



La diversité, la répartition et l'écologie du complexe d'espèces cryptiques *Eurytemora affinis*, dans la zone d'alevinage de l'estuaire moyen du Saint-Laurent

Gesche Winkler, Jory Cabrol and Jean-Baptiste Favier

Volume 140, Number 2, Summer 2016

Le Saint-Laurent

URI: <https://id.erudit.org/iderudit/1036498ar>

DOI: <https://doi.org/10.7202/1036498ar>

[See table of contents](#)

Publisher(s)

La Société Provancher d'histoire naturelle du Canada

ISSN

0028-0798 (print)

1929-3208 (digital)

[Explore this journal](#)

Cite this article

Winkler, G., Cabrol, J. & Favier, J.-B. (2016). La diversité, la répartition et l'écologie du complexe d'espèces cryptiques *Eurytemora affinis*, dans la zone d'alevinage de l'estuaire moyen du Saint-Laurent. *Le Naturaliste canadien*, 140(2), 7–18. <https://doi.org/10.7202/1036498ar>

Article abstract

The calanoid copepod *Eurytemora affinis* is a cryptic species complex composed of 6 genetically distinct but morphologically similar clades. These dominate planktonic communities, and are considered the keystone species of many estuarine food webs in the northern hemisphere, channeling carbon and energy to higher trophic levels. In doing so, they directly influence the recruitment of many fish species. The Atlantic and the North-Atlantic clades co-occur in the St. Lawrence estuarine transition zone (Québec, Canada), but their distribution is spatially segregated. Both clades exploit various habitats depending on their physiological tolerance to salinity and resource availability favouring niche partitioning. In this review, we discuss recent studies on *E. affinis*, focussing on distribution patterns, and the ecological and genetic differentiation of co-occurring clades. The aim is to provide a clearer understanding of the influence of this species complex on productivity and ecosystem functioning in the St. Lawrence estuarine transition zone, which is an important fish nursery.

La diversité, la répartition et l'écologie du complexe d'espèces cryptiques *Eurytemora affinis*, dans la zone d'alevinage de l'estuaire moyen du Saint-Laurent

Gesche Winkler, Jory Cabrol et Jean-Baptiste Favier

Résumé

Le copépode calanoïde *Eurytemora affinis* est un complexe d'espèces clés des réseaux trophiques estuariens. En dominant les communautés planctoniques dans la plupart des estuaires de l'hémisphère nord, *E. affinis* permet un transfert d'énergies vers les niveaux trophiques supérieurs. Il influence directement le recrutement des espèces de poissons et constitue une espèce clé des zones d'alevinage. *E. affinis* est en réalité un complexe d'espèces cryptiques composé de 6 clades morphologiquement similaires, mais possédant des histoires évolutives distinctes. Dans la zone de transition estuarienne du Saint-Laurent, 2 clades (Atlantique et Nord-Atlantique) sympatriques, spatialement ségrégués, dominent la communauté zooplanctonique. Chacun des 2 clades semble exploiter différents types d'habitats en fonction de sa tolérance physiologique à la salinité et à la disponibilité de nourriture. Nous discuterons des études récentes en mettant l'accent sur la répartition, la différenciation génétique, mais aussi l'écologie de ces espèces du complexe d'*E. affinis* afin de mieux comprendre leurs influences respectives sur le fonctionnement et la productivité de l'écosystème unique que représente la zone d'alevinage de l'estuaire du Saint-Laurent.

MOTS CLÉS : copépode, écophysiologie, marqueurs trophiques, zooplancton, Québec

Abstract

The calanoid copepod *Eurytemora affinis* is a cryptic species complex composed of 6 genetically distinct but morphologically similar clades. These dominate planktonic communities, and are considered the keystone species of many estuarine food webs in the northern hemisphere, channeling carbon and energy to higher trophic levels. In doing so, they directly influence the recruitment of many fish species. The Atlantic and the North-Atlantic clades co-occur in the St. Lawrence estuarine transition zone (Québec, Canada), but their distribution is spatially segregated. Both clades exploit various habitats depending on their physiological tolerance to salinity and resource availability favouring niche partitioning. In this review, we discuss recent studies on *E. affinis*, focussing on distribution patterns, and the ecological and genetic differentiation of co-occurring clades. The aim is to provide a clearer understanding of the influence of this species complex on productivity and ecosystem functioning in the St. Lawrence estuarine transition zone, which is an important fish nursery.

KEYWORDS: copepod, ecophysiology, Québec, trophic markers, zooplankton

Introduction

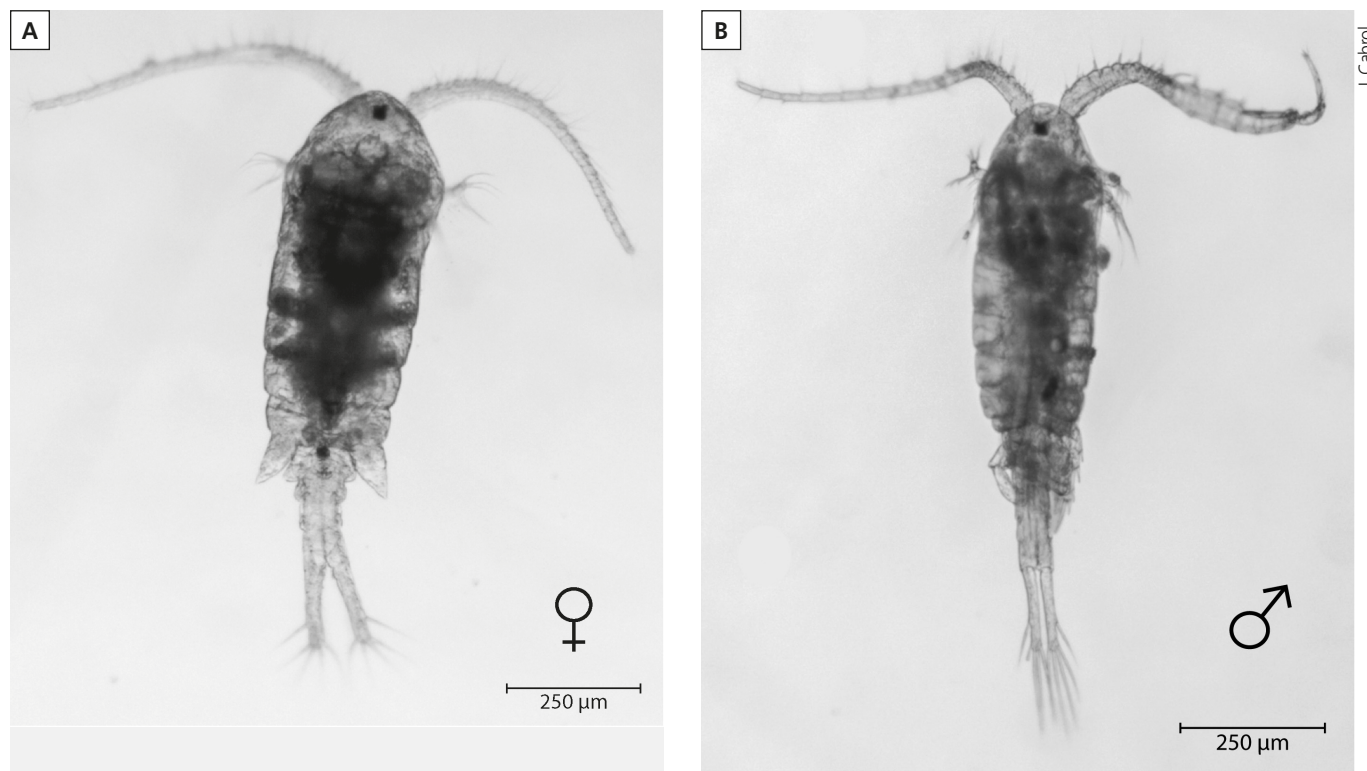
À la base des réseaux trophiques aquatiques, le zooplancton permet un transfert d'énergie des producteurs primaires vers les niveaux trophiques supérieurs (p. ex. Pauly et collab., 1998; Frederiksen et collab., 2006). Dans les estuaires, bien que les communautés zooplanctoniques soient très productives, elles sont caractérisées par une diversité d'espèces relativement faible, mais possédant une importance capitale pour les sites d'alevinage d'un grand nombre d'espèces de poissons (Vincent et Dodson, 1999; Cloern, 2007; Martino et Houde, 2010). Parmi les espèces de copépodes estuariens écologiquement importantes, le complexe d'espèces cryptiques *Eurytemora affinis* (figure 1) domine en biomasse la communauté zooplanctonique dans la plupart des estuaires de l'hémisphère nord (Lee, 2000; Winkler et collab., 2003; Tackx et collab., 2004; David et collab., 2007; Devreker et collab., 2010). De par ces fortes biomasses, *E. affinis* joue un rôle primordial dans les réseaux trophiques estuariens (Mouny et

collab., 1998; Winkler et collab., 2007; Slater et Baxter 2014) en permettant, notamment le recrutement de nombreuses espèces de poissons (Sirois et Dodson, 2000; Kimmel et collab., 2006).

Ce complexe d'espèces cryptiques *Eurytemora affinis* est composé de plusieurs groupes appelés « clades » génétiquement différenciés, dont les caractéristiques morphologiques générales sont similaires, mais qui présentent des différences génétiques

Gesche Winkler est professeure à l'Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER). Sa thématique de recherche porte sur l'écologie du zooplancton en intégrant l'aspect de l'hétérogénéité spatiale dans les milieux estuariens et côtiers, les enjeux des changements climatiques, des ressources marines et des activités humaines. Jory Cabrol (M. Sc) réalise actuellement son doctorat sur l'écophysiologie des copépodes et du krill à l'ISMER. Jean-Baptiste Favier (M. Sc.) travaille sur les habitats et la structure trophique des communautés zooplanctoniques estuariennes.

