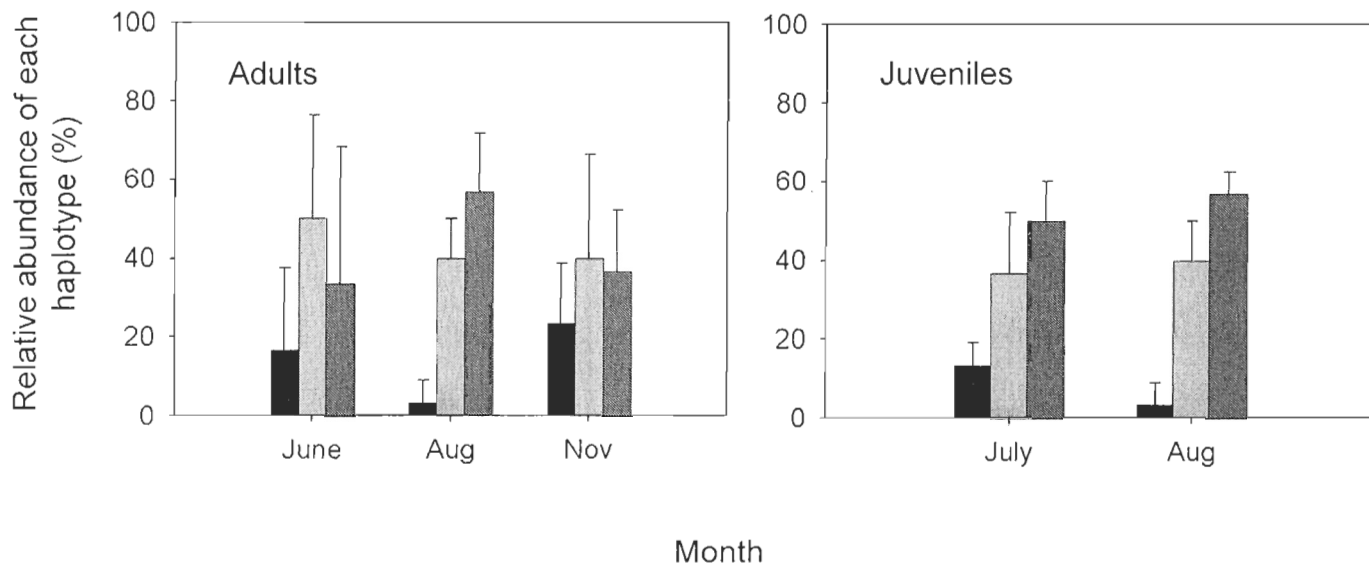
Witt J.D.S., Threlloff D.L. & Hebert P.D.N. (2006) DNA barcoding reveals extraordinary cryptic diversity in an amphipod genus: implications for desert spring conservation. *Molecular Ecology*, **15**, 3073-3082.

Table 1. Percentage sequence divergences at COI between each pair of haplotypes.

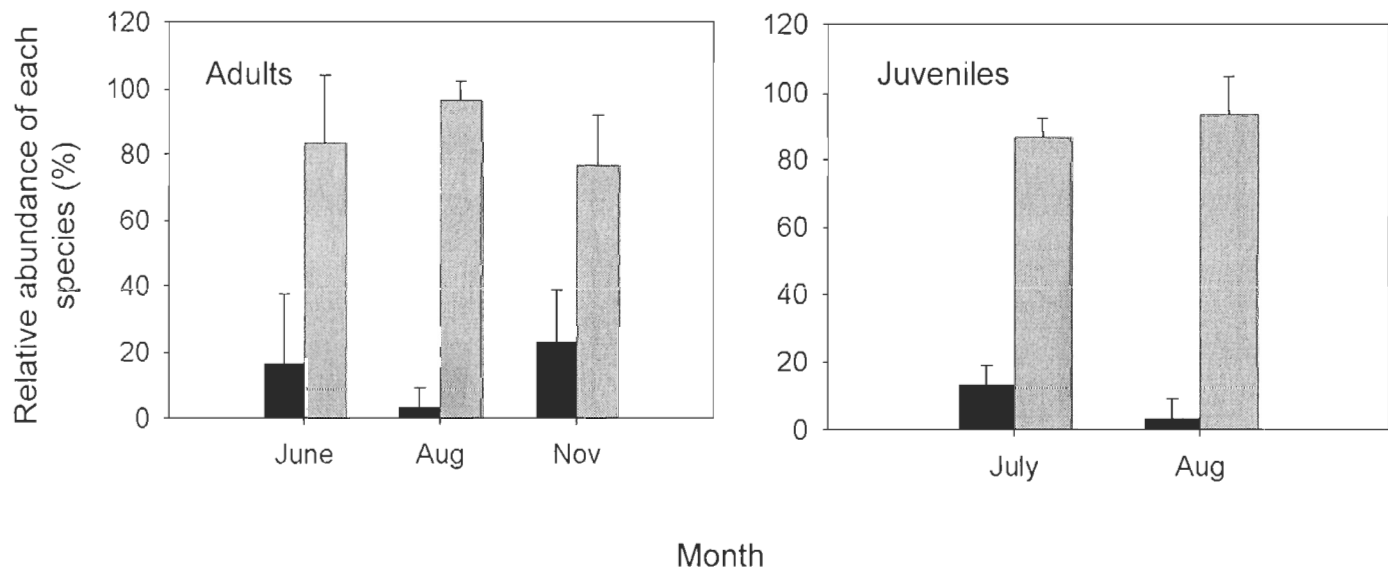
Haplotypes	1	2	3	4
2	25.9			
3	22.3	20.6		
4	22.9	20.3	0.8	
5	23.2	20.4	1.0	1.0



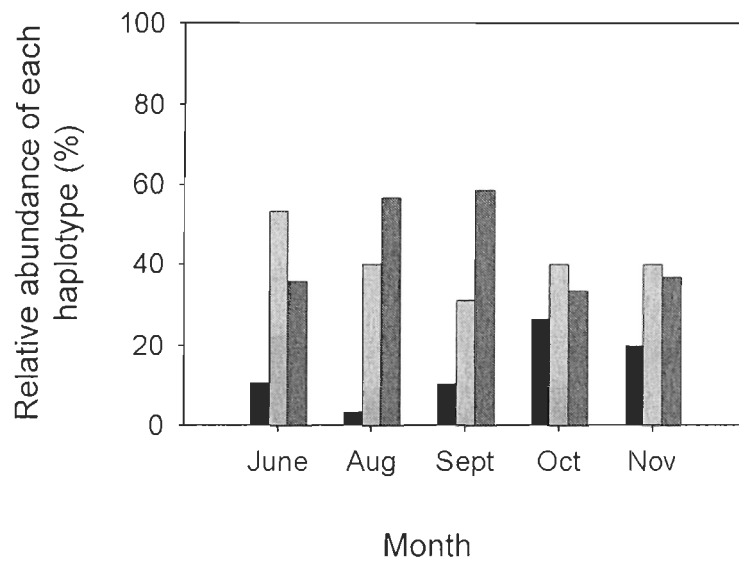
**Fig. 1** Body length of *Hyalella* amphipods of each COI haplotype for adults and juveniles for all months (haplotype 1 (black), haplotype 3 (light grey) and haplotype 4 (dark grey)) (mean  $\pm$  standard deviation, where relevant).



**Fig. 2** Monthly relative abundance of each COI haplotype for adults and juveniles (haplotype 1 (black), haplotype 3 (light grey) and haplotype 4 (dark grey)) (mean  $\pm$  standard deviation).

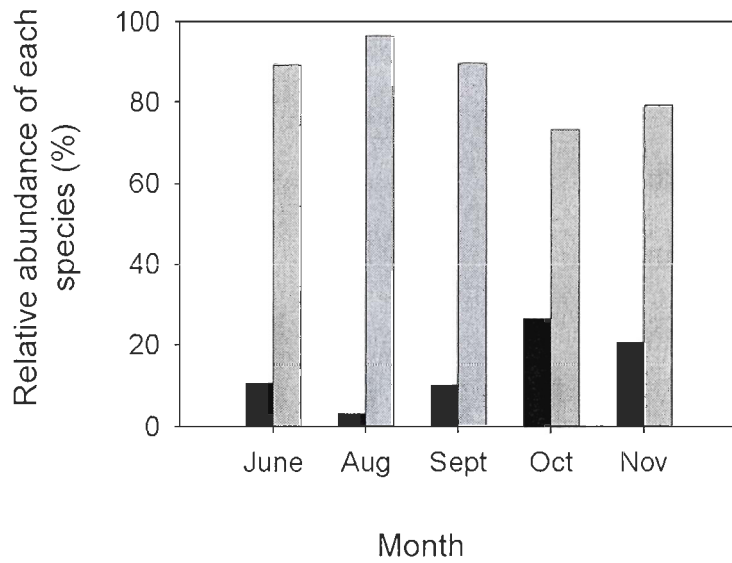


**Fig. 3** Monthly relative abundance of species A (black) and species C (light grey) for adults and juveniles (mean  $\pm$  standard deviation).



**Fig. 4** Monthly relative abundance of each COI haplotype for the community of adults for 30 individuals (haplotype 1 (black), haplotype 3 (light grey) and haplotype 4 (dark grey)).





**Fig. 5** Monthly relative abundance of species A (black) and species C (light grey) for the community of adults for 30 individuals.





