

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAITRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

ANDA STUPARU

VARIATIONS SPATIALES ET TEMPORELLES DE LA BIOMASSE  
ET DE LA QUALITÉ NUTRITIONNELLE DU PÉRIPHYTON DANS  
UN LAC FLUVIAL (LAC SAINT-PIERRE, QUÉBEC) ET LES  
EFFETS SUR LA CROISSANCE D'UN HERBIVORE BENTHIQUE  
(*HYALELLA AZTECA*)

JUIN 2008

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire a été rédigé selon le règlement des études des cycles supérieurs, suivant les articles 136 à 138 du règlement. Selon ces normes le mémoire du programme de 2<sup>ième</sup> cycle en Sciences de l'Environnement peut-être présenté sous forme d'article scientifique plutôt que sous forme de mémoire traditionnel et il peut être rédigé dans une autre langue que le français, respectivement la langue de publication de la revue scientifique d'intérêt.

Avec l'accord de mes directeurs de recherche, le Professeur Jean-Jacques Frenette et la Professeure Hélène Glémet, l'article scientifique issu de mon projet de recherche sera soumis à un périodique scientifique (*Freshwater Biology*). Le présent mémoire contient un résumé substantiel rédigé en français (Chapitre 1), et un article scientifique rédigé en anglais (Chapitre 2). Les tableaux et les figures auxquels on fait référence dans les Chapitres 1) et 2) sont présentés à la fin du mémoire. La forme de présentation de l'article scientifique ici (nombre des figures, dimension du texte, etc.) sera modifiée lors de sa soumission à la revue scientifique mentionnée plus haut pour correspondre aux exigences des éditeurs.

## REMERCIEMENTS

En plus de constituer une expérience académique forte importante sur le trajet professionnel de chacun d'entre nous, la réalisation d'un projet de maîtrise est une belle occasion de s'enrichir soi-même et de lier des belles amitiés. J'aimerais donc remercier tous ceux et celles qui m'ont accueilli et appris tant des choses pendant mon parcours ici, au cours de ces trois dernières années. Leur appui a été très précieux pour moi et leur présence très chère. Premièrement je suis très reconnaissante envers mes deux directeurs de recherche, le Professeur Jean-Jacques Frenette et la Professeure Hélène Glémet, qui m'ont guidé, aidé et encouragé pendant ce long processus. Ce sont d'excellents chercheurs et mentors et des très belles personnes. Leur grande expertise a été une source d'apprentissage très riche pour moi et a rendu la réalisation de ce projet possible. Je tiens aussi à remercier les Docteurs Andrea Bertolo et Marie-André Fallu qui ont accepté de corriger mon mémoire. Leurs critiques et commentaires pertinents m'ont beaucoup appris. J'ai eu l'occasion pendant ces trois années de faire beaucoup de belles connaissances mais j'aimerais surtout remercier l'équipe du laboratoire du Dr Frenette : Pascale Lavallée, Daniel Pouliot, Patrice Thibeault, Jean-François Lapierre, ainsi que Dominique Desroches, Marianne Lefebvre et Guillaume Blanchette Martineau - dont l'aide sur le terrain a été beaucoup appréciée. Sans leur passion pour la recherche, leur bon humour, et leur dynamisme, cette aventure n'aurait pas été si belle. Je remercie Bidénam Kakou pour son aide dans le laboratoire ainsi que son amitié si chère. J'ai aussi eu la chance de profiter de l'expérience de Marie-Andrée Fallu, Carl Martin, Geneviève Trudel et Didier M'Radamy. Je voulais remercier tout le groupe de recherche du GRÉA, professeurs et étudiants, dont les travaux, l'attitude et la passion ont été un exemple pour moi durant tout ce temps, et en particulier le Dr François Darchambeau dont l'appui au laboratoire et les commentaires scientifiques ont contribué à l'avancement de mon projet. Je voudrais remercier profondément tous ces gens merveilleux.

## RÉSUMÉ

Ce projet de recherche comportait trois volets principaux. Le premier volet visait à analyser les variations spatiales et temporelles de la biomasse et de la qualité nutritionnelle du périphyton dans le lac Saint-Pierre, à trois stations aux caractéristiques physico-chimiques distinctes (Fig. 1). Pour ce faire, des substrats artificiels ont été installés à ces stations de façon à permettre la colonisation par le périphyton du lac. Les substrats artificiels étaient constitués de quatre tuiles en céramique à surface lisse réunies sur un support en polyéthylène et soutenues par deux briques permettant d'éviter le recouvrement par les sédiments. Cette expérience *in situ* était accompagnée du suivi temporel du niveau de l'eau, de la température de l'eau, de la quantité de lumière disponible pour la croissance des algues benthiques à ces stations, et des concentrations en nutriments dans l'eau, durant la période d'échantillonnage se déroulant de mai à août 2004. Les plus importantes variations en biomasse (chl *a* et poids sec du périphyton) ont été rencontrées aux stations nord amont et sud aval. Les stations du sud présentaient généralement plus de biomasse algale sur les substrats artificiels que la station au nord. Les variations de la biomasse du périphyton étaient liées au niveau d'eau, à l'azote totale (TN) dans l'eau et à la quantité de lumière disponible sous l'eau exprimée en fonction du coefficient d'atténuation de la lumière disponible pour la photosynthèse ( $K_d$  PAR) et de la matière organique chromophorique dissoute (CDOM). La biomasse ne variait pas entre les périodes de haut et bas niveau d'eau pour les stations du sud. Cependant, pour la station située sur la rive nord, il y avait plus de biomasse durant la période de bas niveau d'eau qu'en période de haut niveau d'eau. Le contenu en phosphore dans le périphyton, n'a pas montré des variations spatiales importantes entre le nord et le sud. Les échantillons de périphyton prélevés au mois d'août étaient relativement plus riches en phosphore que ceux échantillonnés au mois de juillet. Il n'y avait pas de relation évidente entre les niveaux d'eau et la concentration en phosphore total (PT) de l'eau ainsi que la teneur en phosphore du périphyton. Cependant les concentrations