Gesche_Winkler@uqar.ca



J. Cabrol

Figure 1. Femelle (A) et mâle (B) du complexe d'espèces *Eurytemora affinis*.

plus ou moins marquées en fonction de leurs histoires évolutives (Lee, 1999; 2000; Lee et Frost, 2002). La divergence des différents clades représente le début d'une spéciation, via une isolation reproductrice, qui peut être plus ou moins complète. Bien que morphologiquement similaire, l'histoire évolutive spécifique à chaque clade d'un même complexe cryptique résulterait d'une différenciation écophysiologique (Knowlton, 1993; 2000). Cette différenciation se traduirait par des tolérances différentes à l'égard des facteurs environnementaux (Lee, 2000; Lee et collab., 2013), de leurs préférences d'habitats (Favier et Winkler, 2014) ou encore de leurs comportements et leurs histoires de vie (Laakmann et collab., 2012). Écologiquement, ces différences évolutives entre les clades génétiquement différenciés affecteraient leurs patrons de distribution aussi bien sur une échelle spatiale que temporelle, influençant à son tour le fonctionnement et la productivité des écosystèmes.

Plus spécifiquement, dans le cas d'*E. affinis*, on trouve à ce jour 3 grands clades : le clade Asiatique, le clade Européen et le clade Nord-Américain qui semblent tous diverger les uns des autres depuis 5,1 millions d'années (Lee, 2000). Toutefois, le clade Nord-Américain peut être subdivisé en 4. On trouve ainsi le clade Pacifique, le clade Golfe, le clade Nord-Atlantique (NA) et le clade Atlantique (A) (Lee, 1999). Récemment, le clade Atlantique a été décrit comme une nouvelle espèce, *Eurytemora carolleeae* au sein du complexe *E. affinis* (Alekseev et Souissi, 2011). Cependant, nous avons choisi, pour cette revue, de garder la nomenclature des clades proposée par Lee (Lee, 1999) pour 2 raisons. Notre étude porte sur la comparaison entre les clades A (*E. carolleeae*) et NA. Or, le clade NA n'a pas été inclus

dans l'étude d'Alekseev et Souissi (2011). De plus, puisque notre article représente une revue de la littérature déjà publiée qui utilisait la nomenclature des clades, nous avons décidé de garder les mêmes noms pour éviter toute confusion.

Au total, sur les 6 clades existants répartis sur l'ensemble des estuaires de l'hémisphère nord, seules 3 zones de contact entre différents clades ont pu être observées (Lee, 1999). Parmi elles, l'une se situe dans la zone de transition estuarienne du Saint-Laurent (Québec, Canada : figure 2), entre le clade A et le clade NA. Or d'après le concept du paradigme écomorphologique (Wainwright et Reilly, 1994), les différents clades d'un même complexe cryptique, donc morphologiquement similaires, devraient exploiter les mêmes niches écologiques et par conséquent s'exclure mutuellement (voir le concept de l'exclusion compétitive proposé par Hardin (1960)). Cependant, Hutchinson (1961) a montré que la coexistence entre 2 espèces utilisant les mêmes niches écologiques serait possible sous certaines conditions. C'est justement cette possible coexistence entre le clade A et NA, dans cette région d'intérêt pour de nombreuses espèces de poissons, que nous allons analyser. Nous synthétisons ici les principaux résultats issus de notre laboratoire.

La communauté zooplanctonique de la zone de transition du Saint-Laurent

L'estuaire moyen du Saint-Laurent, comprenant la zone de transition estuarienne (ZTE), s'étend sur 150 km depuis l'île d'Orléans jusqu'à l'embouchure du fjord de Saguenay (figure 2). La ZTE représente un écotone essentiel

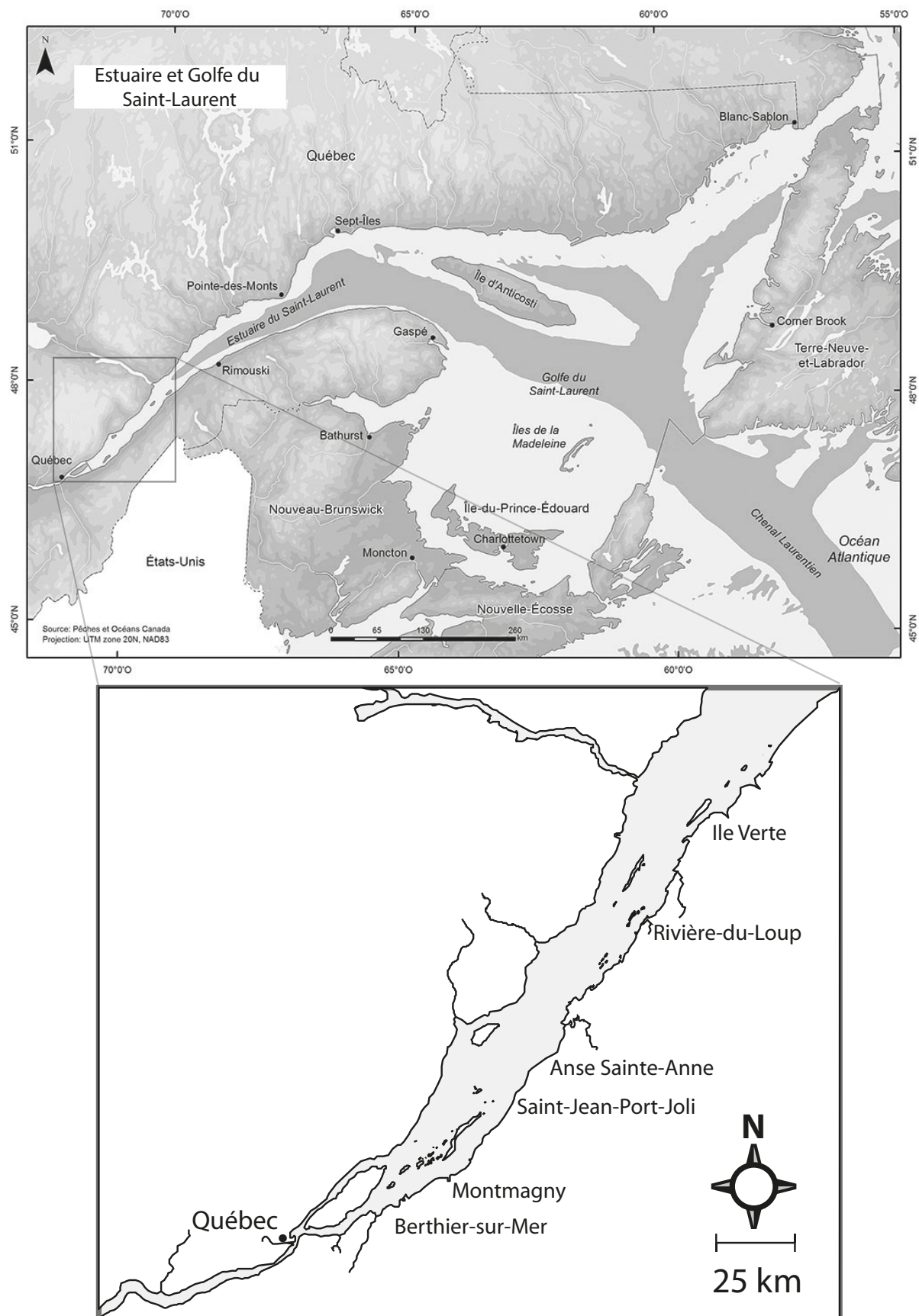


Figure 2. La zone de transition estuarienne du système de l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (modifié de Pêche et Océans Canada).

pour l'ensemble du fleuve en raison de sa sensibilité aux processus situés en amont et en aval de cette zone (Vincent et Dodson, 1999). Elle se caractérise par de forts gradients environnementaux, notamment de salinité (0,5-25 PSU), de température (en été: 24°C-16°C) et de matière en suspension. Par ailleurs, la circulation estuarienne créée par l'effet cumulé des courants d'eau douce provenant du fleuve Saint-Laurent et des courants de marée semi-diurnes (3-5 m d'amplitude) permet la création de forts courants pouvant atteindre 3m·s⁻¹ (Simons et collab., 2010). Cela provoque un mélange homogène de la colonne d'eau en amont et partiellement stratifiée en aval. Ces propriétés physiques et hydrographiques contribuent à prolonger le temps de résidence hydraulique et ainsi maintenir les particules organiques et inorganiques en suspension, engendrant ainsi une zone de turbidité maximale permanente (ZTM; Frenette et collab., 1995; Simons et collab., 2006; 2010). Dans la ZTE, la communauté zooplanctonique est composée de 3 assemblages distincts, stables au fil des saisons et dont la répartition spatiale dépend essentiellement de la salinité et de la stratification verticale (Bousfield et collab., 1975; Laprise et Dodson, 1994; Winkler et collab., 2003; Winkler et collab., 2005). L'assemblage d'eau douce soumis aux marées est dominé par les larves véligères du bivalve *Dreissena polymorpha* et de crustacés comme *Bosmina longirostris* et *Gammarus* spp. En aval, dans une gamme d'une salinité comprise entre 0,5 et 6 psu, un nouvel assemblage estuarien est dominé par le copépode *Eurytemora affinis* ainsi que les mysidacés (*Neomysis americana* et *Mysis stenolepis*). Finalement, en aval aux salinités plus élevées, un assemblage d'espèces euryhalines et marines remplace la communauté estuarienne. Ce dernier assemblage est composé des espèces de crustacées telles que *Acartia* spp., *Eurytemora herdmanni*, *Calanus* spp., *Mysis littoralis*, les euphausiacés et les chaetognathes (Bousfield et collab., 1975; Laprise et Dodson, 1994; Winkler et collab., 2003). Même si *Eurytemora affinis* domine seulement l'assemblage estuarien, ce complexe d'espèces cryptiques est aussi présent, mais en moins grande densité, tout au long de la zone de transition estuarienne (Winkler et collab., 2008; Favier et Winkler, 2014).