### CHAPITRE 3

#### DETRITUS UTILIZATION BY *HYALELLA AZTECA* IN THE LITTORAL ZONE OF A TEMPERATE LAKE: EFFECTS OF DETRITUS TYPE AND SEASON

Kaven Dionne<sup>1</sup>, François Charles<sup>2</sup> et Christian Nozais<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Département de Biologie et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300, Allée des Ursulines, Rimouski, Canada G5L 3A1

<sup>2</sup>CNRS, UMR 7621, LOBB, Observatoire Océanologique, F-66651 Banyuls/mer, France

#### RÉSUMÉ

Dans la zone littorale des lacs, les macro-invertébrés benthiques sont un lien important entre la matière organique détritique et les niveaux trophiques supérieurs tels que les poissons et les oiseaux. Plusieurs facteurs reliés aux conditions environnementales, au type de détritiques et aux macro-invertébrés benthiques peuvent affecter les taux auxquels les macro-invertébrés benthiques utilisent les détritiques. Puisque plusieurs de ces facteurs varient de façon saisonnière, on peut s'attendre à ce que les macro-invertébrés benthiques modifient leurs taux de consommation sur les détritiques selon la saison. Or, aucune étude n'a encore mesuré directement les taux de consommation des macro-invertébrés benthiques sur les détritiques à différentes périodes de l'année en zone littorale lacustre. L'objectif de ce troisième chapitre est donc de vérifier si les macro-invertébrés benthiques de la zone littorale d'un lac boréal peuvent modifier leurs taux d'ingestion et d'absorption sur les détritiques en fonction du type de détritiques et de la saison. Pour ce faire, nous avons mesuré le taux d'ingestion spécifique, le taux d'absorption spécifique et l'efficacité d'absorption d'amphipodes du complexe *Hyaella azteca* en utilisant une approche gravimétrique. Dans un premier temps, nous avons comparé ces taux entre des détritiques de différentes origines qui sont accessibles aux macro-invertébrés benthiques de la zone littorale des lacs au cours de l'année : du périphyton et des feuilles de bouleau blanc et d'aulne rugueux préalablement conditionnées. Dans un second temps, nous avons comparé les taux spécifiques d'ingestion et d'absorption pour plusieurs mois de l'année en utilisant des amphipodes récoltés sur le terrain auxquels nous avons fourni des feuilles conditionnées de bouleau blanc et d'aulne rugueux. Le principal facteur affectant les taux d'ingestion et d'absorption des détritiques par les amphipodes serait le type de détritiques. En particulier, la résistance qu'offrent les détritiques à l'ingestion des amphipodes semble plus importante que la valeur nutritive des détritiques. Les amphipodes ont aussi changé leur taux d'ingestion et d'absorption durant la saison. Ces taux étaient plus importants aux mois d'octobre et de septembre. Ces changements pourraient être associés avec les différents stades de cycle de vie des amphipodes et/ou avec une réponse compensatoire des amphipodes face à un changement dans la nourriture disponible dans leur milieu.

**ABSTRACT**

Benthic macroinvertebrates are an important link between organic detritus and fish and birds in the littoral zone of lakes. Many factors related to environmental conditions, to detritus type and to benthic macroinvertebrates vary with seasons and affect feeding rates of benthic macroinvertebrates on detritus. Nevertheless, to our knowledge, no study has ever compared feeding rates of benthic macroinvertebrates on detritus at different periods of the year in the littoral zone of lakes. The objective of our study was to verify if benthic macroinvertebrates from the littoral zone of a boreal lake could modify their ingestion and absorption rates in function of the detritus type and the season. To do so, we measured specific ingestion and absorption rates for *Hyalella* amphipods feeding on periphyton and on conditioned leaves of white birch and rough alder at different periods of the year using a gravimetric approach. We found that the main factor affecting feeding rates of *Hyalella* amphipods was the detritus type. In particular, the toughness of a given detritus affected more the ingestion of amphipods than its nutritive value. Amphipods also changed their ingestion and absorption rates during the season. These changes could be associated with the different life cycle stages of *Hyalella* amphipods and/or with a compensatory feeding trade-off to face changes in the food available with season.

## INTRODUCTION

In aquatic ecosystems, a great part of the primary production is only available to consumers when it becomes part of the detrital pool (Wetzel 2001). Detritus is defined as any form of non living organic matter, including different types of plant and animal tissues, dead microbes, feces and products secreted, excreted or exuded by organisms (Moore *et al.* 2004). Since it is located at the frontier of two ecosystems, the littoral zone of a lake receives two kinds of organic detritus: those coming from the lake itself (autochthonous detritus) and those coming from the riparian zone (allochthonous detritus) (Webster & Benfield 1986, Smith & Smith 2001, Wetzel 2001). Autochthonous detritus are derived from primary producers and higher trophic levels consumers both from the benthic and the pelagic zones of the lake (Wetzel 2001). In lakes not or weakly affected by anthropogenic perturbations, allochthonous detritus correspond to decaying leaves, dead trees, twigs, bark, seeds and flowers (Anderson & Cummins 1979, Anderson & Sedell 1979, Cummins & Klug 1979, Wong *et al.* 1998).

In the littoral zone of lakes, benthic macroinvertebrates are responsible for a great part of the recycling of organic detritus and provide an important link between this organic matter and higher trophic levels such as fish and birds (Bohanan & Johnson 1983, Newman 1991, France 1993, Wetzel 2001). Many factors related to environmental conditions, to detritus type and to benthic macroinvertebrates affect rates at which benthic macroinvertebrates consume detritus.

Environmental conditions influence rates at which benthic macroinvertebrates feed on detritus. Temperature, for instance, is probably the most important and well-documented environmental condition affecting feeding rates of benthic macroinvertebrates. In ecosystems, temperature directly controls the rate at which chemical reactions happen, including biochemical reactions from the metabolism of all organisms (Hochachka & Somero 1984, Smith & Smith 2001). Thus, temperature influences energetic needs of benthic macroinvertebrates and the rates at which they ingest and digest their food (Anderson & Cummins 1979, Panov & McQueen 1998). Many studies quantified the direct effects of temperature on feeding rates of benthic macroinvertebrates on detritus (Marchant & Hynes 1981, Bird & Kaushik 1985, Leppänen & Kukkonen 1998, Lozano *et al.* 2003). In general, there is a temperature at which feeding rates and metabolic costs are optimized (Panov & McQueen 1998). Below this temperature, enzymatic activities of the metabolism are slowed down; above this temperature, enzymes gradually break down and become inactive. In both cases, feeding rates of benthic macroinvertebrates decrease (Panov & McQueen 1998, Smith & Smith 2001).

In temperate regions, temperature and photoperiod vary periodically with seasons. These environmental conditions directly influence the life cycle of benthic macroinvertebrates and food quantity and quality available in their habitat (Anderson & Cummins 1979). First, temperature and photoperiod are cues activating or inhibiting some of the life cycle activities of benthic macroinvertebrates, including reproduction, growth or lipid storage (de March 1977, 1978, Kruschwitz 1978, Panov & McQueen 1998). Second,

temperature and photoperiod directly control primary production levels, which influence both seasonal food quantity and quality available for benthic macroinvertebrates. During periods of high autochthonous primary productivity (e.g., during the ice-free season), periphyton can be the major food component available to benthic macroinvertebrates (Jonasson & Adalsteinsson 1979, Harrison & Hildrew 1998, Liboriussen & Jeppesen 2003). In autumn, decaying leaves fallen from the trees of the riparian zone are an important energy supply for benthic macroinvertebrates (Kaushik & Hynes 1971, Rau 1976, Anderson & Sedell 1979, Oertli 1993, Graça 2001, Lecerf *et al.* 2005, Baldy *et al.* 2007).

The effects of the detritus type on feeding rates of benthic macroinvertebrates has been the subject of many studies in freshwater ecosystems (Anderson & Cummins 1979). In general, macroinvertebrates try to forage on foods that maximize their energy or nutrients intakes while minimizing their handling costs (Anderson & Cummins 1979, Stephens & Krebs 1986). When facing a food that has low nutritive value, benthic macroinvertebrates may increase their feeding rates to maintain a constant energy intake, may decrease their other energetic costs or may search another more nutritive food (Anderson & Cummins 1979, Graça *et al.* 1993b, Cruz-Rivera & Hay 2000). Among *factors affecting the nutritive value of a detritus or its handling costs* for benthic



macroinvertebrates feeding (Anderson & Cummins 1979, Camacho & Thacker 2006), the presence of chemical components that inhibit herbivores feeding (Rowell & Blinn 2003), the level of conditioning (colonization and exploitation processes of a detritus by microbial communities) (Bärlocher & Kendrick 1975b, Golladay *et al.* 1983, Kulesza & Holomuzki 2006) and the species of microbes that are conditioning the detritus (Bärlocher & Kendrick 1973, Bärlocher & Kendrick 1975a, Bärlocher 1985, Arsuffi & Suberkropp 1989, Graça *et al.* 1993a, Graça 2001).

Many factors related to benthic macroinvertebrates also affect their feeding rates on detritus. First, different species of benthic macroinvertebrates do not have the same energy and nutrients requirements and they have different feeding strategies to acquire their food (Anderson & Cummins 1979, Cummins & Klug 1979). For instance, many studies have shown that different benthic macroinvertebrates species affected by the same environmental conditions do have different feeding rates on the same food (Herbst 1982, Bird & Kaushik 1985, Arsuffi & Suberkropp 1989, Graça *et al.* 1993a & b). Additionally, individuals of the same species that have different body masses or that have reached different stages of their life cycle do not have the same energy and nutrients requirements and do not spend their energy on the same activities. For example, immature individuals or mature individuals that are not reproducing spend usually more energy on their growth than individuals that are reproducing (de March 1978, Panov & McQueen 1998). Different feeding rates on detritus have been measured on individuals that have reached different life cycle stages (Gonzalez & Graça 2003, Lozano *et al.* 2003). However, the effect of life cycle stage is seldom taken

into account in field studies of detritus utilization because it interacts with temperature, and both these factors vary with season (Anderson & Cummins 1979).

Since temperature, food quantity and quality and the life cycle stage of benthic macroinvertebrates all vary with season and affect the physiology of benthic macroinvertebrates, we can expect that benthic macroinvertebrates modify their feeding rates on detritus according to season. Nevertheless, to our knowledge, no study as ever measured the feeding rates of benthic macroinvertebrates on detritus in the littoral zone of a lake at different periods of the year. The main goal of our study was to verify if benthic macroinvertebrates could modify their ingestion and absorption rates during a season in the littoral zone of a boreal lake. To do so, we measured the specific ingestion rate (SIR), the specific absorption rate (SAR) and the absorption efficiency (AE) of *Hyaella* amphipods from a natural population using a gravimetric approach. First, we compared these rates among detritus of different types that are available to benthic macroinvertebrates during the year in the littoral zone of lakes: periphyton and conditioned leaves of white birch (*Betula papyrifera* Marsh) and of rough alder (*Alnus rugosa* Spreng). Periphyton refers to microbial communities growing on aquatic substrata and includes microscopic algae, bacteria and fungi (Stevenson 1996), while white birch and rough alder are the two most common deciduous trees at the study site. Second, to assess the effect of season on their detritus utilization, we measured these rates monthly on conditioned leaves for amphipods sampled in the field. Temperature and food quantity and quality were controlled during experiments

to exclude their direct effects on physiology and feeding rates of benthic macroinvertebrates.