en PT de l'eau étaient relativement plus élevées en août qu'en juillet. Nous avons utilisé les structures de communautés algales en tant qu'indicateurs de la qualité alimentaire du périphyton, en se basant sur les relations taxon – qualité alimentaire disponibles dans la littérature. Le groupe des diatomées est reconnu, par exemple, pour son contenu en acides gras essentiels élevé en comparaison avec les chlorophytes et les cyanobactéries. La distribution des taxons dans les structures de communauté a montré des variations spatiales de la qualité alimentaire du périphyton entre le nord et le sud, notamment entre les stations nord amont et sud aval. Le sud aval présentait l'abondance absolue de diatomées la plus élevée, tandis que dans le nord amont, elles constituaient l'abondance relative du périphyton la plus élevée. Entre le sud amont et le sud aval, on a observé que les abondances absolues et relatives des diatomées étaient plus élevées en aval qu'en amont. Les abondances absolues des taxons, du sud et du nord présentaient des variations temporelles en fonction des changements de niveau d'eau tandis que du point de vue des abondances relatives, seulement les sites du sud variaient entre les niveaux d'eau. Le deuxième volet de ce projet consistait à réaliser deux expériences d'alimentation avec des individus de *Hyaella azteca* (Amphipode) incubés en laboratoire. Les individus ont été nourris de périphyton du lac ayant colonisé les substrats artificiels durant juillet et août 2004, respectivement, et la croissance instantanée a été mesurée à l'aide des ratios ARN: ADN. Nous n'avons pas observé des différences significatives de croissance instantanée chez les consommateurs utilisés dans les expériences d'alimentation. Ce résultat est en désaccord avec notre hypothèse initiale sur la réponse des consommateurs aux variations dans la biomasse du périphyton et dans sa qualité nutritionnelle (structure de communauté d'algues). Une possible explication pour cela est que les teneurs en phosphore (P) du périphyton (0.2% du poids sec) étaient inférieures aux teneurs de P chez *H. azteca* (0.6% du poids sec), ce qui diminuerait la synthèse d'ARN (dont le P est une composante essentielle), ralentissant ainsi le taux de croissance instantanée. Une deuxième explication pour ce résultat est que les taux de croissance (ARN: ADN) des individus n'ont pas varié

parce que les individus de *H. azteca* étaient en présence de qualité alimentaire similaire. Les communautés algales sur les substrats artificiels ont été soumises aux conditions environnementales similaires (lumière et température contrôlés) durant nos expériences en laboratoire. Ceci nous permet de formuler l'hypothèse que cela a déterminé des changements au sein de communautés des algues en fonction des nouvelles conditions auxquelles elles ont été exposées, et par la suite les différences de qualité alimentaire du périphyton provenant des trois stations ont été minimisées. Le troisième volet de cette étude a été d'identifier la période optimale de réponse en croissance de *H. azteca* et de suivre l'évolution temporelle du signal de croissance ainsi que de la teneur en phosphore de son organisme. Pour ce faire, une troisième expérience d'alimentation a été réalisée au cours de l'été 2005. Nous avons observé que la réponse optimale en croissance instantanée (ARN: ADN) de *H. azteca* se manifestait après une période entre 4 heures et 24 heures après s'être alimenté. La teneur en phosphore de *H. azteca* est plus élevée chez les juvéniles avec 1.1% en poids sec chez des individus âgés de ~ 8 jours. La teneur en phosphore décroît ensuite dans le temps avec 0.6 % de diminution en poids sec après 8 jours d'expérience, chez des individus âgés de ~ 16 jours. Les observations du troisième volet de ce projet nous permettent d'indiquer qu'une autre explication à l'absence de différence dans la croissance de *H. azteca* serait d'avoir manqué la période optimale de réponse en croissance des individus analysés. À notre connaissance, la croissance instantanée de *H. azteca*, et le temps de réponse du rapport ARN: ADN en fonction des conditions de sa nourriture n'ont pas été présentés ailleurs dans la littérature. La relation RNA – P chez les consommateurs benthiques a été également rarement abordée. Nos résultats représentent donc une contribution nouvelle à la compréhension de la réponse physiologique de *H. azteca* à la nourriture consommée.

Ce mémoire est organisé en deux chapitres. Le premier chapitre est rédigé en français et il présente une synthèse du travail réalisé et du document en anglais. Il contient un résumé du projet de recherche, l'introduction situant l'étude dans le contexte de recherche et soulignant les études pertinentes et les principales questions posées, la

description de l'aire d'étude et ses caractéristiques pertinentes pour l'étude réalisée, la méthodologie utilisée, une synthèse des résultats obtenus, la discussion et les conclusions, ainsi que les références bibliographiques non-citées dans la deuxième partie. Le deuxième chapitre est rédigé en anglais sous forme d'article scientifique et il contient un court résumé, une introduction, les matériels et les méthodes utilisés, les résultats obtenus, la discussion et les conclusions.