Diversité génétique du complexe d'espèces *E. affinis* et sa répartition spatiale

Dans la ZTE, nos travaux, basés sur la différenciation d'une séquence de 652 pb du gène mitochondrial de la cytochrome oxydase I, ont révélé l'existence de 2 espèces d'*Eurytemora* (*E. affinis* et *E. herdmanni*), ainsi que 3 groupes génétiquement distincts d'*E. affinis* (Winkler et collab., 2008). La diversité génétique du complexe cryptique d'*E. affinis* dans la ZTE se caractérise par une divergence moyenne entre le clade A et le clade NA de 12,4 % (modèle Tamura-Nei). Cette grande divergence génétique entre ces groupes intraspécifiques et leurs présences conjointes dans l'estuaire suggère que cette région constitue une zone de contact secondaire. Le maintien de ces groupes à la suite d'un contact secondaire peut être attribuable à des barrières qui limiteraient le flux génique et

ainsi maintiendraient l'intégrité génétique de chacun des 2 clades (Knowlton, 2000; Schluter, 2001; Bilton et collab., 2002). Parmi les barrières habituellement responsables d'isolats génétiques, on peut citer les phénomènes physiques (courants, fronts), biologiques (isolement reproducteur pré- ou post-zygotique; Lee, 2000) ou écologique (c'est-à-dire tolérance à la salinité, répartition, migration verticale et préférence alimentaire). Le long de la rive sud, ces groupes génétiques sont géographiquement séparés selon un gradient « amont-aval » (figure 3). Les eaux peu profondes et oligohalines de la zone comprise entre Berthier-sur-Mer et Montmagny sont caractérisées par la présence du clade Atlantique (clade A) alors que les eaux mésohalines, de Saint-Jean-Port-Joli jusqu'à l'anse Sainte-Anne, sont fortement dominées par le clade Nord-Atlantique (clade NA; figure 3). La seconde espèce, *E. herdmanni*, est présente dans les eaux plus salées au niveau de Rivière-du-Loup. Les eaux beaucoup plus salées et chaudes des marelles de l'île Verte abritent un troisième groupe génétique d'*E. affinis*, lequel est constitué du clade Atlantique (Winkler et collab., 2008). La grande distance génétique par paire (F_{ST} : 0,2-0,3), statistiquement significative, indique que le clade A est génétiquement subdivisé entre les populations de l'eau douce (Berthier et Montmagny) et les populations en aval situées dans les marelles de l'île Verte. Cette subdivision génétique pourrait être le résultat d'une restriction du flux génique entre amont et aval, causée par la présence du clade NA et d'*E. herdmanni* au centre de la ZTE, qui agirait comme une barrière par exclusion compétitive. À l'inverse du clade A, le clade NA ne montre pas de subdivision génétique, ce qui suggère une population panmictique au centre de la ZTE (Winkler et collab., 2008). Ainsi, il existe une ségrégation spatiale très surprenante du complexe d'espèces cryptiques d'*E. affinis* dans la ZTE, malgré un hydrodynamisme intense et de forts courants de marée (Winkler et collab., 2008). Cette dernière peut être expliquée par différents mécanismes physiques et biologiques.

Facteurs physiques : advection et dispersion

La ZTE possède une colonne d'eau bien mélangée à partiellement stratifiée, variant avec les cycles de marée, ainsi qu'un temps de résidence des particules élevé (Simons et collab., 2006; 2010). De ce fait, le partitionnement géographique des 2 clades est surprenant, car les processus hydrodynamiques très intenses présents dans la ZTE devraient homogénéiser la répartition des 2 clades. Cependant, il est fort probable que *E. affinis* démontre un comportement natatoire afin de contrôler sa position verticale. En effet, les migrations verticales dans la colonne d'eau en fonction des cycles de marée, phénomène déjà observé chez d'autres populations d'*E. affinis* (Runge et Simard, 1990; Hough et Naylor, 1992; Kimmerer et collab., 1998; Schmitt et collab. 2011), permettraient d'allonger le temps de résidence dans des habitats spécifiques. Ce phénomène a par ailleurs déjà été modélisé dans la ZTE pour les larves de moules zébrées (*Dreissena polymorpha*: Simons et collab., 2006). Toutefois, outre les capacités natatoires,

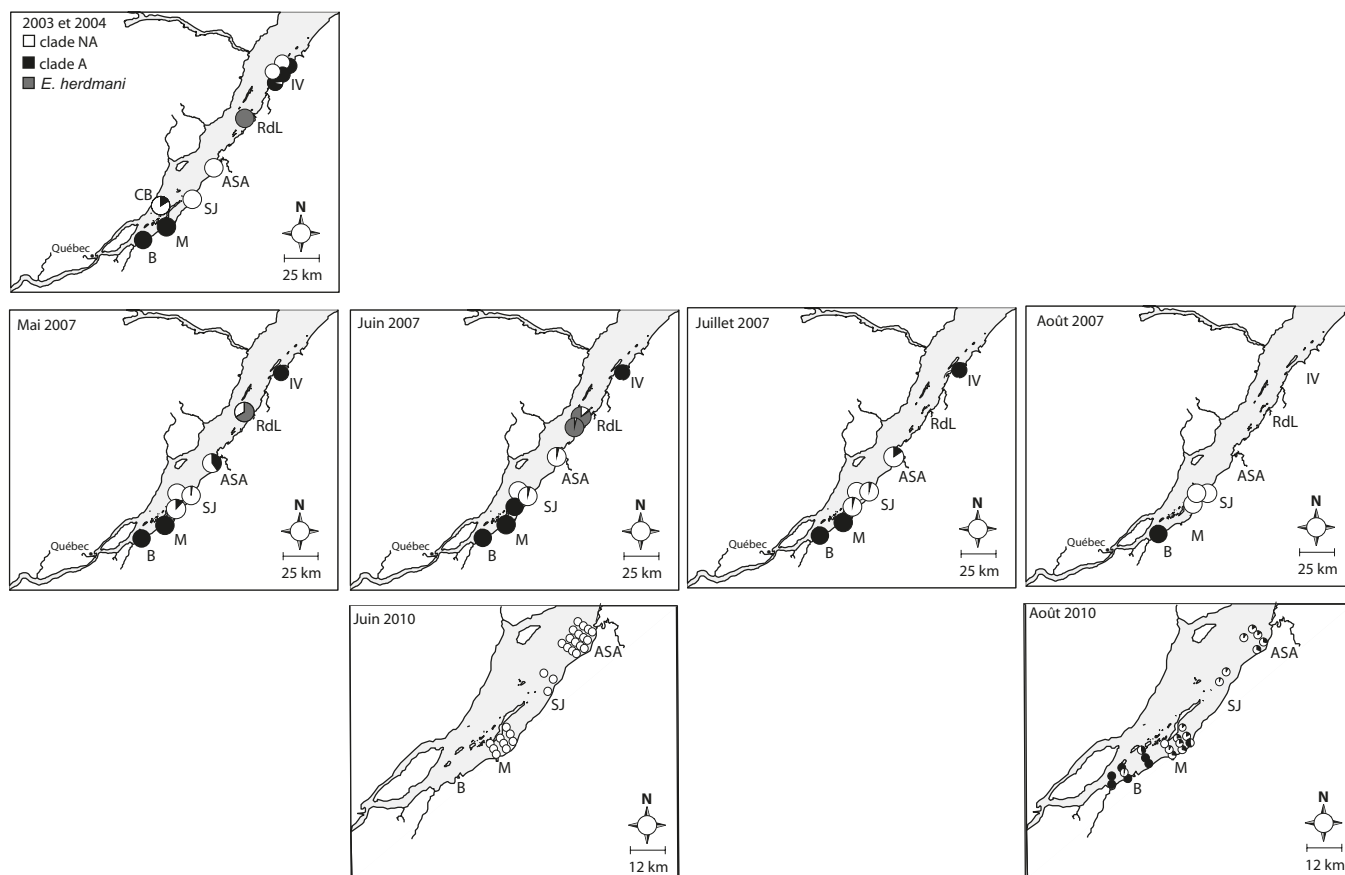


Figure 3. Répartition spatiale et temporelle d'*Eurytemora* spp., des clades Atlantique (noir), Nord Atlantique (blanc) et d'*E. herdmani* (gris) en 2003-2004 (sommaire, Winkler et collab., 2008), en 2007 (Winkler, non publié) et en 2010 (concentrée sur la MTZ, Favier et Winkler, 2014). En août 2007, il n'y avait pas de données disponibles aux stations BSA, RdL et IV. Les abréviations des endroits d'échantillonnage sont B : Berthier-sur-Mer, M : Montmagny, SJ : Saint-Jean-Port-Joli, ASA : Anse Sainte-Anne, RdL : Rivière-du-Loup, IV : île Verte et CB : Cap Brulé.

cette ségrégation spatiale pourrait également être facilitée par différents phénomènes physiques. Dans ce sens, St. Onge-Drouin et collab. (2014) ont mis en évidence que la dispersion lagrangienne pourrait être un des mécanismes physiques susceptibles d'expliquer la ségrégation entre les 2 clades. En se basant sur la modélisation numérique, les auteurs ont révélé la présence de barrières physiques limitant le transport des particules entre les différentes masses d'eau. En effet, entre Montmagny (dominé par le clade A) et Saint-Jean-Port-Joli (dominé par le clade NA), une barrière physique s'installe environ 1 heure après la marée haute et persiste pendant 3 à 4 heures à chaque cycle de marée (St. Onge-Drouin et collab., 2014; figure 4). Ces mécanismes physiques pourraient donc jouer un rôle dans la ségrégation entre ces 2 clades. Cependant, ces mécanismes ne sont pas permanents et n'existent qu'à certains moments du cycle de marée. Aussi, l'absence de barrières physiques permanentes implique que d'autres facteurs, notamment biotiques (p. ex. tolérance aux variations de salinité et de température, disponibilité de nourriture, comportement trophique), viennent s'ajouter aux facteurs physiques pour expliquer le maintien de la ségrégation.