## **MATERIAL AND METHODS**

### **Animals and study site**

Amphipods of the *Hyalella azteca* (Saussure) species complex are epibenthic crustaceans nearly ubiquitous in permanent freshwaters of North America, Central America and of the Northern part of South America (Bousfield 1996, Smith 2001). They are considered to be omnivorous detritivores living in macrophytes communities, onto sediments and onto organic debris (Cooper 1965, Hargrave 1970, Strong 1972). They can reach densities as high as 17 000 individuals m<sup>-2</sup> (Alcocer *et al.* 1998). Since the last decade, molecular evidences have shown that *H. azteca* is in fact a complex of cryptic species often living in sympatry (Hogg *et al.* 1998, Witt & Hebert 2000, Wellborn & Cothran 2007). Different cryptic species could have different ingestion and absorption rates. However, since the structure of the *Hyalella* community at the study site was stable through the year and that one species was always dominant (Chapitre 2), we assume that this factor will not affect greatly the results of our experiments.

Experiments were conducted from August to November 2007 at the mid-point of each month. Each time, amphipods were sampled using a dip net (mesh size = 500 µm) at a littoral site of the Appalachian Lac des Baies (48°11'N, 68°39'W), an oligotrophic lake located in the Réserve Duchénier in Eastern Quebec, Canada. The site is devoid of

macrophytes yearlong and has sandy sediment. Prior to experiments, each amphipod was identified morphologically as *H. azteca* as described in Bousfield (1973) using a dissecting microscope. Only adults were used in the experiments (size range: 2.03 – 7.58 mm, from the first segment of the pereon to the tip of the urosome). After identification, amphipods were randomly distributed among acclimating chambers (transparent plastic cylinders (diameter: 60 mm, height: 70 mm) containing 60 ml of filtered water) and acclimated 48 h to the experimental conditions in a temperature-controlled room. During this period, they were fed upon the same food type as during the experiments. The temperature-controlled room was maintained in darkness and at a temperature of 15°C during acclimation and experiments.

### **Food preparation**

Conditioned leaves of white birch and of rough alder and periphyton were used as food for the experiments. Leaves of white birch and of rough alder were sampled on trees (fresh leaves) and on the ground (dead leaves) in June 2007 at the site from which amphipods had been collected. While avoiding the main veins, discs were cut from the fresh leaves with a cork borer (disc size = 1.3 cm) and dried for four days at 60 °C. To enable their conditioning by bacteria and fungi, the discs were placed in a bag with a mesh size of 1 mm and incubated in aerated filtered lake water while being in contact with the dead leaves for three weeks. The water was filtered on nitrocellulose filters (nuclepore = 0.22 µm) before its use for conditioning and for the experiments. After the incubation period, the discs were sponged up with absorbent paper and dried 24 h at 60 °C. After the

drying period, the discs were preserved at -20 °C until their utilization. Periphyton was collected in August 2007 on submerged rocks, rinsed with distilled water, rid of invertebrates and dried 24 h at 60 °C before the experiment.

### **Total hydrolysable amino acids and enzymatically hydrolysable amino acids**

In order to estimate the digestibility of each food for *Hyalella* amphipods, the ratio of enzymatically hydrolysable amino acids (EHAA) and total hydrolysable amino acids (THAA) was calculated. THAA were extracted following the protocol described in Charles *et al.* (2005). Dry ground food (15 mg) was submitted to a strong acid hydrolysis (500 µl of 6N HCl, 100 °C, 24 h, under vacuum). Subsamples of the hydrolysates (0.4 ml) were neutralized with 0.4 ml of 6N NaOH and buffered with 0.8 ml of H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> (0.4 M, pH=8). Fluorescent derivatives were obtained by adding 6 µl of an orthophthaldialdehyde solution (125 mg in 2.5 ml of methanol and 0.125 ml of mercaptoethanol) and 400 µl of H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> to 100 µl of samples. Compounds separation was performed by reverse phase high performance liquid chromatography on a Gynkotek-Dionex system equipped with a microsorb reverse phase C18 column (250 x 4.6 mm, Varian). Nonlinear binary gradients of methanol-acetate buffer were used with a constant flow rate of 1 ml min<sup>-1</sup> (total run time was 60 min). The isoindole derivatives were detected by fluorescence at 450 nm using an excitation wavelength of 335 nm. Amino acid identification and quantification were achieved by comparing retention times and peak areas of a standard amino acids solution to samples. The amino acid standard solution was prepared from the SIGMA AAS18 mixture and 8 individual amino acids. The concentrations of 14 amino acids were calculated and

expressed as weight per weight of detritus. Note that tryptophane and cysteine are not quantified by this method; the former is destroyed during the hydrolysis step and the latter produces derivatives with minimal fluorescence. Aspartic acid and glutamic acid peaks include the contribution of the corresponding deaminated amino acids, glutamine and asparagines.

EHAA were extracted following the biomimetic approach proposed by Mayer *et al.* (1995). Briefly, 100 mg of dry ground food was poisoned with 1 ml of a solution containing two inhibitors of bacterial active transport systems (0.1 M sodium arsenate and 0.1 mM pentachlorophenol, within a pH 8 sodium phosphate buffer). This mixture was incubated 1 h at room temperature. Proteinase K solution (100  $\mu$ l, concentration: 1 mg ml<sup>-1</sup>) was then added and the samples were incubated 6 h at 37 °C. Thereafter, samples were centrifuged to discard remaining particulate material. Pure trichloroacetic acid (75  $\mu$ l) was added to 750  $\mu$ l of supernatant to precipitate macromolecules, as these are considered to be not absorbed by macroinvertebrates during digestion. Supernatant (750  $\mu$ l) was then hydrolysed and processed as described for THAA. In addition, a blank was carried out to account for the possible degradation of the enzyme. EHAA were quantified using the same procedure described for THAA. EHAA/THAA ratios were expressed in percentage. It is assumed that a food that has a high EHAA/THAA ratio is easily digested by amphipods. These analyses were performed only for periphyton and conditioned alder leaves, since not enough material was available for conditioned birch leaves.

### **Gravimetric experiments**

The effect of detritus type on the feeding rates of amphipods was tested in August 2007 using detritus derived from periphyton, conditioned rough alder leaf discs and conditioned white birch leaf discs. The effect of season on the feeding rates of amphipods was tested monthly from August to November 2007 using conditioned rough alder leaf discs and conditioned white birch leaf discs. Periphyton was not used for these latter tests since it is unstable during preservation (K. Dionne, personal observation).

For each experiment, experimental chambers (transparent plastic cylinders identical to acclimating chambers and containing 60 ml of filtered water) each containing a single food type were distributed randomly in the temperature-controlled room. For each food type, five chambers contained a pre-weighed disc (for leaves) or known mass (for periphyton) in the presence of ten amphipods, and five chambers contained the food alone as controls to assess the mass lost by the food itself during the experiment. Prior to experiments, frozen leaf discs were dried 24 h at 60 °C, then these leaf discs and periphyton were placed 12 h in their respective experimental chamber to rehydrate. Four hours before the experiments, food was removed from the acclimating chambers to allow amphipods to empty their guts. During the experiment, amphipods were placed in the experimental chambers in the temperature-controlled room and were allowed to feed 12 h. After the experiments, amphipods were transferred for 4 h in corresponding clean acclimating chambers free of food to empty their guts. After this period, amphipods were identified individually and preserved in 95% ethanol for later measurements. Feces produced by the

amphipods in the experimental chamber during the experiment and in the acclimating chamber after the experiment were discriminated from food and from sloppy feeding coarse particles using a dissecting microscope and were filtered onto pre-weighed Whatman GF/F filters. Coarse particulate organic matter was sorted and included with the mass of the food and fine particulate organic matter was included on the filter with the mass of feces. Food and feces were then placed to dry 24 h at 60 °C before being weighed on a UMX2 microbalance from Mettler-Toledo. Since periphyton is fragile, it was placed onto pre-weighed Whatman GF/F filters before the drying.

#### **Mass loss in chambers with amphipods vs. control chambers**

For each experiment, the mass lost by the food in each experimental chamber was first calculated by subtracting the dry mass of the food after the experiment from the dry mass of the food before the experiment. To make sure that amphipods had indeed an impact on the mass loss of the food during the experiments, mass losses were compared between control chambers and chambers that contained amphipods for each experiment.

For the experiment on the effect of detritus type on feeding rates of amphipods, mass losses were compared between control chambers and chambers that contained amphipods for all food types. One-way ANOVA was used for conditioned alder leaves and one-way ANOVAs on the ranks of the data were used for conditioned birch leaves and periphyton, as the normality assumption of parametric ANOVA was not respected.



For the experiment on the effect of the season on feeding rates of amphipods, mass losses were compared for all months between control chambers and chambers that contained amphipods for conditioned alder leaves and conditioned birch leaves using two-way ANOVAs on the ranks of the data, as the normality assumption of parametric ANOVA was not respected.

### **Assessment of the body mass of amphipods**

The mean length of adult amphipods in the population varies through the year (Chapitre 1). Since body size has an impact on ingestion rate, the body mass of each amphipod used in the experiments was estimated to allow the calculation of the specific ingestion and absorption rates. First, each amphipod was photographed using a Leica MZ16 A images analyzer. Body length (from first segment of the pereon to the tip of the urosome following the body curve) was measured using the Northern Eclipse 6.0 software from Empix Imagin Inc. For each month, 40 amphipods chosen randomly were dried 24 h at 60°C and desiccated 2 h before being weighed with the microbalance. For each month, a linear model was constructed using the log-transformed dry mass of these 40 amphipods as a function of their log-transformed length to predict the dry mass of the remaining amphipods (Panov & McQueen 1998).