## TABLE DES MATIÈRES

<b>AVANT-PROPOS.....</b>	<b>I</b>
<b>REMERCIEMENTS .....</b>	<b>II</b>
<b>RÉSUMÉ .....</b>	<b>III</b>
<b>TABLE DES MATIÈRES.....</b>	<b>VII</b>
<b>LISTE DE FIGURES .....</b>	<b>X</b>
<b>LISTE DE TABLEAUX.....</b>	<b>XII</b>
<b>LISTE DES SYMBOLES ET ABRÉVIATIONS .....</b>	<b>XIV</b>
<b>CHAPITRE I    RÉSUMÉ DU PROJET DE RECHERCHE .....</b>	<b>1</b>
<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>2</b>
<b>AIRE D'ÉTUDE.....</b>	<b>9</b>
Le lac Saint-Pierre.....	9
<b>MATÉRIEL ET MÉTHODES .....</b>	<b>11</b>
Le choix des sites et des périodes d'échantillonnage.....	11
Les variables environnementales .....	11
L'échantillonnage du périphyton en milieu naturel .....	12
La biomasse du périphyton .....	13
Le contenu en phosphore particulaire du périphyton.....	14
La structure de communauté du périphyton.....	15
Le transfert trophique .....	15
L'expérience d'alimentation .....	15
Le suivi temporel de la réponse en croissance instantanée (ratio ARN : ADN) chez les individus de <i>Hyaella azteca</i> .....	16
Le traitement statistique des données.....	17
<b>RÉSULTATS.....</b>	<b>18</b>
Les variables environnementales .....	18
L'analyse du périphyton.....	18
La biomasse.....	18
Le contenu en phosphore .....	19

Structure de communauté.....	19
Taux de croissance de <i>Hyaella azteca</i> .....	20
L'expérience d'alimentation 2004 .....	20
L'expérience d'alimentation 2005 .....	21
<b>DISCUSSION .....</b>	<b>22</b>
Biomasse du périphyton.....	22
Structure des communautés d'algues.....	24
Contenu en phosphore du périphyton .....	25
Taux de croissance des consommateurs benthiques ( <i>Hyaella azteca</i> ).....	25
<b>CONCLUSIONS .....</b>	<b>27</b>
<b>RÉFÉRENCES NON-CITÉES DANS L'ARTICLE.....</b>	<b>28</b>
<b>CHAPITRE II ARTICLE SPATIAL AND TEMPORAL VARIATIONS OF PERIPHYTON BIOMASS AND NUTRITIONAL QUALITY IN A FLUVIAL LAKE (LAC SAINT - PIERRE, QUÉBEC) AND THE EFFECTS ON THE GROWTH OF A BENTHIC HERBIVORE (HYALELLA AZTECA).....</b>	<b>31</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>32</b>
<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>34</b>
<b>MATERIAL AND METHODS.....</b>	<b>41</b>
STUDY AREA .....	41
SAMPLING STRATEGY .....	42
Environmental variables.....	42
Experimental growth of periphyton in Lac Saint-Pierre .....	43
Periphyton biomass .....	44
Periphyton phosphorus content.....	44
Periphyton community structure .....	45
Trophic transfer.....	46
Experimental setup.....	46
Time-course of growth response.....	47
STATISTICAL APPROACH .....	48
Periphyton biomass .....	48
Periphyton nutritional quality indicators.....	49
Community structure.....	49
Phosphorus in periphyton.....	49
<i>Hyaella azteca</i> growth .....	50
<b>RESULTS .....</b>	<b>51</b>
Environmental variables.....	51

Periphyton samples .....	52
Biomass indicators .....	52
Nutritional quality indicators .....	53
Periphyton phosphorus content .....	53
Periphyton community structure .....	53
Spatial and temporal variations of algae absolute abundances .....	54
Spatial and temporal variations of algae relative abundances .....	55
Environmental variables influencing community structure .....	56
Absolute abundances.....	56
Relative abundances.....	56
Trophic transfer to <i>Hyaella</i> .....	58
Time course of growth response .....	58
<b>DISCUSSION .....</b>	<b>59</b>
Environmental variables influencing the periphyton biomass .....	59
Environmental variables influencing periphyton nutritional quality .....	61
Periphyton elemental composition.....	61
Periphyton community structure .....	62
The effect of periphyton biomass and nutritional quality on the trofic transfer to a benthic consumer ( <i>H. azteca</i> ).....	65
<b>CONCLUSIONS .....</b>	<b>68</b>
<b>ACKNOWLEDGEMENTS.....</b>	<b>70</b>
<b>REFERENCES.....</b>	<b>71</b>
<b>ANNEXE .....</b>	<b>108</b>