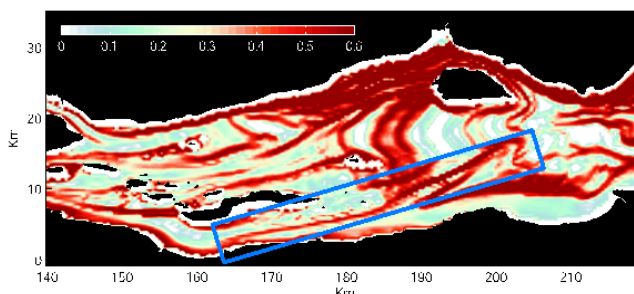


Figure 4. Modélisation numérique des zones de dispersion dans la ZTE. Dans le rectangle, on voit une crête de dispersion importante pour la séparation des clades (extrait de St. Onge-Drouin et collab., 2014).

La tolérance à des variations de salinité et de température

E. affinis a été décrit comme une espèce estuarienne euryhaline et eurytherme (Jeffries, 1962; Laprise et Dodson, 1994). Néanmoins, cette définition ne prend pas en considération les différences potentielles entre les clades de ce

complexe. Des études récentes ont démontré que certains clades pouvaient être présents dans une vaste gamme de salinité et de température, pendant que d'autres semblent avoir une fenêtre environnementale plus limitée (Lee et Petersen, 2002; 2003). Par exemple, le clade A est présent dans les marelles très salées et très chaudes de l'île Verte, ainsi que dans les eaux douces des Grands Lacs et du lac Saint-Jean (Québec). À l'opposé, le clade NA n'est présent que dans les eaux saumâtres et ne semble pas être en mesure de coloniser les eaux douces (Lee, 1999; 2000; Winkler et collab., 2008). Ainsi, la salinité pourrait apparaître comme un des principaux facteurs responsables de cette ségrégation. Cependant, l'étude de Winkler et collab. (2008) portait de 2 années consécutives, de sorte qu'il est possible que la ségrégation spatiale entre les 2 clades ne soit pas permanente dans le temps. En 2007, le patron général de distribution observé dans l'espace et le temps a confirmé la ségrégation, car la distribution des 2 clades était similaire sur une période de mai à août (figure 3, données non publiées). En 2010, une étude utilisant une échelle spatiale plus fine de la répartition de ces 2 clades (28 stations distribuées selon le gradient de salinité sur 60 km; figure 2; Favier et Winkler, 2014) a révélé que le complexe d'espèces d'*E. affinis* n'était finalement pas distribué selon le gradient de salinité.

En juin 2010, le clade A était totalement absent dans la zone échantillonnée, même dans les eaux douces (0,1 psu) et chaudes qu'il domine habituellement. Ainsi, seul le clade NA fut trouvé dans toute la ZTE (soit de 0,1 à 20 psu), alors que ce clade est habituellement associé aux eaux saumâtres (> 0,5 psu). Au mois d'août 2010, les 2 clades étaient présents dans toute la ZTE, et leur ségrégation était beaucoup moins prononcée que par les années précédentes (figure 3; Favier et Winkler, 2014). Dans les eaux douces (0,1 psu) et chaudes (23 °C), le clade A dominait le clade NA, alors que dans les eaux plus salées (12 psu) et plus froides (17 °C), le clade NA dominait le clade A. Par ailleurs, 1 zone où les 2 clades coexistaient a été rencontrée dans les eaux où la salinité variait de 0,35 à 2 psu et les températures de 21,5 à 22,5 °C (figures 3 et 5; Favier et Winkler, 2014). Ces résultats suggèrent que la présence du clade NA dans les eaux de faibles salinités < 0,2 psu (eaux douces) serait possible sous certaines conditions de températures, mais limitée quand celle-ci augmente pendant l'été. Ainsi, cette étude à plus fine échelle a mis en évidence que la variabilité dans la répartition géographique des 2 clades ne peut être expliquée uniquement par la salinité, suggérant que d'autres facteurs, cette fois biotiques, pourraient influencer l'aire de répartition de chacun des clades.

Il a été démontré que la tolérance à la salinité des organismes capables de réguler leur pression osmotique interne telle qu'*E. affinis* (Lee et collab., 2011; 2012), était fonction de la nourriture disponible (Lee et collab., 2013; Hammock et collab., 2016). En laboratoire, Lee et collab. (2013) ont mis en évidence que les individus du clade NA, en eaux douces dans des conditions trophiques limitantes, n'étaient pas en mesure de survivre. Cependant, dans des conditions trophiques optimales, ce clade pouvait se maintenir (Lee et collab., 2013).

En comparant les concentrations de chlorophylle *a* (chl *a*) trouvées dans la ZTE en juin (Favier et Winkler, 2014), on a observé que la présence du clade NA dans la zone d'eau douce (< 0,2 psu, habitat J1) était associée à une concentration en chl *a* plus haute que dans les habitats en aval de la ZTE (figure 5). À l'inverse au mois d'août, le clade NA était absent en eau douce, pauvre en chl *a* (< 0,2 psu, habitat A1), mais très abondant dans l'habitat A2 (0,7 ± 0,1 psu) où il y avait une forte concentration de chl *a* (figure 5).

Les patrons de répartition des 2 clades d'*E. affinis* trouvés au fil des années suggèrent que la dynamique de la coexistence dans la ZTE est plus complexe qu'on ne le soupçonnait auparavant (figure 3). Le clade A pourrait exploiter la totalité de la ZTE; par contre, il domine seulement les habitats d'eau douce entre Berthier et Montmagny et ceux des marelles à île Verte. Le clade NA, quant à lui, se concentre principalement dans la zone saumâtre entre Saint-Jean-Port-Joli et l'anse Sainte-Anne. L'expansion de la répartition du clade NA vers les eaux douces montre que lorsque les conditions trophiques sont suffisantes pour probablement compenser le coût énergétique relié à l'osmorégulation en eaux douces, ce dernier est capable d'utiliser cet habitat. Ainsi, il apparaît que la ségrégation entre ces différents clades serait le résultat d'une combinaison de facteurs extrinsèques (c'est-à-dire les barrières physiques, les gradients de salinité et de température et la disponibilité de nourriture), mais aussi intrinsèques tels que leurs conditions physiologiques et leurs comportements trophiques.

Condition physiologique

Sous certaines conditions, chacun des 2 clades peut occuper et utiliser les habitats d'eau douce et saumâtre présents dans la ZTE. La persistance de leur différenciation génétique permet d'émettre l'hypothèse que les 2 clades se maintiennent dans des zones spécifiques en raison de leurs besoins physiologiques ou trophiques différents.

L'analyse de leurs réserves lipidiques (lipides neutres) a révélé que le clade A, dans l'habitat d'eau douce (Berthier-sur-Mer) et le clade NA, dans l'habitat d'eau saumâtre (Saint-Jean-Port-Joli), expriment des conditions physiologiques similaires (acides gras totaux: $26,2 \pm 1,8 \mu\text{g mg}^{-1}$ de matière sèche, tableau 1), malgré des conditions environnementales différentes en termes de salinité et de température. Ces résultats suggèrent que chacun des 2 clades soit bien adapté aux conditions environnementales dans leurs habitats respectifs (Cabrol et collab., 2015). Cependant dans le cas d'un changement brusque des conditions environnementales en simulant le passage par advection d'un habitat à un autre, les 2 clades, probablement à cause de leurs différences génétiques, ont montré des capacités d'acclimatation à court terme très différentes (Cabrol, 2013). Le passage des individus du clade A de l'eau douce à l'eau saumâtre n'engendre pas de variations significatives de leurs performances. Par contre, les performances des individus du clade NA sont significativement inférieures dans l'habitat d'eau douce ($0,15 \pm 0,02$ psu, $23 \pm 0,13$ °C) que dans leurs