The body length and dry mass of invertebrates can change after their conservation in a preservation solution (Johnston & Cunjak 1999). Lasenby *et al.* (1994) found that the total body length of *Chaoborus punctipennis* increases rapidly during the first hours of

conservation in a 70% ethanol solution to finally reach a total body length 11% bigger after some days. The effect of 95% ethanol on the body dimensions of *Hyaella* amphipods has never been studied. However, since amphipods have been preserved six months prior to measurements, we assumed that their body length and mass had stabilized if changes occurred and that the biases caused by preservation should be constant.

### **Specific ingestion and absorption rates and absorption efficiency**

In our study, ingestion is defined as the food intake by animals and absorption is defined as the passage of food across the wall of their guts (Penry 1998, He & Wang 2006). For each food type in each experiment, the mean of the mass lost by the food in the control chambers was calculated and used as a correction factor (CF) to account for the dry mass lost by the food itself during the experiment for the chambers exposed to the amphipods. For each experimental chamber, the specific ingestion rate (SIR) was calculated by subtracting the CF from the dry mass lost by the food in the chambers with the amphipods, and by dividing the result by the total dry mass of the amphipods in the experimental chamber. The specific absorption rate (SAR) was calculated by also subtracting the dry mass of feces in the previous subtraction. Absorption efficiency (AE) is defined as the fraction of ingested products that is taken up across the gut wall (He & Wang 2006) and was obtained by dividing the SAR by the SIR.

For the experiment on the effect of detritus type on feeding rates of amphipods, one-way ANOVAs with the food type as the factor were used to verify the variations of SIR,

SAR and AE of amphipods. For SAR, ANOVA was performed on the ranks of the data, as the normality assumption of parametric ANOVA was not respected.

For the experiment on the effect of the season on feeding rates of amphipods, two-way ANOVAs with the month and the food type as factors were used to verify the variations of SIR, SAR and AE of amphipods. For SAR and AE, ANOVAs were performed on the ranks of the data, as the normality assumption of parametric ANOVA was not respected. Tukey multiple-comparison test was used each time a significant difference was detected.

All statistical analyses were performed on the SAS 9.2 software.

## **RESULTS**

### **Assessment of the body mass of amphipods**

All linear models predicted significantly body mass from body length (August: slope = 0.6487,  $r^2 = 0.75$ ,  $P < 0.0001$ ; September: slope = 0.2790,  $r^2 = 0.29$ ,  $P = 0.0003$ ; October: slope = 0.4505,  $r^2 = 0.52$ ,  $P < 0.0001$ ; November: slope = 0.4962,  $r^2 = 0.35$ ,  $P < 0.0001$ ).

### **Total hydrolysable amino acids and enzymatically hydrolysable amino acids**

EHAA/THAA ratio was 34.7% for periphyton and 8.6% for conditioned alder leaves.

### **Mass loss in chambers with amphipods vs. control chambers**

For the experiment on the effect of detritus type on the feeding rates of amphipods, one-way ANOVA showed that conditioned alder leaves in the presence of amphipods lost significantly more mass than conditioned alder leaves alone in the controls (ANOVA  $df = 1$ ,  $F = 11.63$ ,  $P = 0.0092$ ). One-way ANOVAs on the ranks of the data showed that it was also the case for conditioned birch leaves (ANOVA  $df = 1$ ,  $F = 25.00$ ,  $P = 0.0011$ ) and for periphyton (ANOVA  $df = 1$ ,  $F = 25.00$ ,  $P = 0.0011$ ).

For the experiment on the effect of the season on the feeding rates of amphipods, two-way ANOVAs on the ranks of the data showed that food in the presence of amphipods lost significantly more mass than food alone in the controls for all months (August: ANOVA  $df = 1$ ,  $F = 54.35$ ,  $P < 0.0001$ ; September: ANOVA  $df = 1$ ,  $F = 54.95$ ,  $P < 0.0001$ ; October: ANOVA  $df = 1$ ,  $F = 120.48$ ,  $P < 0.0001$ ; November: ANOVA  $df = 1$ ,  $F = 120.48$ ,  $P < 0.0001$ ).

### **Specific ingestion and absorption rates and absorption efficiency**

For the experiment on the effect of detritus type on the feeding rates of amphipods, one-way ANOVA showed that SIR differed significantly among food types (ANOVA  $df = 2$ ,  $F = 6.61$ ,  $P = 0.0116$ ). Tukey multiple-comparison test showed that SIR was significantly higher for periphyton than for conditioned alder leaves; however, SIR on conditioned birch leaves was not significantly different of both SIR on periphyton and on conditioned alder leaves (Fig. 1). For SAR, one-way ANOVA on the ranks of the data showed that it differed

significantly among food types (ANOVA  $df = 2$ ,  $F = 19.00$ ,  $P = 0.0002$ ). Tukey multiple-comparison test showed that SAR was significantly higher when amphipods were feeding on periphyton than on conditioned birch leaves, and that their SAR was significantly higher when they were feeding on conditioned birch leaves than on conditioned alder leaves (Fig. 1). Finally, one-way ANOVA showed that AE differed significantly among food types (ANOVA  $df = 2$ ,  $F = 4.99$ ,  $P = 0.0265$ ). Tukey multiple-comparison test showed that AE was significantly higher for periphyton than for conditioned alder leaves; however, AE on conditioned birch leaves was not significantly different of both AE on periphyton and on conditioned alder leaves (Fig. 2).

For the experiment on the effect of the season on the feeding rates of amphipods, two-way ANOVA showed that SIR differed significantly between food types and among months of the experiment, and that it was more affected by the food type than by the month of the experiment (Table I). Tukey multiple-comparison test showed that SIR was significantly higher for conditioned birch leaves than for conditioned alder leaves (Fig. 3). SIR was also significantly higher in September and October than in November and August. For SAR, Two-way ANOVA on the ranks of the data showed that it differed significantly among months, but not between food types (Table II). Tukey multiple-comparison test showed that SAR was significantly higher in October and September, but SAR of September was not significantly different from SAR of August, itself not significantly different from SAR of November, which was by far the lowest (Fig. 3). Finally, Two-way ANOVA on the ranks of the data showed that AE differed significantly among months, but

not between food types (Table III). Tukey multiple-comparison test showed that AE was significantly higher in October, August and September, but AE of September was not significantly different from AE of November (Fig. 4).

## DISCUSSION

### Effect of detritus type

During our experiments on the effect of season, food type was the most important factor to affect SIR of *Hyaella* amphipods. During our experiment on the effect of detritus type, periphyton was the most ingested food, followed by conditioned birch leaves and conditioned alder leaves, respectively. SIR of *Hyaella* amphipods probably reflects primarily their easiness to tear and to consume a given food. For example, periphyton is considered to be a soft and easy food to eat for *Hyaella* amphipods (Hargrave 1970). Comparatively, leaves are generally a hard food to shred and often require colonization by fungi and bacteria to become softer (Kaushik & Hynes 1971, Bärlocher & Kendrick 1975b, Anderson & Cummins 1979, Bärlocher 1985, Graça 2001). This would be especially the case for alder leaves since they presented more conducting and supporting tissues and appeared less degraded after three weeks of conditioning than birch leaves. For both leaf types, amphipods tended to skeletonized leaf discs that were offered to them during acclimation because they did not consume veins, probably because they are an important obstacle to their feeding. Ingestion rate of *Hyaella* amphipods seems particularly impeded by the structural defenses of their food. For example, it has been shown that the structural

defenses of the cyanobacterium *Lyngbia wollei* were more problematic to *Hyaella* amphipods feeding than its poison (Camacho & Thacker 2006).

SAR and AE followed the same tendency than SIR and were both higher for periphyton than for conditioned birch leaves and conditioned alder leaves. These differences in absorption rates between periphyton and leaves are surely due to differences in the digestibility of each food for *Hyaella* amphipods. Results of EHAA/THAA analyses show that proteins of periphyton are more accessible to benthic macroinvertebrates than proteins of conditioned alder leaves. EHAA/THAA was not measured for conditioned birch leaves, but it probably fits between the values of periphyton and conditioned alder leaves. In addition, high energetic contents are usually reported for algal cells compared to leaf detritus (Cummins & Wuycheck 1971, Anderson & Cummins 1979). A great part of energy in leaves is contained in compounds seldom directly digestible by benthic macroinvertebrates. Most benthic macroinvertebrates benefit from the colonization of leaves by microbial communities of fungi and bacteria that possess appropriate enzymes to extract this energy (Bärlocher 1985, Wong *et al.* 1998, Graça 2001). These fungi and bacteria enhance the nutritive value of leaves by modifying inedible compounds of leaves like cellulose into other compounds more digestible to benthic macroinvertebrates, or by being themselves a highly nutritive food accessible to benthic macroinvertebrates (Bärlocher 1985, Graça 2001). Some studies suggest that some benthic macroinvertebrates could mainly digest fungi and bacteria while leaves themselves would pass through the gut with little digestion (Hargrave 1970, Bärlocher & Kendrick 1975a, Marchant & Hynes

1981, Kulesza & Holomuzki 2006). Many factors related to leaf species like its toughness and the presence of chemical compounds inhibiting the colonization of fungi and bacteria can explain different levels of conditioning between species (Suberkropp & Klug 1976, Herbst 1982). Since they were more degraded than alder leaves after three weeks of conditioning, it is probable that birch leaves had a higher conditioning level, which could explain the differences in SAR and AE between these leaves.