## LISTE DE FIGURES

FIGURE 1.: Lac Saint-Pierre with station locations (A - South upstream, B – South downstream, C - North upstream, D - in a natural marsh).....	79
FIGURE 2: Daily average water levels (depths) for north and south water masses for Lac Saint-Pierre (Fisheries and Oceans Canada/ Marine Environmental Data Services) from 19 May to 14 August 2004 (LWL – low water level, and HWL – high water level). Quadrates indicate the periphyton sampling periods. ....	80
FIGURE 3: Water temperature in Lac Saint-Pierre from the time of installation of artificial substrates (May) to the time of their removal (July and August). Quadrates indicate the periphyton sampling periods (LWL – low water level, and HWL – high water level).....	81
FIGURE 4: Light in water as CDOM (A.) and Kd PAR (B.) values at the three stations in Lac Saint-Pierre from May (the artificial substrates installation) to August 2004. Quadrates indicate the periphyton sampling periods (LWL – low water level, and HWL – high water level). ....	82
FIGURE 5: The concentrations of total nitrogen (A.) and of total phosphorus (B.) in lake water at the three sites during the sampling period (of water and periphyton). Quadrates indicate the periphyton sampling periods (LWL – low water level, and HWL – high water level). ....	83
FIGURE 6: An artificial substrate with four tiles to be colonized by the periphyton after placement at each station in Lac Saint-Pierre. ....	84
FIGURE 7: Periphyton organic dry weight (A.) and chlorophyll <i>a</i> (B.) at the three sites in Lac Saint-Pierre from July (low water level period - LWL) to August (high water level period - HWL).....	85
FIGURE 8: Phosphorus content of periphyton from the three stations in Lac Saint-Pierre in July (low water level period - LWL) and August (high water level period - HWL).....	86
FIGURE 9: Absolute abundances of algae groups of periphyton from north upstream (A.), south upstream (B.), and south downstream (C.) in Lac Saint-Pierre during July (low water level period) and August (high water level period).....	87
FIGURE 10: Relative abundances of algae groups of periphyton from north upstream (A.), south upstream (B.), and south downstream (C.) in Lac Saint-Pierre during July (low water level period) and August (high water level period).....	88
FIGURE 11: Relative abundances (expressed as % of cells/ mm of artificial substrate) for the dominant species of diatoms found on the substrates at the three stations in Lac Saint-Pierre during July (low water level period) and August (high water level period).....	90
FIGURE 12: Diatoms species found on the artificial substrates. ....	91
FIGURE 13: The incubation system used for <i>Hyaella</i> feeding experiments.....	92
FIGURE 14: Inside the thermostatic bath, the aquariums with lake water and tiles colonized with periphyton.....	92
FIGURE 15: Instantaneous growth (RNA: DNA ratio) (A.) and biomass (DNA concentration) (B.) of <i>Hyaella</i> individuals fed for twenty days with periphyton	

- FIGURE 15: Instantaneous growth (RNA: DNA ratio) (A.) and biomass (DNA concentration) (B.) of *Hyalella* individuals fed for twenty days with periphyton sampled in July (LWL) and August (HWL) 2004 at three stations in Lac Saint-Pierre. Values are presented as means  $\pm$  SE, n varies between 3-14; 10-15, for LWL and HWL respectively. Control represents RNA: DNA ratios and DNA concentration for young *Hyalella* individuals before the start of experiment (8 days old, fed Tetra Min Fish Food). S. downstr. – South downstream, S. upstr. – South upstream, N. upstr. – North upstream. .... 93
- FIGURE 16: RNA: DNA ratios (A.) and DNA concentration (B.) during the 8 day time course where *Hyalella* was fed periphyton grown in a natural marsh of Lac Saint-Pierre. Values are presented as means  $\pm$  SE, n = 20. Those values with no common letters are significantly different (one-way ANOVA's, Tukey's test,  $p < 0.05$ ) ..... 94
- FIGURE 17: The relationship between %P of *Hyalella* individuals and RNA concentration during the 8 day time course. RNA values are presented as means  $\pm$  SE, n=13-30. Those RNA values with no common letter are significantly different. .... 95

## LISTE DE TABLEAUX

TABLE 1.: Comparison of $K_d$ PAR in water values for all stations and sampling periods (two-way ANOVA).....	96
TABLE 2: Comparison of CDOM concentrations in water for all stations and sampling periods (two-way ANOVA). .....	96
TABLE 3: Comparison of TN concentrations in water for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA).....	97
TABLE 4: Comparison of TP concentrations in water for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA).....	97
TABLE 5: Comparison of periphyton chlorophyll <i>a</i> concentrations for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA). .....	98
TABLE 6: Comparison of periphyton ash free dry weight for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA). .....	98
TABLE 7: Environmental variable predicting the variations in the periphyton chlorophyll <i>a</i> concentration for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression). .....	99
TABLE 8: Environmental variables predicting the variations in the periphyton ash free dry weight for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression). .....	99
TABLE 9: Comparison of periphyton chlorophyte absolute abundancies for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA). .....	100
TABLE 10: Comparison of periphyton diatom absolute abundancies for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA). .....	100
TABLE 11: Comparison of periphyton cyanobacteria absolute abundancies for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA). .....	101
TABLE 12: Comparison of periphyton chlorophyte relative abundancies for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA). .....	101
TABLE 13: Comparison of periphyton diatom relative abundancies for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA). .....	102
TABLE 14: Comparison of periphyton cyanobacteria relative abundancies for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA). .....	102
TABLE 15: Environmental variables predicting the variations in periphyton chlorophytes absolute abundancies ( $ab_{abs}$ chlo) for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression backward stepwise).....	103