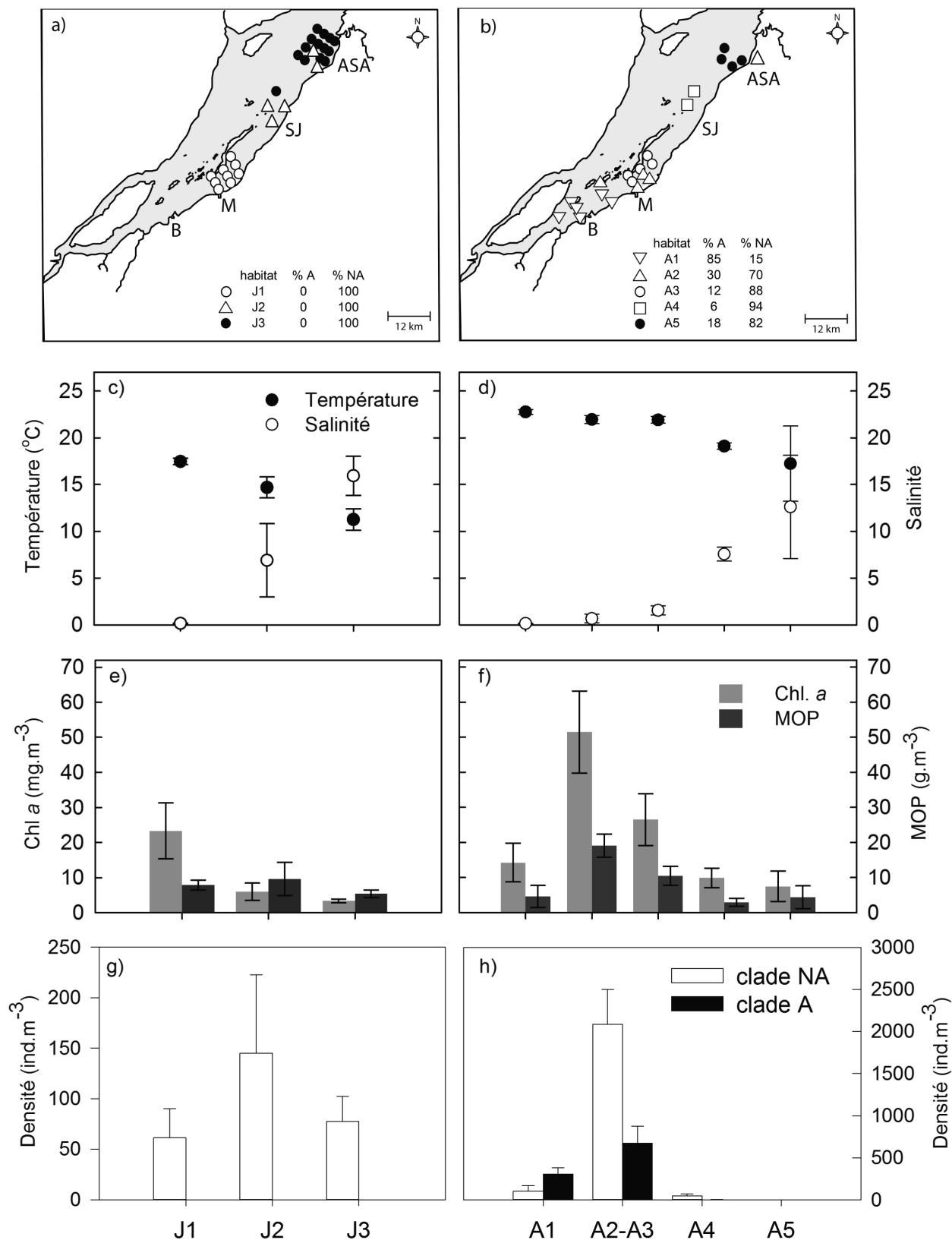


Figure 5. Cartes de répartition des habitats des 2 clades d'*E. affinis* (a) en juin et (b) en août 2010, déterminée selon les propriétés des masses d'eau, soit : la salinité, la température, la chl a et la MOP (c-f) ainsi que la densité des 2 clades d'*E. affinis* dans les habitats retrouvés (g) en juin (J1, J2, J3) et (h) en août 2010 (A1, A2-A3, A4, A5). Les barres d'erreurs représentent les intervalles de confiance de 95 % (extrait et modifié de Favier et Winkler, 2014).

Tableau 1. Composition des principaux groupes d'acides gras (%) retrouvés dans le clade Atlantique et Nord-Atlantique comparés avec ceux trouvés dans la MOP. Les sommes des classes de lipides (AGP et AGS) représentent la somme de tous les acides gras retrouvés (14 AGP et 14 AGS). L'acide docosahexaénoïque (DHA) et l'acide eicosapentaénoïque (EPA) sont indiqués séparément pour souligner leur potentiel comme marqueurs trophiques, respectivement pour les diatomés et les dinoflagellés. Les données des acides gras sont exprimées en % d'acides gras totaux (AGT). Les acides gras totaux sont exprimés en $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ de poids sec. Moyenne $\pm$ erreur type (données extraites et modifiées de Cabrol et collab. (2015).

	Clade Atlantique (n = 22)	Clade Nord Atlantique	MOP (n = 12)	Marqueurs trophiques	Références
Σ AGP (%)	45 $\pm$ 2,1	46,2 $\pm$ 2,0	20,9 $\pm$ 1,7		
20:5n3 (% EPA)	15,9 $\pm$ 1,1	17,8 $\pm$ 1	4,4 $\pm$ 0,7	Diatomés	Napolitano et collab., 1997
22:6n3 (% DHA)	8,1 $\pm$ 0,8	9,7 $\pm$ 0,6	2,2 $\pm$ 0,6	Dinoflagellés	Budge et Parrish, 1998
Σ AGS (%)	35,4 $\pm$ 2,1	30,1 $\pm$ 1,1	44,9 $\pm$ 2,1	Détritus / bactéries	Fahl et Kattner, 1993
AGT ($\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$)	24,1 $\pm$ 2,4	28,1 $\pm$ 2,8	6,8 $\pm$ 1,1		

MOP = matière organique particulaire; AGP = acides gras polyinsaturés; EPA = acide eicosapentaénoïque; DHA = acide docosahexaénoïque; AGS = acides gras saturés; AGT = acides gras totaux

habitats d'origine (saumâtres : 3,7 $\pm$ 0,2 psu, 20-22°C). Ainsi, le clade A est capable de s'acclimater rapidement à des conditions de salinité plus élevées et possède la capacité physiologique d'utiliser l'habitat du clade NA (Cabrol, 2013). Par exemple, en août 2010, les 2 clades coexistaient malgré l'abondance 10 fois plus faible du clade A (4 ind·m⁻³) que du clade NA (40 ind·m⁻³; Favier et Winkler, 2014). À l'inverse, le changement d'habitat du clade NA a été caractérisé par un fort taux de mortalité (c'est-à-dire 27 %) et une diminution, voire dans certains cas, une inhibition de la ponte chez les femelles, malgré des conditions trophiques favorables dans l'habitat d'eau douce (Cabrol, 2013). Bien que la quantité de réserves lipidiques des survivants du clade NA à la fin de l'expérience fût similaire dans leur habitat d'origine et dans l'habitat de transplantation, il se peut que l'énergie habituellement allouée à la ponte ait été allouée à la survie des individus. Dans ce sens, Souissi et collab. (2014) ont montré que, chez les populations d'*E. affinis* présentes en Europe, les femelles étaient capables d'utiliser leurs réserves lipidiques afin de compenser une forte variation de leurs conditions environnementales. En même temps, une diminution significative de leurs performances reproductives a été observée. Il est donc possible que l'inhibition de la ponte chez les individus du clade NA dans l'habitat d'eau douce représente un compromis entre les capacités reproductives et la survie sur une courte période de temps. Aussi, il est possible que la ségrégation spatiale entre ces 2 clades soit en partie attribuable à leur capacité d'osmorégulation (Lee et collab., 2011; 2012; 2013) et leur tolérance à des plus hautes températures (Beyrend-Dur et collab., 2009; Souissi et collab., 2014).

Comportement trophique et alimentation

La distribution des 2 clades d'*E. affinis* semble donc influencée par la salinité, mais aussi par la disponibilité en nourriture. En général, *E. affinis* a un comportement alimentaire considéré comme omnivore opportuniste (Hoffman et

collab., 2008). Cela lui permet de se nourrir aussi bien du phytoplancton (Hughes et collab., 2000 Tackx et collab., 2003), que du nanoplancton autotrophe et hétérotrophe (Gasparini et Castel, 1997), du microzooplancton (Hoffman et collab., 2008; Feike et Heerkloss, 2009), des détritus (Heinle et collab., 1977) et du bactérioplancton (Boak et Goulder, 1983). Plus spécifiquement dans la ZTE, plusieurs études (Martineau et collab., 2004; Pommier et collab., 2010; Favier, 2013; Cabrol et collab., 2015) ont mis en évidence qu'*E. affinis* est omnivore, avec cependant un comportement trophique sélectif en faveur du phytoplancton. La composition en acides gras des réserves lipidiques étant directement influencée par l'alimentation, les acides gras peuvent être utilisés comme marqueurs trophiques pour identifier les sources de nourriture consommée (Dalsgaard et collab., 2003).

La quantité d'acide docosahexaénoïque (DHA) et d'acide eicosapentaénoïque (EPA), qui sont des acides gras (AG) caractéristiques, respectivement, des dinoflagellés et des diatomées, était beaucoup plus élevée dans les lipides de réserve de chaque clade d'*E. affinis* par rapport à l'ensemble de la matière organique particulaire (MOP) disponible dans chaque habitat (tableau 1; Cabrol et collab., 2015). Ces résultats confirment les hypothèses basées sur l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote, qu'*E. affinis* est trophiquement découplé de la MOP (Martineau et collab., 2004; Barnard et collab., 2006; Favier, 2013). De plus, Favier (2013) a trouvé des différences entre le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP et les 2 clades d'*E. affinis* supérieures au fractionnement théorique de ≈ 1 ‰ entre les niveaux trophiques (McCutchan, 2003; Chew et collab., 2012). Cela indique que les 2 clades ne consommeraient pas la totalité de la MOP disponible (dominée par les détritus), mais sélectionneraient principalement le phytoplancton.

Spatialement, la signature isotopique $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP dans la ZTE n'était pas significativement différente entre les habitats d'eaux douces et d'eaux saumâtres (figure 6).