Ingestion and absorption rates of benthic macroinvertebrates are also often related to the nutritive value of the food on which they are feeding (Anderson & Cummins 1979, Graça 2001). Anderson & Cummins (1979) reported that when facing a food that has a low nutritive value, larvae of *Tipula abdominalis* either increase their ingestion rate to maintain a constant energy intake, or try to find another food. When they are compensating for a less nutritive food, benthic macroinvertebrates usually have high ingestion rates and low AE; the reverse is seen when they are facing a food with a high nutritive value (Anderson & Cummins 1979). In our experiment on the effect of food type, amphipods had lower SIR on conditioned leaves than on periphyton, despite their lower absorption efficiencies on leaves. First, it is possible that amphipods were not compensating for the lower food quality of leaves; also, since they were always found feeding on the leaves at the end of the experiment, it seems they were not searching for an alternative food. Second, it is also possible that amphipods were compensating the lower nutritive value of the food by decreasing other metabolic costs as reported by Graça *et al.* (1993b) for *Gammarus pulex*. In both cases, nutritive value of the food would be a less important factor affecting the



feeding rates of *Hyaella* amphipods than the toughness of their food. *Hyaella* amphipods may choose their food primarily for another aspect than its nutritive value, for example for its capacity to offer a refuge against predators (Duffy & Hay 1991, Jormalainen *et al.* 2001). In that case, being able to feed on low nutritive foods could be advantageous because it would reduce their time spent searching and their exposure to predators.

### **Effect of season**

SIR and SAR varied with the month of the experiment; they were higher in October and September than in August and November. These changes suggest there was no acclimation of *Hyaella* amphipods to experimental conditions, otherwise SIR and SAR would have been similar at a 15 °C temperature for all months. This suggests rather that the SIR and SAR we measured experimentally reflect modifications of these rates in the field, probably to cope with some seasonal changes.

First, feeding rates of *Hyaella* amphipods may have been influenced by their life cycle status. During August, amphipods sampled for the experiment corresponded to reproducing adults from the first cohort of the year, whereas in October and November amphipods sampled corresponded to adults from the second cohort of the year that did not reproduce before the next spring. Amphipods of September were a mix between adults of these two cohorts (Chapitre 1). Non-reproducing amphipods from the second cohort probably spend more energy on their growth and in the storage of lipids for winter to enhance their survival and their chances of reproducing next spring. On the other hand,

amphipods from the first cohort usually do not survive up to the next spring, so their strategy may be to spend most of their energy on immediate reproduction. Energy costs of reproduction and growth have not been compared for *Hyaella* amphipods, but it is possible that SIR and SAR are modified to answer appropriately to these different energetic requirements.

Second, it is possible that *Hyaella* amphipods modify their SIR and SAR to cope with a change in the food available according to season. In summer, the most available food for *Hyaella* amphipods was probably periphyton growing on sediments, a food with a high nutritive value (Hargrave 1970, Anderson & Cummins 1979). On the other hand, leaves from the trees of the riparian zone were probably the most abundant food available to *Hyaella* amphipods during autumn. At the lac des Baies, leaves began to fall in the lake at the end of September, and few leaves were remaining in the trees by the mid of October. Stable carbon isotope values suggest that amphipods of the lac des Baies are mainly feeding on periphyton from June to September and include leaves in their diet as they become available (Grygiel 2008). Since leaves had a lower nutritive value than periphyton, the higher SIR and SAR measured in October could be the result of a compensatory feeding trade-off enabling *Hyaella* amphipods to satisfy their energetic needs on leaves when they become the most available food in the field (Yang & Joern 1994, Cruz-Rivera & Hay 2000, Berner *et al.* 2005).

In both cases, modification of the SIR and SAR of amphipods are probably possible via modification of their behavior or of their digestive apparatus with season (Simpson & Abisgold 1985). Since amphipods did not seem to have modified their SIR and SAR to cope with the experimental conditions, it seems that these modifications are a long-term response to their environmental conditions, or that they may need a specific environmental cue to take place. An advantage of such a seasonal adaptation would be that it allows amphipods to cope optimally with predictable energetic needs and/or predictable resources available in the field. Consequently, the lower SIR and SAR observed in November may be the consequences of a lower metabolism of amphipods associated with the forthcoming winter conditions.

To conclude, our study has shown that the most important factor affecting *Hyalella* amphipod feeding rates on detritus is the food type, especially the toughness it offers to ingestion. *Hyalella* amphipods also change their feeding rates during the open-water season, but further study is needed to assess if these changes are associated with different life cycle status of amphipods, with a compensatory feeding trade-off to face changes in the food available with season, or to both reasons. Our study has focused on feeding rates on detritus during the open-water season, but it would be interesting to assess how feeding rates of *Hyalella* amphipods evolve when lakes are covered with ice.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Richard Cloutier and Luc Sirois for allowing us to use their equipments for the morphological analyses and for the gravimetric experiments. We acknowledge Karine Escoubeyrou for the assessment of the THAA and EHAA. Special thanks to Chantal Lacoste, Lucie Garon-Langelier, Catherine Ménard and Pierre Simard for their assistance during the experiments, and to the Réserve Duchénier personnel for the access on the study site. This work was supported by a grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada to CN and a scholarship from the Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies to KD. This is a contribution to the research programs of the Centre d'études nordiques and Boréas.

**REFERENCES**

- Alcocer J, Escobar E, Lugo A, Peralta L 1998. Littoral benthos of the saline crater lakes of the basin of Oriental, Mexico. *Int J Salt Lake Res* 7: 87-108.
- Anderson NH, Cummins KW 1979. Influences of diet on the life histories of aquatic insects. *J Fish Res Board Can* 36: 335-342.
- Anderson NH, Sedell JR 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Ann Rev Entomol* 24: 351-377.
- Arsuffi TL, Suberkropp K 1989. Selective feeding by shredders on leaf-colonizing stream fungi: comparison of macroinvertebrate taxa. *Oecologia* 79: 30-37.
- Baldy V, Gobert V, Guerold F, Chauvet E, Lambrigot D, Charcosset J-Y 2007. Leaf litter breakdown budgets in streams of various trophic status: effects of dissolved inorganic nutrients on microorganisms and invertebrates. *Freshwater Biol* 52: 1322-1335.
- Bärlocher F 1985. The role of fungi in the nutrition of stream invertebrates. *Bot J Linn Soc* 91: 83-94.
- Bärlocher F, Kendrick B 1973. Fungi in the diet of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda). *Oikos* 24: 295-300.
- Bärlocher F, Kendrick B 1975a. Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda) feeding on fungal mycelium or autumn-shed leaves. *Oikos* 26: 55-59.
- Bärlocher F, Kendrick B 1975b. Leaf-conditioning by microorganisms. *Oecologia* 20: 359-362.

- Berner D, Blackenhorn WU, Körner C 2005. Grasshoppers cope with low host plant quality by compensatory feeding and food selection: N limitation challenged. *Oikos* 111: 525-533.
- Bird GA, Kaushik NK 1985. Processing of elm and maple leaf discs by collectors and shredders in laboratory feeding studies. *Hydrobiologia* 126: 109-120.
- Bohanan RE, Johnson DM 1983. Response of littoral invertebrate populations to a spring fish exclusion experiment. *Freshwat Invertebr Biol* 2 (1): 28-40.
- Bousfield EL 1973. Shallow-water gammaridean amphipoda of New England. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA, 312p.
- Bousfield EL 1996. A contribution to the reclassification of Neotropical freshwater hyalellid amphipods (Crustacea: Gammaridea, Talitroidea). *Boll Mus Civ St Nat Verona* 2: 175-224.
- Camacho FA, Thacker RW 2006. Amphipod herbivory on the freshwater cyanobacterium *Lyngbia wollei*: Chemical stimulants and morphological defenses. *Limnol Oceanogr* 51 (4): 1870-1875.
- Charles F, Lopez-Legentil S, Grémare A, Amouroux JM, Desmalades M, Vétion G, Escoubeyrou K 2005. Does sediment resuspension by storms affect the fate of polychlorobiphenyls (PCBs) in the benthic food chain? Interactions between changes in POM characteristics, adsorption and absorption by the mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Cont Shelf Res* 25: 2533-2553.
- Cooper WE 1965. Dynamics and production of a natural population of a fresh-water amphipod, *Hyalella azteca*. *Ecol Monogr*, 35 (4): 377-394.

- Cruz-Rivera E, Hay ME 2000. Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology* 81 (1): 201-219.
- Cummins KW, Klug MJ 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann Rev Ecol Syst* 10: 147-172.
- Cummins KW, Wuycheck JC 1971. Calorific equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt Int Ver Theor Angew Limnol* 18: 1-158.
- de March BGE 1977. The effects of photoperiod and temperature on the induction and termination of reproductive resting stage in the freshwater amphipod *Hyaella azteca* (Saussure). *Can J Zool* 55: 1595-1600.
- de March BGE 1978. The effects of constant and variable temperatures on the size, growth, and reproduction of the freshwater amphipod *Hyaella azteca* (Saussure). *Can J Zool* 56: 1801-1806.
- Duffy JE, Hay ME 1991. Food and shelter as determinants of food choice by an herbivorous marine amphipod. *Ecology* 72 (4): 1286-1298.
- France RL 1993. Macroinvertebrate standing crop in littoral regions of allochthonous detritus accumulation: implications for forest management. *Biol Conserv* 71: 35-39.
- Golladay SW, Webster JR, Benfield EF 1983. Factors affecting food utilization by leaf shredding aquatic insect: leaf species and conditioning time. *Holarc Ecol* 6: 157-162.
- Gonzalez JM, Graça MAS 2003. Conversion of leaf litter to secondary production by a shredding caddis-fly. *Freshwater Biol* 48: 1578-1592.

- Graça MAS 2001. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *Internat Rev Hydrobiol* 86: 383-393.
- Graça MAS, Maltby L, Calow P 1993a. Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus* I: feeding strategies. *Oecologia* 93: 139-144.
- Graça MAS, Maltby L, Calow P 1993b. Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus* II. Effects on growth, reproduction and physiology. *Oecologia* 96: 304-309.
- Grygiel P 2008. Etude de l'architecture et du fonctionnement des réseaux trophiques benthiques en milieu lacustre : cas du crustacé amphipode, *Hyaella azteca*. Stage report, Institut universitaire de technologie, Saint-Brieuc, France.
- Hargrave BT 1970. The utilization of benthic microflora by *Hyaella azteca* (Amphipoda). *J Anim Ecol* 39: 427-437.
- Harrison SSC, Hildrew A 1998. Patterns in the epilithic community of a lake littoral. *Freshwater Biol* 39: 477-492.
- He X, Wang W-X 2006. Release of ingested phytoplankton carbon by *Daphnia magna*. *Freshwater Biol* 51: 649-665.
- Herbst GN 1982. Effects of leaf type on the consumption rates of aquatic detritivores. *Hydrobiologia* 89: 77-87.
- Hochachka PW, Somero GN 1984. Biochemical adaptation. Princeton University Press, Princeton, USA.