TABLE 16: Environmental variable predicting the variations in periphyton diatoms absolute abundancies ( $ab_{abs}$ diat) for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression forward stepwise). .....	104
TABLE 17: Environmental variables predicting the variations in periphyton cyanobacteria absolute abundancies ( $ab_{abs}$ cyan) for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression backward stepwise).....	105
TABLE 18: Environmental variables predicting the variations in periphyton diatoms relative abundancies ( $ab_{rel}$ diat) for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression backward stepwise). .....	106
TABLE 19: Environmental variables predicting the variations in periphyton cyanobacteria relative abundancies ( $ab_{rel}$ cyan) for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression backward stepwise).....	107

## LISTE DES SYMBOLES ET ABRÉVIATIONS

Acides gras poly-insaturés : PUFA

Acides gras mono-insaturés : MUFA

Acide  $\alpha$  - linoléique : ALA ou 18:3 $\omega$ 3

Acide docosahexaénoïque : DHA ou 22:6  $\omega$ 3

Acide eicosapentanoïque : EPA ou 20:5  $\omega$ 3

ADN : acide désoxyribonucléique

ARN : acide ribonucléique

CDOM : carbone organique dissous chromophorique

Chl *a* : chlorophylle *a*

DW : poids sec sans cendre (français) / «dry weight » (anglais)

COD : carbone organique dissous

Nomenclature des acides gras utilisés: n: m $\omega$ p ou n = le nombre d'atomes de carbone dans la molécule, m = le nombre des doubles liaisons, et  $\omega$ p = la position de la première double liaison par rapport à la terminaison méthylée. Par exemple l'acide gras 20:5  $\omega$ 3 (eicosapentanoïque) est un acide gras poly-insaturé avec 20 atomes de carbone dans sa molécule, 5 doubles liaisons, dont la première est située à 3 carbones distance de la terminaison méthylée (CH<sub>3</sub>-).

PP : Phosphore particulaire

TN : Azote total

TP : Phosphore total



# **CHAPITRE I**

## **RÉSUMÉ DU PROJET DE RECHERCHE**

## INTRODUCTION

Une des mesures de la productivité d'un écosystème est l'efficacité du transfert trophique, soit disant l'efficacité du transfert de biomasse entre des niveaux trophiques successifs. L'étude du transfert trophique entre algues et herbivores a marqué un point tournant dans la recherche sur les écosystèmes aquatiques marins et continentaux, pendant la dernière décennie. Elle a permis le développement de théories et d'hypothèses révolutionnaires, telles que la théorie de la quantité versus la qualité nutritionnelle des algues pour la diète des herbivores (Cruz-Rivera et Hay, 2000, 2001; Hessen *et al.*, 2002), la théorie de l'équilibre stœchiométrique (la balance de l'énergie et des éléments chimiques) dans les interactions écologiques (Sterner et Elser, 2002), ou l'hypothèse du taux de croissance i.e. les demandes élevées en phosphore ribosomal du consommateur sont liées à la synthèse de l'acide ribonucléique, qui lui, exprimé en rapport avec le contenu total de l'acide désoxyribonucléique, constitue un indicateur de croissance (Elser *et al.*, 2000, 2003), etc.

Le concept de qualité nutritionnelle des algues a été intensément abordé une fois que des expériences d'alimentation réalisées avec des herbivores aquatiques ont révélé la capacité de ces consommateurs à sélectionner les espèces algales (Hargrave, 1970; Cruz-Rivera et Hay, 2000, 2001). Ces expériences ont conduit aux hypothèses sur l'importance des caractéristiques physiques (e.g.: la forme, les dimensions) des algues pour leur qualité nutritionnelle (bio-disponibilité, digestibilité) (Sterner et Hessen, 1994; Brett et Müller-Navarra, 1997). La quête sur la qualité nutritionnelle des algues ne s'arrêta cependant pas ici et la biochimie et la composition en éléments nutritifs des algues furent ensuite abordées. Plusieurs études se sont intéressées à l'assimilabilité de composants biochimiques (e.g.: acides gras, etc.) (Graeve *et al.*, 2005) et chimiques (e.g.: Cd, Zn, Se, N, P, etc.) des algues par les consommateurs (Xu et Yang, 2001). L'étude des acides gras essentiels (Graeve *et al.*, 2005), des

ratios stœchiométriques optimaux chez les algues (Redfield, 1934, 1958; Hillebrand et Sommer, 1999) et de l'équilibre stœchiométrique algue-herbivores (Hessen, 1992; Sterner et Elser, 2002) ont ajouté une nouvelle dimension (biochimique, moléculaire) au concept de la qualité nutritionnelle.

La qualité nutritionnelle des algues est souvent identifiée par le rapport stœchiométrique C: N: P ou par la composition et le rapport des acides gras essentiels (Bret et Müller-Navarra, 1997, Sterner et Hessen, 1994). En conformité avec la théorie de l'équilibre stœchiométrique (Sterner et Hessen, 1994; Sterner et Elser, 2002), les rapports C: N: P des algues doivent se rapprocher des rapports C: N: P des herbivores pour constituer une diète équilibrée, associée à une bonne qualité nutritionnelle. Plusieurs études ont associé la présence en abondance des acides gras essentiels (e.g.: l'acide eicosapentanoïque - EPA, l'acide docosahexaénoïque - DHA, l'acide linoléique – LA, etc.) chez les algues, à une qualité nutritionnelle supérieure (Bret et Müller-Navarra, 1997). Par la suite on a réussi à décrire la composition en acides gras essentiels par espèce d'algue considérée, en leur attribuant une qualité nutritionnelle (Li et Watanabe, 2001; Gugger *et al.*, 2002; Mansour *et al.*, 2005; Suba Rao *et al.*, 2005). Ces études montrent que les diatomées sont les plus riches en acides gras essentiels, ce qui les situe comme étant généralement de meilleure qualité nutritionnelle que les chlorophytes ou les cyanobactéries.