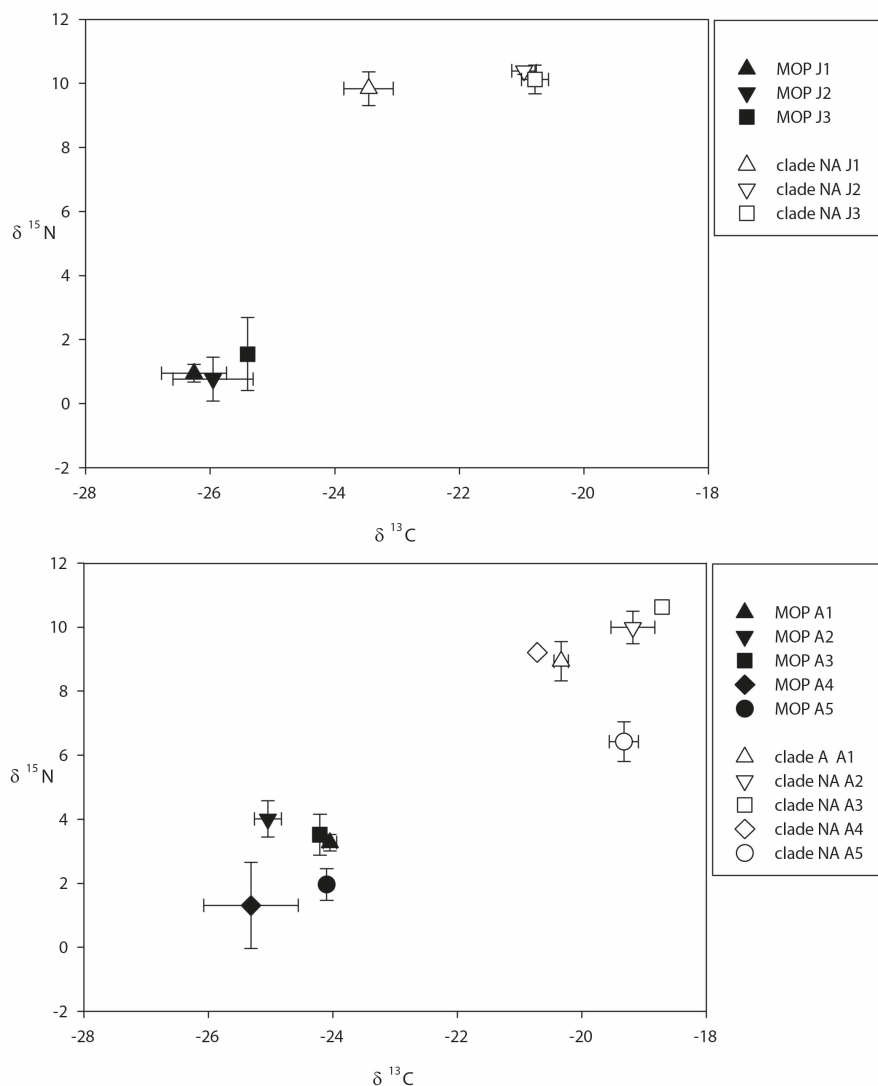


Figure 6. Rapports des isotopes stables $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de la matière organique particulaire (MOP) et des clades Atlantique (clade A) et Nord-Atlantique (clade NA) dans les différents habitats (1-5) en juin (J1-J3) et en août (A1-A5) 2010 (d'après Favier, 2014).

Cependant *E. affinis* a montré des différences intra- et interclades significatives dans leurs $\delta^{13}\text{C}$ (figure 6; Favier 2013). Un enrichissement du $\delta^{13}\text{C}$ a été enregistré chez les clades d'*E. affinis* présents dans les habitats d'eau saumâtre comparés aux clades présents dans l'habitat d'eau douce. Cette différence suggère une certaine sélectivité sur le phytoplancton. Malgré, qu'aucune donnée du $\delta^{13}\text{C}$ phytoplanctonique ne soit disponible pour l'année 2010, les données de Barnard et collab. (2006) montrent que les signatures du $\delta^{13}\text{C}$ algal se distinguent entre l'eau douce (-28 ‰ à -24 ‰) et l'eau saumâtre (-20 ‰ à -19 ‰) dans la ZTE. De plus, le $\delta^{13}\text{C}$ du clade NA (-23,5 ‰ $\pm$ 0,5 ‰; figure 6) dans l'habitat d'eau douce, en juin 2010, s'approchait beaucoup de la signature algale d'eau douce (Favier, 2013). Cependant, toutes autres signatures du $\delta^{13}\text{C}$ du clade NA dans les habitats d'eau saumâtre en juin (-20,6 ‰ $\pm$ 0,3 ‰) et août (-18,5 ‰ $\pm$ 0,1 ‰ à 20,5 ‰ $\pm$ 1 ‰; figure 6)

étaient similaires à la source de carbone algale des eaux saumâtres (Favier, 2013).

Bien que ces différences induites par la source alimentaire disponible ou par la différence de régime alimentaire interclades ne soient pas quantifiables (Favier, 2013), la source alimentaire semble avoir un effet significatif sur la signature isotopique du carbone d'*E. affinis*. En effet, dans les habitats en amont de la ZTE, le $\delta^{13}\text{C}$ tend à s'appauvrir indépendamment du clade.

Le complexe d'*E. affinis* dans son ensemble est considéré comme omnivore, tel que le montre sa position trophique de niveau 3 (Barnard et collab., 2006). Ces résultats ont été confirmés pour les 2 clades A et NA en 2010. En effet, il n'y avait pas de différences significatives de la signature isotopique $\delta^{15}\text{N}$ entre les 2 clades ni les habitats (excepté *E. affinis* dans l'habitat A5; figure 6; Favier, 2013). Cependant au niveau qualitatif, les 2 clades se distinguent dans leur comportement trophique. Les profils en acides gras se différencient entre les clades d'*E. affinis*, suggérant des diètes différentes, malgré des sources d'alimentation potentielles similaires dans les 2 habitats (tableau 1; Cabrol et collab., 2015). Bien que les 2 clades montrent une forte accumulation des acides gras marqueurs trophiques des algues, leur profil lipidique diverge (tableau 1). Le clade A semble s'alimenter en plus grande proportion de matière organique (détritus) et de bactéries (libres ou attachées) que le clade NA (tableau 1). Cette différence alimentaire pourrait être attribuable aux gains énergétiques liés à une alimentation plus riche en acide gras saturée (AGS), plutôt qu'en acides gras polyinsaturés (AGP). En effet, les AGS étant plus facilement mobilisables que les AGP, ils permettent un gain énergétique (Langdon et Waldock, 1981). Comparativement aux algues qui sont majoritairement composées d'AGP (Johns et collab., 1979; Volkman et collab., 1989), les détritus et les bactéries sont plus riches en AGS (Perry et collab., 1979; Galap et collab., 1999; Meziane et collab., 1997, 2006). Or, le coût énergétique relié à l'osmorégulation en eau douce étant supérieur à celui relié à l'utilisation d'habitat d'eau saumâtre (Lee et collab., 2011; 2012; 2013), il est probable que le clade A s'alimente préférentiellement sur ces composées pour compenser les

besoins énergétiques plus grands reliés à l'osmorégulation en eau douce, comparativement au clade NA, présent en eau saumâtre (Cabrol et collab., 2015)

Rôle dans le réseau trophique

Les évolutions spatio-temporelles de la population *E. affinis* reflètent son importance dans le réseau trophique de la ZTE. La pression de broutage exercée par le complexe d'espèces *E. affinis* est capable de réduire la biomasse autotrophe dans les eaux saumâtres (Winkler et collab., 2003). Par ailleurs, la diminution des populations d'*E. affinis* (tous clades confondus) durant la période estivale, suivie de l'augmentation de celle-ci à l'automne, semble liée à la dynamique des prédateurs (Laprise et Dodson, 1994). Les prédateurs les plus importants du zooplancton dans la ZTE du Saint-Laurent sont les 2 espèces sympatriques de mysidacés, *Mysis stenolepis* et *Neomysis americana*. *M. stenolepis* s'alimentent préférentiellement sur les jeunes stades (copépodites) d'*E. affinis*, tandis que la prédation de *N. americana*, qui est de plus petite taille, vise principalement les nauplii d'*E. affinis* (Winkler et collab., 2003; 2007). De plus, *E. affinis* est une proie importante pour de nombreuses espèces de poissons utilisant la ZTE comme zone d'alevinage (Sirois et Dodson, 2000; Yoneyama, 2004; Martino et Houde, 2013), notamment l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) et le poulamon (*Microgadus tomcod*) et plus récemment, le bar rayé (*Morone saxatilis*). Durant le mois de juin, les larves de l'éperlan et du poulamon se trouvent dans l'assemblage zooplanctonique estuarien (Dodson et collab., 1989; Laprise et Dodson, 1990; Sirois et Dodson, 2000; Yoneyama 2004). En grandissant, le poulamon migre en aval de la ZTE vers des eaux plus froides et plus salées (Couillard et collab., 2011). La migration de l'éperlan vers la partie amont de l'ZTE est liée à une augmentation significative de la disponibilité de ces proies (Sirois et Dodson, 2000; Yoneyama 2004). Les larves d'éperlan modifient leur régime alimentaire en fonction de leur taille au cours de l'été, en choisissant les copépodites d'*E. affinis* en début d'été et des stades adultes plus tard dans la saison (Yoneyama, 2004). Lorsqu'il atteint sa taille adulte, l'éperlan arc-en-ciel se nourrit principalement de mysidacés, d'amphipodes et de crevettes (Lecomte et Dodson, 2004; 2005). Par ailleurs, les larves de poulamon montrent toujours une préférence marquée pour les adultes d'*E. affinis* (Yoneyama, 2004). Malgré cette forte relation trophique, il est peu probable que le taux d'ingestion de ces 2 espèces de poissons ait un impact marqué sur la biomasse des copépodes (Winkler et collab., 2003). Cependant, la question sur la quantification du transfert d'énergie de chaque clade d'*E. affinis* vers les niveaux trophiques supérieurs dans le ZTE se pose pour mieux comprendre le fonctionnement de cette zone d'alevinage.

Conclusion

Le complexe d'espèces d'*E. affinis*, qui démontre une hétérogénéité génétique considérable, se distribue spatialement dans la zone de transition selon les conditions environnementales et ses capacités écophysiologiques. Cela résulte en une ségrégation géographique des 2 clades en général, où chacun d'eux domine dans des habitats différents. Bien que l'activité natatoire ainsi que l'hydrodynamisme dans la ZTE puissent aider à garder chacun des 2 clades dans des habitats distincts, ces derniers semblent exploiter les habitats en fonction de leurs tolérances physiologiques vis-à-vis de la salinité et de la disponibilité des ressources trophiques. Ainsi, le clade A, dominant dans les eaux douces (< 0,2 psu) mais présent tout au long de l'ETZ, se distingue du clade NA par son comportement trophique. En effet, il semble s'alimenter davantage ou, du moins, accumuler des acides gras saturés (plus riches en énergie) à partir principalement des détritus et des bactéries, comparativement au clade NA. Cette différence de comportement alimentaire, en l'absence de différence entre les habitats, peut être causée par des besoins physiologiques plus grands afin de compenser les coûts énergétiques liés à l'osmorégulation en eau douce. Cependant, le clade NA domine dans les eaux saumâtres de l'ETZ. Sa répartition semble limitée par les faibles salinités (< 0,2 psu), les températures élevées en été et la disponibilité en phytoplancton. Bien que les 2 clades démontrent une alimentation omnivore en se situant sur le troisième niveau trophique, elle est sélective et fortement axée sur le phytoplancton. Nos études ont démontré une séparation des niches écologiques des 2 clades à l'échelle spatiale, mais aussi temporelle. La coexistence des 2 clades du complexe d'*E. affinis* dans l'ZTE paraît être basée sur les interactions entre ces différents facteurs intrinsèques et extrinsèques, ce qui confirme le paradoxe du plancton (Hutchinson, 1961). Par contre, les 2 clades d'*E. affinis* ne répondent pas au paradigme écomorphologie (Wainwright et Reilly, 1994) puisqu'il n'existe pas d'exclusion compétitive évidente, malgré une similarité morphologique entre les 2 clades bien qu'une différenciation écologique semble présente.