- Hogg ID, Larose C, de Lafontaine Y, Doe KG 1998. Genetic evidence for *Hyalella* species complex within the Great Lakes-St. Lawrence River drainage basin: implications for ecotoxicology and conservation biology. *Can J Zool* 76: 1134-1140.
- Johnston TA, Cunjak RA 1999. Dry mass-length relationships for benthic insects: a review with new data from Catamaran Brook, New Brunswick, Canada. *Freshwater Biol* 41: 653-674.
- Jonasson PM, Adalsteinsson H 1979. Phytoplankton production in shallow eutrophic lake Myvatn, Iceland. *Oikos* 32: 113-138.
- Jormalainen V, Honkanen T, Mäkinen A, Hemmi A, Vesakoski O 2001. Why does herbivore sex matter? Sexual differences in utilization of *Fucus vesiculosus* by the isopod *Idotea baltica*. *Oikos* 93: 77-86.
- Kaushik NK, Hynes HBN 1971. The fate of the dead leaves that fall into streams. *Arch Hydrobiol* 68 (4): 465-515.
- Kruschwitz LG 1978. Environmental factors controlling reproduction of the amphipod *Hyalella azteca*. *Proc Okla Acad Sci* 58: 16-21.
- Kulesza AE, Holomuzki JR 2006. Amphipod performance responses to decaying leaf litter of *Phragmites australis* and *Typha angustifolia* from a Lake Erie coastal marsh. *Wetlands* 26 (4): 1079-1088.
- Lasenby DC, Yan ND, Futter MN 1994. Changes in body dimensions of larval *Chaoborus* in ethanol and formalin. *J Plankton Res* 16 (12): 1601-1608.
- Lecerf A, Dobson M, Dang CK, Chauvet E 2005. Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia* 146: 432-442.

- Leppänen MT, Kukkonen JVK 1998. Factors affecting feeding rate, reproduction and growth of an oligochaete *Lumbriculus variegates* (Müller). *Hydrobiologia* 377: 183-194.
- Liboriussen L, Jeppesen E 2003. Temporal dynamics in epipelagic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and a turbid shallow lake. *Freshwater Biol* 48: 418-431.
- Lozano SJ, Gedeon ML, Landrum PF 2003. The effects of temperature and organism size on the feeding rate and modeled chemical accumulation in *Diporeia* spp. for Lake Michigan sediments. *J Great Lakes Res* 29 (1): 79-88.
- Marchant R, Hynes HBN 1981. Field estimates of feeding rate for *Gammarus pseudolimnaeus* (Crustacea: Amphipoda) in the Credit River, Ontario. *Freshwater Biol* 11: 27-36.
- Mayer ML, Schick LL, Sawyer T, Plante CJ, Jumars PA, Self R 1995. Bioavailable amino acids in sediments: A biomimetic, kinetics-based approach. *Limnol Oceanogr* 40 (3): 511-520.
- Moore JC, Berlow EL, Coleman DC, de Ruiter PC, Dong Q, Hastings A, Johnson NC, McCann KS, Melville K, Morin PJ, Nadelhoffer K, Rosemond AD, Post DM, Sabo JL, Scow KM, Vanni MJ, Wall DH 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecol Lett* 7 (7): 584-600.
- Newman RM 1991. Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review. *J N Am Benthol Soc* 10 (2): 89-114.
- Oertli B 1993. Leaf litter processing and energy flow through macroinvertebrates in a woodland pond (Switzerland). *Oecologia* 96: 466-477.

- Panov VE, McQueen DJ 1998. Effects of temperature on individual growth rate and body size of a freshwater amphipod. *Can J Zool* 76: 1107-1116.
- Penry DL 1998. Applications of efficiency measurements in bioaccumulations studies: definitions, clarifications, and a critique of methods. *Environ Toxicol Chem* 17 (8): 1633-1639.
- Rau GH 1976. Dispersal of terrestrial plant litter into a subalpine lake. *Oikos* 27 (1): 153-160.
- Rowell K, Blinn DW 2003. Herbivory on a chemically defended plant as a predation deterrent in *Hyaella azteca*. *Freshwater Biol* 48: 247-254.
- Simpson SJ & Abigold JD 1985. Compensation by locusts for changes in dietary nutrients: behavioural mechanisms. *Physiol Entomol* 10: 443-452.
- Smith DG 2001. Pennak's freshwater invertebrates of the United States: Porifera to crustacea, 4<sup>th</sup> edition. John Wiley & Sons, Inc., USA.
- Smith RL & Smith TM 2001. Ecology & field biology, 6th edn. Benjamin Cummings, USA.
- Stephens DW, Krebs JR 1986. Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Stevenson RJ 1996. An introduction to algal ecology in freshwater benthic habitats. *In* Algal ecology – Freshwater benthic ecosystems, Stevenson RJ, Bothwell MX, Lowe RL eds, Academic Press: 3-30.
- Strong DR Jr 1972. Life history variation among populations of an amphipod (*Hyaella azteca*). *Ecology* 53 (6): 1103-1111.

- Suberkropp K, Klug MJ 1976. Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* 57 (4): 707-719.
- Webster JR, Benfield EF 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Ann Rev Ecol Syst* 17: 567-594.
- Wellborn GA, Cothran RD 2007. Niche diversity in crustacean cryptic species: complementarity in spatial distribution and predation risk. *Oecologia* 154: 175-183.
- Wetzel RG 2001. Limnology – Lake and river ecosystems, 3rd edn. Academic Press, USA.
- Witt JDS, Hebert PDN 2000. Cryptic species diversity and evolution in the amphipod genus *Hyaella* within central glaciated North America: a molecular phylogenetic approach. *Can J Fish Aquat Sci* 57: 687-698.
- Wong MKM, Goh T-K, Hodgkiss IJ, Hyde KD, Mala Ranghoo V, Tsui CKM, Ho W-H, Wong WSW, Yuen T-K 1998. Role of fungi in freshwater ecosystems. *Biodivers Conserv* 7: 1187-1206.
- Yang Y, Joern A 1994. Compensatory feeding in response to variable food quality by *Melanoplus differentialis*. *Physiol Entomol* 19: 75-82.

Table I. – Two-way ANOVA results for specific ingestion rate (SIR) of amphipods for the experiment on the effect of season.

Effect	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Food type	1	22.56	<0.0001
Month	3	11.27	<0.0001
Food type × month interaction	3	0.72	0.5462
Error	32		

Table II. – Two-way ANOVA on the ranks of the data results for specific absorption rate (SAR) of amphipods for the experiment on the effect of season.

Effect	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Food type	1	0.64	0.4299
Month	3	10.55	<0.0001
Food type × month interaction	3	1.91	0.1479
Error	32		

Table III. – Two-way ANOVA on the ranks of the data results for absorption efficiency (AE) of amphipods for the experiment on the effect of season.

Effect	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Food type	1	0.07	0.7922
Month	3	6.11	0.0021
Food type × month interaction	3	2.68	0.0634
Error	32		

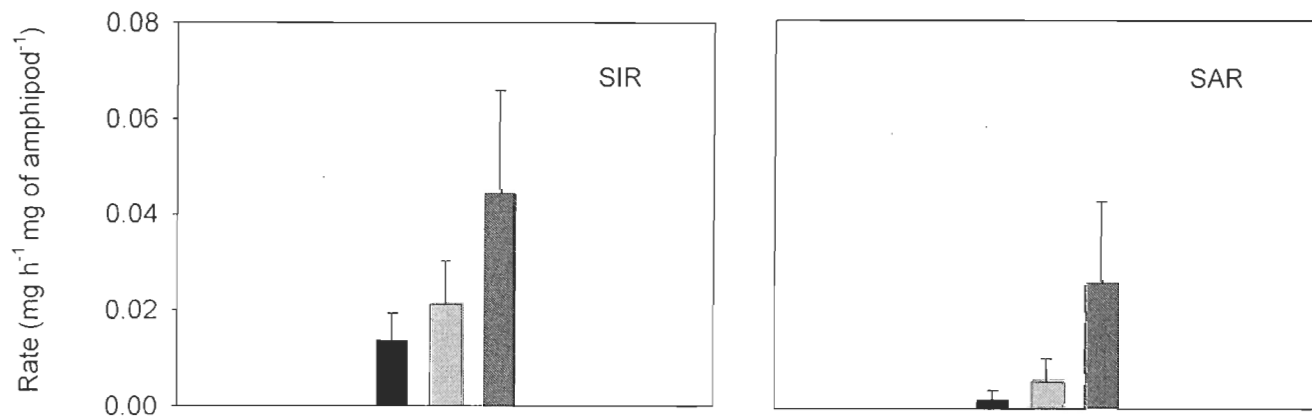


Fig. 1. – Specific ingestion rate (SIR) and specific absorption rate (SAR) of *Hyalella azteca* feeding on conditioned alder leaves (black), conditioned birch leaves (light grey) and periphyton (dark grey) (mean  $\pm$  standard deviation).

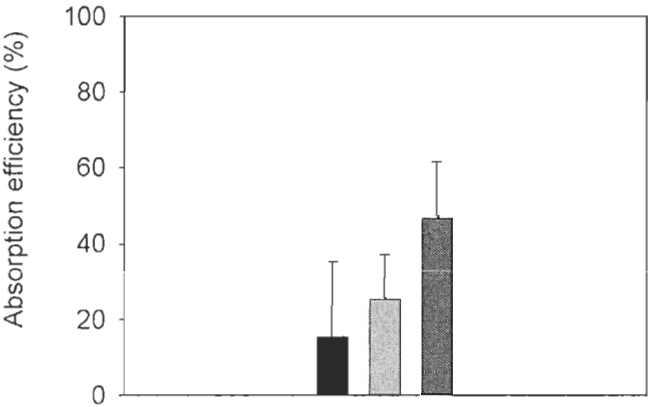


Fig. 2. – Absorption efficiency (AE) of *Hyalella azteca* feeding on conditioned alder leaves (black), conditioned birch leaves (light grey) and periphyton (dark grey) (mean ± standard deviation).