Plusieurs études ont démontré un impact de la quantité et la qualité nutritionnelle des algues sur la survie, le développement, la croissance et la reproduction des herbivores aquatiques (Sterner, 1997; Philips, 2002). Il y a même des modélisations de la réponse en croissance des consommateurs aquatiques à la qualité et quantité de leur nourriture (Hessen *et al.*, 2002).

Les études mentionnées précédemment présentent par contre quelques limitations. La plus importante est qu'elles abordent le transfert trophique de façon ponctuelle, à un

moment précis ou a une seule station (Stelzer et Lamberti, 2002). Une autre limitation est qu'elles utilisent généralement des cultures d'algues (Von Elert et Stampfl, 2000; Hessen *et al.*, 2002). Cela ne permet pas de saisir la variabilité naturelle (sous l'influence des facteurs environnementaux de contrôle) des facteurs qui déterminent la qualité nutritionnelle des algues. De plus, ces études se sont concentrées principalement sur le transfert trophique au niveau planctonique (Cruz-Rivera et Hay, 2001; Hessen *et al.*, 2002; Velasco et Navarro, 2002) tandis que moins d'informations sont disponibles au niveau benthique (Goedkoop *et al.*, 1998 Frost et Elser, 2002; Okomura *et al.*, 2002).

Notre étude s'intéresse au transfert trophique benthique entre les algues benthiques, (périphyton) et les herbivores benthiques. Le périphyton est constitué d'organismes autotrophes (e.g.: les algues) et hétérotrophes (e.g.: les bactéries) se développant sur des sédiments ou d'autres substrats (pierres, etc.) qui deviennent un indicateur de la qualité nutritionnelle locale.

La colonisation des substrats par périphyton peut se faire assez rapidement, la biomasse maximale pouvant être atteinte dans des conditions environnementales optimales en environ deux semaines (Stevenson, 1990). Les espèces colonisatrices varient en fonction de la saison et du type d'habitat mais les patrons de la colonisation sont relativement constants. Les premiers organismes à coloniser un substrat seraient les bactéries et les micro-organismes (protistes etc.). Viendraient ensuite les espèces algales adhérant fortement au substrat (e.g. *Achnanthydium minutissima*, *Cocconeis placentula*, structures basales de *Stigeoclonium* spp., etc.), suivies d'autres espèces capables de coloniser rapidement (e.g. *Cymbella* spp., *Fragillaria vaucherie*) ou des espèces à croissance verticale (e.g. *Gomphoneis herculeana*). En dernière étape apparaîtraient les taxons filamenteux ou qui forment des colonies tels que les chlorophytes ou les cyanobactéries (*Chladophora glomerata*, *Melosira varians*, *Homoeothrix* spp., *Lyngbya* spp., etc.) (selon Stevenson *et al.*,

1996). La colonisation des substrats et la succession naturelle des espèces algales dépendent de variables hydrologiques (e.g.: la vitesse du courant de l'eau, la profondeur ou la disponibilité de la lumière), chimiques (e.g.: les concentrations des nutriments dans l'eau), physiques (e.g.: la température de l'eau) et biotiques (e.g.: la pression par le broutage) ainsi que des caractéristiques du substrat à coloniser (e.g.: la texture). Le niveau d'eau modifie la quantité et la qualité de lumière (Frenette *et al.*, 2006) disponible pour la photosynthèse des algues (e.g.: périphyton) ainsi que la concentration en éléments chimiques et nutritifs du milieu (carbone, azote, phosphore). La lumière agit sur la biomasse, la structure de communauté des algues, leur composition en acides gras et en nutriments, le taux de croissance et la photosynthèse des algues (Arts et Rai, 1997; Hessen *et al.*, 1997; Wetzel, 2001; Hessen *et al.*, 2002). Il a été démontré qu'il y avait une augmentation de la concentration en chlorophylle *a* (indicateur de biomasse) dans le périphyton avec l'augmentation de l'intensité du PAR (Tank *et al.*, 2003). Il a également été démontré qu'une quantité élevée de lumière, disponible à la croissance des algues, se traduit finalement par une augmentation de la concentration en carbone (biomasse) dans les tissus par rapport aux concentrations d'azote et de phosphore, ce qui peut modifier la stœchiométrie des algues (le rapport C: N: P) (Urabe et Sterner, 1996; Hessen *et al.*, 2002). Le ratio stœchiométrique optimal trouvé pour le périphyton par Hillebrand et Sommer (1999) est C: N: P = 119: 17: 1. Les éléments nutritifs (azote, phosphore) peuvent modifier la qualité nutritionnelle des algues pour les herbivores (Hemmi et Jormalaien, 2002) surtout si elles se retrouvent dans une quantité importante ou participent à un processus métabolique ou chimique (synthèse d'ARN, synthèse ou activation des enzymes, etc.) essentiel aux herbivores. L'azote et le phosphore sont des composantes essentielles des enzymes (des protéines et acides aminés) impliquées dans la synthèse des acides gras chez les algues (Sprecher, 2000). La température de l'eau agit sur les caractéristiques physico-chimiques (concentrations en nutriments, pH, etc.) de la colonne d'eau. La température agit ainsi sur la photosynthèse des algues (Li, 1985) et sur leur composition chimique. La

composition spécifique du périphyton (Patrick, 1971) et la succession naturelle des communautés végétales sont influencés par la température de l'eau. Il a également été suggéré que la température peut influencer la présence ou l'absence de certains acides gras poly-insaturés (e.g.: l'acide hexadécatétraénoïque, 16: 4 $\omega$ 3) dans les algues (Thompson *et al.*, 1992; Jüttner, 2001). Cet acide, commun dans la composition des diatomées, a seulement été retrouvé chez les diatomées provenant des milieux à basses températures.