Remerciements

Nous aimerions remercier Catherine Lambert Koizumi qui nous a invités à contribuer à ce numéro thématique sur le fleuve et le golfe du Saint-Laurent. Nous remercions chaleureusement nos collaborateurs qui ont participé aux recherches présentées ici. Les études étaient principalement financées par les fonds du CRSNG à la découverte de GW ainsi que par des fonds du CRSNG projets stratégiques (un sur la moule zébrée et un sur la biodiversité des organismes holoplanctoniques). Cela représente une contribution au regroupement stratégique du FRQNT Québec-Océan. ◀

Références

- ALEKSEEV, V.R. et A. SOUISSI, 2011. A new species within the *Eurytemora affinis* complex (Copepoda: Calanoida) from the Atlantic Coast of USA, with observations on eight morphologically different European populations. *Zootaxa*, 2767 : 41-56.
- BARNARD, C., C. MARTINEAU, J.-J. FRENETTE, J.-J. DODSON et V.-F. WARWICK, 2006. Trophic position of zebra mussel veligers and their use of dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography*, 51 : 1473-1484.
- BEYREND-DUR, D., S. SOUISSI, D. DEVREKER, G. WINKLER et J.-S. HWANG, 2009. Life cycle traits of two transatlantic populations on *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida): Salinity effect. *Journal of Plankton Research*, 31 : 713-728.
- BILTON, D.T., J. PAULA et J.D.D. BISHOP, 2002. Dispersal, genetic differentiation and speciation in estuarine organisms. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55 : 937-952.
- BOAK, A.C. et R. GOULDER, 1983. Bacterioplankton in the diet of the calanoid copepod *Eurytemora* sp. in the Humber estuary. *Marine Biology*, 73 : 139-149.
- BOUSFIELD, E.L., G. FILTEAU, M. O'NEIL et P. GENTES, 1975. Population dynamics of zooplankton in the middle St. Lawrence estuary. *Estuary Research*, 1 : 325-351.
- BUDGE, S.M. et C.-C. PARRISH, 1998. Lipid biogeochemistry of plankton, settling matter and sediments in Trinity Bay, Newfoundland. *Fatty acids and Organic Geochemistry*, 29 : 1547-1559.
- CABROL, J., 2013. Étude de l'alimentation et de la condition physiologique du complexe d'espèces cryptiques d'*Eurytemora affinis* dans la zone de transition estuarienne du Saint-Laurent. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 148 p.
- CABROL, J., G. WINKLER et R. TREMBLAY, 2015. Physiological condition and differential feeding behaviour in the cryptic species complex *Eurytemora affinis* in the St. Lawrence estuary. *Journal of Plankton Research*, 37 : 372-387.
- CHEW, L.W., V.-C. CHONG, K. TANAKA et A. SASEKUMAR, 2012. Phytoplankton fuels? The energy flow from zooplankton to small nekton in turbid mangrove waters. *Marine Ecology Progress Series*, 469 : 7-24.
- CLOERN, J.E., 2007. Habitat connectivity and ecosystem productivity: Implications from a simple model. *American Naturalist*, 169 : E21-E33.
- COUILLARD, M., G. CABANA, J. DERY, G. DAIGLE et J.J. DODSON, 2011. Ontogenetic habitat shifts of the Atlantic tomcod (*Microgadus tomcod*) across an estuarine transition zone. *Estuaries and Coasts*, 34 : 1234-1245.
- DALSGAARD, J., M. ST-JOHN, G. KATTNER, D. MÜLLER-NAVARRA et W. HAGEN, 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment: A review. *Advances in Marine Biology*, 46 : 225-340.
- DAVID, V., B. SAUTOUR et P. CHARDY, 2007. The paradox between the long-term decrease of egg mass size of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* and its long-term constant abundance in a highly turbid estuary (Gironde estuary, France). *Journal of Plankton Research*, 29 : 377-389.
- DEVREKER, D., S. SOUISSI, J.-C. MOLINERO, D. BEYREND-DUR, F. GOMEZ et J. FORGET-LERAY, 2010. Tidal and annual variability of the population structure of *Eurytemora affinis* in the middle part of the Seine estuary during 2005. *Estuaries Coastal and Shelf Science*, 89 : 245-255.
- DODSON, J.-J., J.-C. DAUVIN, G.-R. INGRAM et B. D'ANDLEJAN, 1989. Abundance of larval rainbow smelt (*Osmerus mordax*) in relation to the maximum turbidity zone and associated macroplanktonic fauna of the Middle St. Lawrence Estuary. *Estuaries*, 12 : 66-81.
- FAHL, K. et G. KATTNER, 1993. Lipid-content and fatty-acid composition of algal communities in sea-ice and water from the Weddell sea (Antarctica). *Polar Biology*, 13 : 405-409.
- FAVIER, J.-B., 2013. Détermination de la niche écologique du complexe d'espèces *Eurytemora affinis* dans la zone de transition estuarienne du Saint-Laurent. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 124 p.
- FAVIER, J.-B. et G. WINKLER, 2014. Coexistence, distribution patterns and habitat utilization of the sibling species complex *Eurytemora affinis* in the St. Lawrence estuarine transition zone. *Journal of Plankton Research*, 36 : 1247-1261.
- FEIKE, M. et R. HEERKLOSS, 2009. Does *Eurytemora affinis* (Copepoda) control the population growth of *Keratella cochlearis* (Rotifera) in the brackish water Darß – Zingst Lagoon (southern Baltic Sea)? *Journal of Plankton Research*, 31 : 571-576.
- FREDERIKSEN, M., M. EDWARDS, A.-J. RICHARDSON, N.-C. HALLIDAY et S. WANLESS, 2006. From plankton to top predators: Bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology*, 75 : 1259-1268.
- FRENETTE, J.-J., W.-F. VINCENT, J.-J. DODSON et C. LOVEJOY, 1995. Size-dependent variations in phytoplankton and protozoan community structure across the St. Lawrence transition region. *Marine Ecology Progress Series*, 120 : 99-110.
- GALAP, C., P. NETCHITAILO et F. LEBOULENFER, 1999. Variations of fatty acid contents in selected tissues of the female dog cockle (*Glycymeris glycymeris* L., Mollusca, Bivalvia) during the annual cycle. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 122 : 241-254.
- GASPARINI, S. et J. CASTEL, 1997. Autotrophic and heterotrophic nanoplankton in the diet of the estuarine copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia bifilosa*. *Journal of Plankton Research*, 19 : 877-890.
- HAMMOCK, B.G., S. LESMEISTER, I. FLORES, G.S. BRADBURY, F.H. HAMMOCK et S.J. TEH, 2016. Low food availability narrows the tolerance of the copepod *Eurytemora affinis* to salinity, but not to temperature. *Estuaries and Coasts*, 39 : 189-200.
- HARDIN, G., 1960. The competitive exclusion principle. *Science*, 131 : 1292-1297.
- HEINLE, D.-R., R.-P. HARRIS, J.-F. USTACH et D.-A. FLEMER, 1977. Detritus as food for estuarine copepods. *Marine Biology*, 40 : 341-353.
- HOFFMAN, J.C., D.-A. BRONK et J.-E. OLNEY, 2008. Organic matter sources supporting lower food web production in the tidal freshwater portion of the York River estuary, Virginia. *Estuaries and Coasts*, 31 : 898-911.
- HOUGH, A.-R. et E. NAYLOR, 1992. Endogenous rhythms of circatidal swimming activity in the estuarine copepod *Eurytemora affinis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 161 : 27-32.
- HUGHES, J.-E., L.-A. DEEGAN, B.-J. PETERSON, R.-M. HOLMES et B. FRY, 2000. Nitrogen flow through the food web in the oligohaline. *Ecology*, 81 : 433-452.
- HUTCHINSON, G.-E., 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist*, 95 : 137-145.
- JEFFRIES, I.-P., 1962. Salinity-space distribution of the estuarine copepod genus *Eurytemora*. *International Review of Hydrobiology*, 47 : 291-300.
- JOHNS, R.B., P.-D. NICHOLS et G.-J. PERRY, 1979. Fatty acid composition of ten marine algae from Australian water. *Phytochemistry*, 18 : 799-802.
- KIMMEL, D.-G., W.-D. MILLER et M.-R. ROMAN, 2006. Regional scale climate forcing of mesozooplankton dynamics in Chesapeake Bay. *Estuaries and Coasts*, 29 : 375-387.
- KIMMERER, W.-J., J.-R. BURAU et W.-A. BENNETT, 1998. Tidally-oriented vertical migration and position maintenance of zooplankton in a temperate estuary. *Limnology and Oceanography*, 43 : 1697-1709.
- KNOWLTON, N., 1993. Sibling species in the sea. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 24 : 189-216.
- KNOWLTON, N., 2000. Molecular genetic analyses of species boundaries in the sea. *Hydrobiologia*, 420 : 73-90.
- LAACKMANN, S., H. AUER et M. KOCHZIUS, 2012. Evolution in the deep sea: Biological traits, ecology and phylogenetics of pelagic copepods. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65 : 535-546.
- LANGDON, C.-J. et M.-I. WALDOCK, 1981. The effect of algal and artificial diets on the growth and fatty acid composition of *Crassostrea gigas spat*. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 61 : 431-440.
- LAPRISE, R. et J.-J. DODSON, 1990. The mechanism of retention of pelagic tomcod, *Microgadus tomcod*, larvae and juveniles in the well-mixed part of the St. Lawrence Estuary. *Environmental Biology of Fishes*, 29 : 293-302.
- LAPRISE, R. et J.-J. DODSON, 1994. Environmental variability as a factor controlling spatial patterns in distribution and species diversity of zooplankton in the St. Lawrence Estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 107 : 67-81.
- LECOMTE, F. et J.-J. DODSON, 2004. Role of early life-history constraints and resource polymorphism in the segregation of sympatric populations of an estuarine fish. *Evolutionary Ecology Research*, 6 : 631-658.