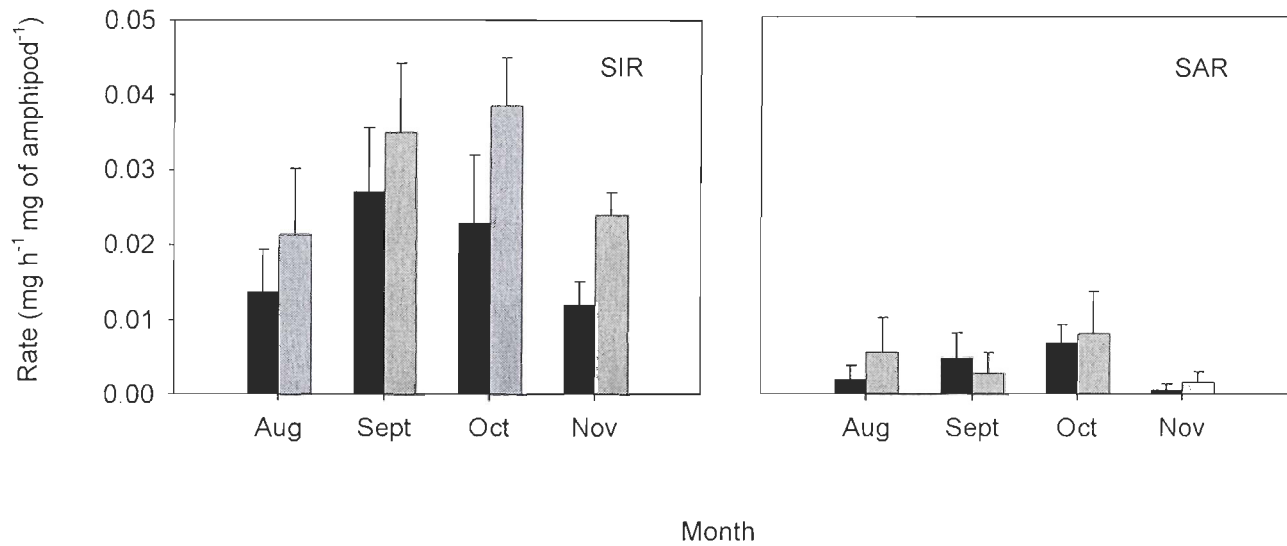


Fig. 3. – Specific ingestion rate (SIR) and specific absorption rate (SAR) depending of the month for *Hyalella azteca* feeding on conditioned alder leaves (black) and conditioned birch leaves (light grey) (mean  $\pm$  standard deviation).



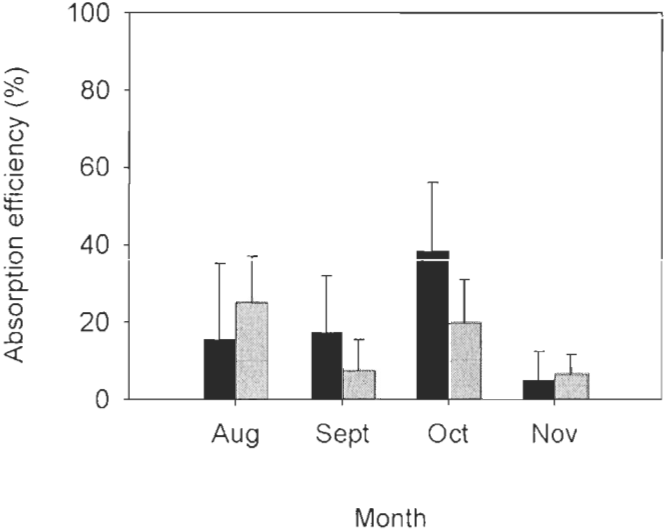


Fig. 4. – Absorption efficiency (AE) depending of the month for *Hyalella azteca* feeding on conditioned alder leaves (black) and conditioned birch leaves (light grey) (mean ± standard deviation).





## CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Le but général de la présente étude était de mieux comprendre la consommation des détritiques par les macro-invertébrés benthiques en milieu tempéré selon la saison en zone littorale lacustre. Pour ce faire, le modèle biologique choisi a été les crustacés amphipodes du complexe *Hyaletta azteca*.

L'objectif du premier chapitre de ce mémoire était de décrire la structure des populations d'amphipodes *H. azteca* dans la zone littorale du lac des Baies, un lac de milieu tempéré, au cours de la saison libre de glace. Il a été montré que les amphipodes sont peu nombreux dans la zone littorale au printemps lorsque le lac vient tout juste de se libérer de la glace. Les amphipodes deviennent plus abondants aux mois de mai et juin grâce à la migration d'individus adultes qui ont probablement passé l'hiver dans des zones non-gelées et plus profondes du lac. Ces individus ont commencé à se reproduire vers la fin du mois de juin ou le début du mois de juillet. Au mois de juillet, les individus juvéniles sont présents en grand nombre, alors que les individus adultes ayant hiverné disparaissent du milieu. Les amphipodes de la première cohorte de l'année se reproduisent pour la première fois vers la mi-août. La période de reproduction se termine vers la mi-septembre. Les amphipodes de la deuxième cohorte, qui deviennent matures vers cette période, ne se reproduisent probablement qu'au printemps suivant. Selon le site, les effectifs de population des amphipodes sont les plus élevés d'août à octobre. Au mois de novembre, les effectifs chutent, vraisemblablement du fait d'une mortalité massive des amphipodes de la première

cohorte de l'année et de la migration des amphipodes pour l'hiver vers les zones plus profondes du lac. La structure des populations d'amphipodes de la zone littorale du lac des Baies suit, avec un certain retard, les mêmes tendances observées ailleurs par d'autres études dans d'autres lacs de milieux tempérés.

L'objectif du deuxième chapitre de ce mémoire était de vérifier si les différentes espèces d'amphipodes *Hyaella* de la zone littorale d'un lac pouvaient occuper différentes niches temporelles à l'échelle d'une saison ou si leur communauté était stable pour cette période. Cinq haplotypes différents du gène mitochondrial de la cytochrome *c* oxydase I, correspondant à trois espèces cryptiques, ont été identifiés. La communauté d'espèces cryptiques était stable au moins pour la période pendant laquelle le lac est libre de glace, la même espèce étant toujours plus abondante que les deux autres. Il est fort probable que ces deux espèces plus rares soient maintenues au site à l'étude grâce à la migration d'individus provenant de sites du lac où ces espèces seraient dominantes. Puisque la communauté d'espèces cryptiques était stable pendant la période où le lac est libre de glace, il est supposé que le facteur espèce cryptique n'a pas affecté de façon significative les résultats obtenus lors de l'étude du premier chapitre sur la structure des populations d'amphipodes en fonction de la saison et ceux de l'étude du troisième chapitre sur la consommation des détritiques organiques en fonction de leur type et de la saison.

L'objectif du troisième chapitre de ce mémoire était de vérifier si les macro-invertébrés benthiques de la zone littorale d'un lac boréal peuvent modifier leurs taux

d'ingestion et d'absorption sur les détritits en fonction du type de détritits et de la saison. Il a été trouvé que le principal facteur affectant les taux d'ingestion et d'absorption des détritits par les amphipodes était le type de détritits. En particulier, la résistance qu'offrent les détritits à l'ingestion des amphipodes semble plus importante que la valeur nutritive des détritits. Les amphipodes ont aussi changé leur taux d'ingestion et d'absorption durant la saison, alors que ces taux étaient plus importants pendant les mois d'octobre et de septembre que pendant les mois d'août et de novembre. Ces changements pourraient être associés avec les différents stades de cycle de vie des amphipodes et/ou avec une réponse compensatoire des amphipodes face à un changement dans la nourriture disponible dans leur milieu.

Globalement, cette étude nous permet au moins d'affirmer que les amphipodes ont probablement un impact plus important sur le recyclage des détritits pendant les mois de septembre et octobre. À ce moment, les populations d'amphipodes ont leurs effectifs les plus importants et sont constituées essentiellement d'adultes. De plus, les amphipodes ont des taux d'ingestion et d'absorption spécifiques plus élevés que pendant l'été. Cette période coïncide essentiellement avec la chute des feuilles dans le lac. Puisque cette nourriture semble avoir une valeur nutritive plus faible que le périphyton sur lequel les amphipodes se nourrissent vraisemblablement pendant l'été, les amphipodes doivent ingérer une masse élevée de feuilles pour répondre à leurs besoins. Ce faisant, via la fragmentation des feuilles et la production de fèces, les amphipodes fournissent davantage de surface pour la colonisation microbienne, ce qui catalyse en quelque sorte la décomposition et le recyclage

de la matière organique. En rivière, plusieurs chercheurs suggèrent que les cycles de vie de plusieurs espèces de macro-invertébrés pourraient être synchronisés avec la chute des feuilles à l'automne afin de profiter de cette abondante source d'énergie (Cummins *et al.* 1989). Il serait intéressant de vérifier dans la zone littorale des lacs à quel point cette source de nourriture saisonnière est importante pour le cycle de vie des macro-invertébrés benthiques.

L'impact des amphipodes sur le recyclage des détritux est plus difficile à déterminer en été, puisque les juvéniles sont majoritaires ou forment une grande part de la population pendant les mois de juillet et d'août. Les individus juvéniles n'ont pas des taux de consommation de la nourriture suffisamment élevés pour être mesurés à l'aide d'une approche gravimétrique; dans leur cas, une technique impliquant le suivi d'une nourriture marquée radioactivement à l'aide de carbone 14 serait plus appropriée pour mesurer les taux d'ingestion et d'assimilation (Charles *et al.*, 1995).