La croissance des consommateurs est une mesure de l'efficacité du transfert trophique algues-herbivores. Le rapport ARN: ADN est utilisé pour déterminer la croissance instantanée des organismes. Ainsi, un rapport élevé ARN: ADN peut indiquer un taux de croissance intense (Dortch *et al.*, 1983). La concentration en acide désoxyribonucléique (ADN) d'un organisme fait référence à l'accumulation en biomasse (Barber *et al.*, 1994). Le contenu en ADN des cellules est relativement constant et il a été suggéré que ce contenu soit fonction de la nourriture consommée à une période bien antérieure. Par contre, la composition cellulaire en acide ribonucléique (ARN) se modifie par rapport à la nourriture consommée récemment, ou en fonction de l'état physiologique, de la synthèse de protéines et de la croissance de l'organisme (Buckley *et al.*, 1999). Le taux de croissance des organismes dépend du type d'espèce, du stade de développement, de la température, du stade physiologique de l'individu (nourrit – affamé; sain - malade), et de la quantité et de la qualité de la nourriture (Urabe et Sterner, 1996; Buckley *et al.*, 1999; Tadonlélé et Sime-Ngando, 2000; Okomura *et al.*, 2002). Un taux de croissance faible (rapport ARN: ADN faible) peut indiquer un taux d'alimentation réduit, une utilisation de ressources nutritives de faible qualité (e.g. : limitation par un des éléments nutritifs), ou des demandes métaboliques élevées (Goedkoop *et al.*, 1998).

Notre étude propose de décrire la variation spatiale et temporelle de la biomasse et de la qualité nutritionnelle des algues benthiques en milieu naturel et d'identifier les

facteurs environnementaux qui ont déterminé ces variations. Ensuite, d'analyser le transfert trophique entre les algues et les herbivores à l'aide d'un outil récemment associé aux réponses des consommateurs à la qualité de leur nourriture (Okomura *et al.*, 2002) telle que la croissance instantanée (le rapport ARN: ADN). Pour ce faire nous avons échantillonné, à différentes périodes (haut et bas niveau d'eau), le périphyton des trois stations dans le lac Saint-Pierre (Québec), situées en masses d'eau à caractéristiques spectrales distinctes (Fig. 1). L'efficacité du transfert trophique (le rapport ARN: ADN) a été analysée chez un herbivore benthique (*H. azteca*, Amphipode).

Les hypothèses suivantes ont été testées:

- 1) La biomasse et la qualité nutritionnelle des algues benthiques vont varier entre les stations avec plus de biomasse dans le sud et meilleure qualité nutritionnelle dans le nord (selon les résultats de Huggins *et al.*, 2004; Frenette *et al.*, 2003; Frenette *et al.*, 2006).
- 2) La biomasse et la qualité nutritionnelle des algues benthiques vont varier entre les périodes d'échantillonnage (niveaux d'eau) avec plus de biomasse en période de bas niveau d'eau et une meilleure qualité nutritionnelle en période de haut niveau d'eau (selon les résultats de Frenette *et al.*, 2006).
- 3) Les plus importants facteurs ayant déterminé ces variations spatiales et temporelles seront liées à la lumière disponible dans l'eau pour la photosynthèse et la croissance des algues benthiques (selon les résultats de Huggins *et al.*, 2004; Frenette *et al.*, 2003; Frenette *et al.*, 2006).
- 4) Une faible quantité de nourriture serait nécessaire pour satisfaire *H. azteca*. Étant donné qu'il est susceptible de retrouver sur les tuiles cette quantité de nourriture même en conditions environnementales critiques, notre hypothèse est que ce serait plutôt la qualité nutritionnelle du périphyton (notamment le P) qui va influencer la croissance de *H. azteca*. La croissance instantanée (ratio ARN: ADN) des individus de *H. azteca* nourris du périphyton

échantillonné dans le Lac Saint-Pierre, vont varier entre les stations et entre les périodes d'échantillonnage selon les tendances de variation de la qualité nutritionnelle du périphyton.