- LECOMTE, F. et J.-J. DODSON, 2005. Distinguishing trophic and habitat partitioning among sympatric populations of the estuarine fish *Osmerus mordax* Mitchell. *Journal of Fish Biology*, 66: 1601-1623.
- LEE, C.-E., 1999. Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis*. *Evolution*, 53: 1423-1434.
- LEE, C.-E., 2000. Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate "populations." *Evolution*, 54: 2014-2027.
- LEE, C.-E. et B.-W. FROST, 2002. Morphological stasis in the *Eurytemora affinis* species complex (Copepoda: Temoridae). *Hydrobiologia*, 480: 111-128.
- LEE, C.-E. et C.-H. PETERSEN, 2002. Genotype-by-environment interaction for salinity tolerance in the freshwater invading copepod *Eurytemora affinis*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75: 335-344.
- LEE, C.-E. et C.-H. PETERSEN, 2003. Effect of developmental acclimation on adult salinity tolerance in the freshwater-invading copepod *Eurytemora affinis*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76: 296-301.
- LEE, C.-E., M. KIERGAARD, G.-W. GELEMBIUK, B.-D. EADS et M. POSAVI, 2011. Pumping ions: Rapid parallel evolution of ionic regulation following habitat invasions. *Evolution*, 65: 2229-2244.
- LEE, C.-E., M. POSAVI et G. CHARMANTIER, 2012. Rapid evolution of body fluid regulation following independent invasions into freshwater habitats. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 625-633.
- LEE, C.-E., W.-E. MOSS, N. OLSON, C.-K. FONGCHING, Y.-M. CHANG et K.-E. JOHNSON, 2013. Feasting in fresh water: Impacts of food concentration on freshwater tolerance and the evolution of food $\times$ salinity response during the expansion from saline into fresh water habitats. *Evolutionary Applications*, 6: 673-689.
- MARTINEAU, C., W.-F. VINCENT, J.-J. FRENETTE et J.-J. DODSON, 2004. Primary consumers and particulate organic matter: Isotopic evidence of strong selectivity in the estuarine transition zone. *Limnology and Oceanography*, 49: 1679-1686.
- MARTINO, E.-J. et E.-D. HOUE, 2010. Recruitment of striped bass in Chesapeake Bay: Spatial and temporal environmental variability and availability of zooplankton prey. *Marine Ecology Progress Series*, 409: 213-228, doi:10.3354/meps08586.
- MCCUTCHAN, J.-H., W.-M. LEWIS, C. KENDALL et C.-C. MCGRATH, 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102: 378-390.
- MEZIANE, T., L. BODINEAU, C. RETIÈRE et G. THOURNELIN, 1997. The use of lipid markers to examine sources of organic matter and its incorporation into food web of the intertidal salt marsh-flat ecosystem, Mont Saint Michel Bay, France. *Journal of Sea Research*, 38: 47-58.
- MEZIANE, T., F. D'AGATA et S.-Y. LEE, 2006. Fate of mangrove organic matter along a subtropical estuary: Small-scale exportation and contribution to the food of crab communities. *Marine Ecology Progress Series*, 312: 15-27.
- MOUNY, P., J.-C. DAUVIN, C. BESSINETON, B. ELKAÏM et S. SIMON, 1998. Biological components from the Seine estuary: First results. *Hydrobiologia*, 374: 333-347.
- NAPOLITANO, G.-E., R.-J. POLLERO, A.-M. GAYOSO, B.A. MACDONALD et R.J. THOMPSON, 1997. Fatty acids as trophic markers of phytoplankton blooms in the Bahia Blanca estuary (Buenos Aires, Argentina) and in Trinity Bay (Newfoundland, Canada). *Biochemical Systematics and Ecology*, 25: 739-755.
- PAULY, D., V. CHRISTENSEN, V. DALSGAARD, R. FROESE et F. TORRES Jr, 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, 279: 860-863.
- PERRY, G.J., J.K. VOLKMAN, R.B. JOHNS et H.J. BAVOR, 1979. Fatty acids of bacterial origin in contemporary marine sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 43: 1715-1725.
- POMMIER, J., J.-J. FRENETTE et H. GLÉMET, 2010. Relating RNA:DNA ratio in *Eurytemora affinis* to seston fatty acids in a highly dynamic environment. *Marine Ecology Progress Series*, 400: 143-154.
- RUNGE, J.-A. et Y. SIMARD, 1990. Zooplankton of the St. Lawrence estuary: The imprint of physical processes on its composition distribution. Dans: EL-SABH M.I. et N. SILVERBERG (éd.). *Oceanography of a large-scale estuarine system: The St. Lawrence*. Springer, New York, Coastal and Estuary Studies, 39, p. 296-320.
- SCHMITT, F.G., D. DEVREKER, G. DUR et S. SOUSSI, 2011. Direct evidence of tidally oriented behavior of the copepod *Eurytemora affinis* in the Seine estuary. *Ecological Research*, 26: 773-780.
- SCHLUTER, D., 2001. Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 372-380.
- SIMONS, R.-D., S.-G. MONISMITH, L.-E. JOHNSON, G. WINKLER et F.-J. SAUCIER, 2006. Zooplankton retention in the estuarine transition zone of the St. Lawrence estuary. *Limnology and Oceanography*, 51: 2621-2631.
- SIMONS, R.-D., S.-G. MONISMITH, F.-J. SAUCIER, L.-E. JOHNSON et G. WINKLER, 2010. Modeling stratification and baroclinic flow in the estuarine transition zone of the St. Lawrence Estuary. *Atmosphere-Ocean*, 48: 132-146.
- SIROIS, P. et J.-J. DODSON, 2000. Influence of turbidity, food density and parasites on the ingestion and growth of larval rainbow smelt *Osmerus mordax* in an estuarine turbidity maximum. *Marine Ecology Progress Series*, 193: 167-179.
- SLATER, S.-B. et R.-D. BAXTER, 2014. Diet, prey selection, and body condition of age-0 Delta Smelt, *Hypomesus transpacificus*, in the Upper San Francisco Estuary. *San Francisco Estuary and Watershed Science*, 12: 1-24.
- SOUSSI, A., S. SOUSSI et B.W. HANSEN, 2014. Physiological improvement in the copepod *Eurytemora affinis* through thermal and multi-generational selection. *Aquaculture Research*, DOI: 10.1111/are.12675.
- ST-ONGE-DROUIN, S., G. WINKLER, J.-F. DUMAIS et S. SENNEVILLE, 2014. Hydrodynamics and spatial separation between two clades of a copepod species complex. *Journal of Marine Systems*, 129: 334-342. doi: 10.1016/j.jmarsys.2013.07.014.
- TACKX, M.-L.-M., P.-J.-M. HERMAN, S. GASPARINI, X. IRIGOIEN, R. BILLIONES et M.-H. DARO, 2003. Selective feeding of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in temperate estuaries: Model and field observations. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 56: 305-311.
- TACKX, M.-L.-M., N. de PAUW, R. VAN MIEGHEM, F. AZÉMAR, A. HANNOUTI, S. VAN DAMME, F. FIER, N. DARO et P. MEIRE, 2004. Zooplankton in the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. Spatial and temporal patterns. *Journal of Plankton Research*, 26: 133-141.
- VINCENT, W.-F. et J.-J. DODSON, 1999. The St. Lawrence River, Canada-USA: The need for an ecosystem-level understanding of large rivers. *Japanese Journal of Limnology*, 60: 29-50.
- VOLKMAN, J.-K., S.-W. JEFFREY, P.-D. NICHOLS, G.-I. ROGERS et C.-D. GARLAND, 1989. Fatty acid and lipid composition of 10 species of microalgae used in mariculture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 128: 219-240.
- WAINWRIGHT, P.C. et S.M. REILLY, 1994. *Ecological morphology: Integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago, 376 p.
- WINKLER, G., J.-J. DODSON, N. BERTRAND, D. THIVIERGE et W.-F. VINCENT, 2003. Trophic coupling across the St. Lawrence River estuarine transition zone. *Marine Ecology Progress Series*, 251: 59-73.
- WINKLER, G., P. SIROIS, L.-E. JOHNSON et J.-J. DODSON, 2005. Invasion of an estuarine transition zone by *Dreissena polymorpha* veligers had no detectable effect on zooplankton community structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62: 578-592.
- WINKLER, G., C. MARTINEAU, J.-J. DODSON, W.-F. VINCENT et L.-E. JOHNSON, 2007. Trophic dynamics of two sympatric mysid species in an estuarine transition zone. *Marine Ecology Progress Series*, 332: 171-187.
- WINKLER, G., J.-J. DODSON et C.-E. LEE, 2008. Heterogeneity within the native range: Population genetic analyses of sympatric invasive and non-invasive clades of the freshwater invading *Eurytemora affinis*. *Molecular Ecology*, 17: 415-430.
- YONEYAMA, H., 2004. Impact écologique des larves de la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) sur les larves de poisson de la zone de turbidité maximale de l'estuaire du Saint-Laurent. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, 54 p.