Enfin, il a été supposé dans cette étude que le facteur espèce cryptique n'aurait qu'un impact négligeable sur les taux de consommation des amphipodes car la communauté était stable pour la période libre de glace au site d'où provenaient les amphipodes utilisés pour nos expériences. Toutefois, il serait intéressant de vérifier si les espèces cryptiques de *Hyaella* vivants en communautés ont des taux d'ingestion et d'absorption différents entre elles et si elles se nourrissent préférentiellement sur les mêmes

nourritures. Si des différences sont observées, il pourrait bien s'agir d'une différence de niche écologique assez importante pour expliquer leur coexistence.





## BIBLIOGRAPHIE DE L'INTRODUCTION ET DE LA CONCLUSION GÉNÉRALES DU MÉMOIRE

- Anderson N.H. et Cummins K.W., 1979. Influences of diet on the life histories of aquatic insects. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **36** : 335-342.
- Anderson N.H. et Sedell J.R., 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Annual Review of Entomology*, **24** : 351-377.
- Arsuffi T.L. et Suberkropp K., 1989. Selective feeding by shredders on leaf-colonizing stream fungi: comparison of macroinvertebrate taxa. *Oecologia*, **79** : 30-37.
- Baldy V., Gobert V., Guerold F., Chauvet E., Lambrigot D. et Charcosset J.-Y., 2007. Leaf litter breakdown budgets in streams of various trophic status: effects of dissolved inorganic nutrients on microorganisms and invertebrates. *Freshwater Biology*, **52** : 1322-1335.
- Bärlocher F., 1985. The role of fungi in the nutrition of stream invertebrates. *Biological Journal of the Linnean Society*, **91** : 83-94.
- Bärlocher F. et Kendrick B., 1973. Fungi in the diet of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda). *Oikos*, **24** : 295-300.
- Bärlocher F. et Kendrick B., 1975a. Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda) feeding on fungal mycelium or autumn-shed leaves. *Oikos*, **26** : 55-59.
- Bärlocher F. et Kendrick B., 1975b. Leaf-conditioning by microorganisms. *Oecologia*, **20** : 359-362.
- Bird G.A. et Kaushik N.K., 1985. Processing of elm and maple leaf discs by collectors and shredders in laboratory feeding studies. *Hydrobiologia*, **126** : 109-120.

- Bohanan R.E. et Johnson D.M., 1983. Response of littoral invertebrate populations to a spring fish exclusion experiment. *Freshwater Invertebrate Biology*, **2** (1) : 28-40.
- Bousfield E.L., 1958. Freshwater amphipod crustaceans of glaciated North America. *The Canadian Field Naturalist*, **72** : 55-113.
- Camacho F.A. et Thacker R.W., 2006. Amphipod herbivory on the freshwater cyanobacterium *Lyngbia wollei*: Chemical stimulants and morphological defenses. *Limnology and Oceanography*, **51** (4) : 1870-1875.
- Charles F., Grémare A. et Amouroux J.M., 1995. Utilization of  $^{14}\text{C}$  formaldehyde to infer ingestion rates and absorption efficiencies by benthic deposit-feeders. *Marine Ecology Progress Series*, **127** : 121-129.
- Cooper W.E., 1965. Dynamics and production of a natural population of a fresh-water amphipod, *Hyaella azteca*. *Ecological Monographs*, **35** (4) : 377-394.
- Cruz-Rivera E. et Hay M.E., 2000. Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology*, **81** (1) : 201-219.
- Cummins K.W. et Klug M.J., 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10** : 147-172.
- Cummins K.W., Wilzbach M.A., Gates D.M., Perry J.B., Taliaferro W.B., 1989. Shredders and riparian vegetation. *Bioscience*, **39** (1) : 24-30.
- de March B.G.E., 1977. The effects of photoperiod and temperature on the induction and termination of reproductive resting stage in the freshwater amphipod *Hyaella azteca* (Saussure). *Canadian Journal of Zoology*, **55** : 1595-1600.

- de March B.G.E., 1978. The effects of constant and variable temperatures on the size, growth, and reproduction of the freshwater amphipod *Hyaella azteca* (Saussure). *Canadian Journal of Zoology*, **56** : 1801-1806.
- France R.L., 1993. Macroinvertebrate standing crop in littoral regions of allochthonous detritus accumulation: implications for forest management. *Biological Conservation*, **71** : 35-39.
- Golladay S.W., Webster J.R. et Benfield E.F., 1983. Factors affecting food utilization by leaf shredding aquatic insect: leaf species and conditioning time. *Holarctic Ecology*, **6** : 157-162.
- Gonzalez J.M. et Graça M.A.S., 2003. Conversion of leaf litter to secondary production by a shredding caddis-fly. *Freshwater Biology*, **48** : 1578-1592.
- Graça M.A.S., Maltby L. et Calow P., 1993a. Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus* I: feeding strategies. *Oecologia*, **93** : 139-144.
- Graça M.A.S., Maltby L. et Calow P., 1993b. Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus* II. Effects on growth, reproduction and physiology. *Oecologia*, **96** : 304-309.
- Graça M.A.S., 2001. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *International Review of Hydrobiology*, **86** : 383-393.
- Hargrave B.T., 1970. The utilization of benthic microflora by *Hyaella azteca* (Amphipoda). *Journal of Animal Ecology*, **39** : 427-437.
- Harrison S.S.C. et Hildrew A.G., 1998. Patterns in the epilithic community of a lake littoral. *Freshwater Biology*, **39** : 477-492.

- Herbst G.N., 1982. Effects of leaf type on the consumption rates of aquatic detritivores. *Hydrobiologia*, **89** : 77-87.
- Hochachka P.W. et Somero G.N., 1984. Biochemical adaptation. Princeton University Press, Princeton, Etats-Unis, 537p.
- Jonasson P.M. et Adalsteinsson H., 1979. Phytoplankton production in shallow eutrophic lake Myvatn, Iceland. *Oikos*, **32** : 113-138.
- Kaushik N.K. et Hynes H.B.N., 1971. The fate of the dead leaves that fall into streams. *Archiv für Hydrobiologie*, **68** : 465-515.
- Kruschwitz L.G., 1978. Environmental factors controlling reproduction of the amphipod *Hyalella azteca*. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, **58** : 16-21.
- Kulesza A.E. et Holomuzki J.R., 2006. Amphipod performance responses to decaying leaf litter of *Phragmites australis* and *Typha angustifolia* from a Lake Erie coastal marsh. *Wetlands* **26** (4) : 1079-1088.
- Lecerf A., Dobson M., Dang C.K. et Chauvet E., 2005. Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia*, **146** : 432-442.
- Leppänen M.T. et J.V.K. Kukkonen, 1998. Factors affecting feeding rate, reproduction and growth of an oligochaete *Lumbriculus variegates* (Müller). *Hydrobiologia*, **377** : 183-194.
- Liboriussen L. et Jeppesen E., 2003. Temporal dynamics in epipellic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and a turbid shallow lake. *Freshwater Biology*, **48** : 418-431.

- Lozano S.J., Gedeon M.L. et Landrum P.F., 2003. The effects of temperature and organism size on the feeding rate and modeled chemical accumulation in *Diporeia* spp. for Lake Michigan sediments. *Journal of Great Lakes Research*, **29** (1) : 79-88.
- Marchant R. et Hynes H.B.N., 1981. Field estimates of feeding rate for *Gammarus pseudolimnaeus* (Crustacea: Amphipoda) in the Credit River, Ontario. *Freshwater Biology*, **11** : 27-36.
- Newman R.M., 1991. Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review. *Journal of the North American Benthological Society*, **10** (2) : 89-114.
- Oertli B., 1993. Leaf litter processing and energy flow through macroinvertebrates in a woodland pond (Switzerland). *Oecologia*, **96** : 466-477.
- Panov V.E. et McQueen D.J., 1998. Effects of temperature on individual growth rate and body size of a freshwater amphipod. *Canadian Journal of Zoology*, **76** : 1107-1116.
- Rau G.H., 1976. Dispersal of terrestrial plant litter into a subalpine lake. *Oikos* **27** (1) : 153-160.
- Rowell K. et Blinn D.W., 2003. Herbivory on a chemically defended plant as a predation deterrent in *Hyalella azteca*. *Freshwater Biology*, **48** : 247-254.
- Smith D.G. 2001. Pennak's freshwater invertebrates of the United States: Porifera to crustacea, 4<sup>e</sup> edition. John Wiley & Sons, Inc., États-Unis, 638p.
- Smith R.L. et Smith T.M., 2001. Ecology & field biology, 6<sup>e</sup> édition. Benjamin Cummings, États-Unis, 771p.

- Stephens D.W. et Krebs J.R., 1986. Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, États-Unis, 247p.
- Strong D.R. Jr., 1972. Life history variation among populations of an amphipod (*Hyalella azteca*). *Ecology*, **53** (6) : 1103-1111.
- Webster J.R. et Benfield E.F., 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17** : 567-594.
- Wellborn G.A., 1993. Ecology and evolution of life history variation among populations of a freshwater amphipod, *Hyalella azteca*. Thèse de doctorat, Université du Michigan.
- Wellborn G.A., 1994. Size-Biased predation and prey life histories: a comparative study of freshwater amphipod populations. *Ecology*, **75** (7) : 2104-2117.
- Wellborn G.A. et Cothran R.D., 2007. Niche diversity in crustacean cryptic species: complementarity in spatial distribution and predation risk. *Oecologia*, **154** : 175-183.
- Witt J.D.S., Threlloff D.L. et Hebert P.D.N., 2006. DNA barcoding reveals extraordinary cryptic diversity in an amphipod genus: implications for desert spring conservation. *Molecular Ecology*, **15** (10) : 3073-3082.
- Wetzel R.G., 2001. Limnology – Lake and river ecosystems, 3<sup>e</sup> édition. Academic Press, États-Unis, 1006p.
- Wong M.K.M., Goh T.-K., Hodgkiss I.J., Hyde K.D., Mala Ranghoo V., Tsui C.K.M., Ho W.-H., Wong W.S.W. et Yuen T.-K., 1998. Role of fungi in freshwater ecosystems. *Biodiversity and Conservation*. **7** : 1187-1206.