## AIRE D'ÉTUDE

### Le lac Saint-Pierre

Le lac Saint-Pierre (46°12' N; 72°50' O) (Fig. 1) est le plus grand lac fluvial (superficie ~ 400 km<sup>2</sup>) du fleuve Saint-Laurent, et est entouré par une vaste plaine inondable. En raison de sa forte productivité (estimée surtout par le succès en captures piscicoles) et de sa grande biodiversité (Langlois *et al.*, 1992), cet écosystème a été intégré aux Réserves de la Biosphère par l'Organisation Educationnelle, Scientifique et Culturelle des Nations Unis (UNESCO) en novembre 2000. Les variations du niveau d'eau sont sous l'influence de la dynamique du débit du fleuve Saint-Laurent et déterminent la composition des masses d'eau, leurs caractéristiques spectrales, et la superficie occupée par le lac Saint-Pierre. La composition élevée en matière organique des tributaires enrichi l'écosystème du lac Saint-Pierre en nutriments, de plus l'agriculture constitue une autre source importante de nutriments pour le lac Saint-Pierre sur les deux rives (Burton, 1991; Frenette *et al.*, 2003). Frenette et ses collaborateurs (2006) ont observé un apport en nutriments moins élevé en juillet et août qu'en juin 2001 dans les masses d'eau sud et nord. Cependant les valeurs mesurées demeurent élevées, indiquant que les algues benthiques ne sont probablement pas limitées par les nutriments (N et P) dans cet écosystème.

Le lac Saint-Pierre est constitué de trois masses d'eau principales: la masse d'eau du sud (qui reçoit les eaux des rivières Richelieu, Yamaska, Saint-François et Nicolet), la masse d'eau du nord (qui reçoit les eaux des rivières Outaouais, Maskinongé, Du Loup et Yamachiche) et le chenal maritime constitué des eaux du fleuve Saint-Laurent provenant des Grands - Lacs. Les masses d'eau du sud et du nord ont des caractéristiques spectrales différentes, en raison de concentrations de CDOM (matière organique dissoute chromophorique) et de DOC (carbone organique dissous) différentes (Frenette *et al.*, 2003). En juin 2000 Frenette et ses collaborateurs (2003)

ont trouvé des concentrations plus faibles de CDOM dans la masse d'eau sud que dans la masse d'eau nord, ce qui favorise une plus grande disponibilité de la lumière dans le sud que dans le nord. Ces résultats sont en accord avec l'étude de Huggins *et al.* (2004), qui a démontré des différences nord-sud dans la quantité et dans la qualité du biofilm. Ainsi, Huggins *et al.* (2004) ont observé une plus grande biomasse du biofilm dans le sud que dans le nord en échantillonnant ces masses d'eau de juin à juillet 2001. Par contre, du point de vue de la qualité, la composition en acides gras essentiels indiquaient une plus grande qualité dans le nord que dans le sud. Le principal facteur de contrôle de ces variations était la lumière, qui subissait l'influence de variations de niveau d'eau et de sources de CDOM dans le lac fluvial. Frenette *et al.* (2006) ont démontré une grande variation spatiale (amont-aval) et temporelle (juin-août 2001) des caractéristiques spectrales dans la masse d'eau sud (masse d'eau du Saint-François) et nord (masse d'eau d'Outaouais). La grande disponibilité en lumière (Frenette *et al.*, 2003), conséquence de la faible profondeur moyenne du lac Saint-Pierre (environ 2m de profondeur dans les masses d'eau nord et sud, et jusqu'à ~ 4m en régime d'inondation), et le fort apport en nutriments des tributaires, créent des conditions favorables pour que le périphyton soit une composante autotrophe importante dans cet écosystème.

Ces caractéristiques uniques font que le lac Saint-Pierre constitue un site idéal pour tester la variation spatiale et temporelle de la qualité de la nourriture au niveau benthique.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Le choix des sites et des périodes d'échantillonnage

L'échantillonnage a eu lieu entre mai et août 2004. Cet interval couvrait une période d'échantillonnage exclusive de l'eau (mai-juin) et deux périodes d'échantillonnage de l'eau et du périphyton (juillet et août respectivement). Ces deux dernières sont reliées aux variations du niveau d'eau (bas niveau d'eau en juillet et plus haut niveau d'eau en août) (Fig. 2).

Deux stations ont été choisies sur un transect amont-aval sur la rive sud dans la masse d'eau receveuse du tributaire Saint-François (sud amont -  $46^{\circ}08'08''$  N,  $72^{\circ}51'12''$  O et sud aval -  $46^{\circ}10'46''$  N,  $72^{\circ}46'13''$  O) du lac Saint-Pierre et une station sur la rive nord, en amont ( $46^{\circ}12'40''$  N,  $72^{\circ}56'06''$  O) dans la masse d'eau receveuse de la rivière Outaouais (Fig. 1). Ceci a permis une comparaison entre la qualité de la nourriture développée dans des masses d'eau différentes, ayant des propriétés physico-chimiques et optiques différentes. Les sites d'échantillonnage ont été situés à la même profondeur, afin d'éliminer l'effet de la profondeur de la colonne d'eau sur la lumière disponible pour la croissance d'algues benthiques.

### Les variables environnementales

Des mesures du niveau d'eau (Fig. 2) et de la température de l'eau (Fig. 3) ont été prises. L'irradiance de la lumière dans l'eau à plusieurs profondeurs (situées à approximatif 0.05 m interval) a été mesurée en utilisant un spectroradiomètre (Model PUV-2545, Biospherical Instruments, San Diego, USA). Cet instrument permet de mesurer l'énergie lumineuse à plusieurs longueurs d'onde (313 nm, 320nm, 340nm, etc.) et pour la PAR (radiation active pour la photosynthèse, 400-700 nm).

Les coefficients d'atténuation du PAR ( $K_d$  PAR) ont été calculés d'après la formule présentée dans Wetzel and Likens (1991) (Fig. 4). Le niveau d'eau et le PAR ont été également mesurés avec un Senseur subaquatique (UWQ 4069, Li-cor  $\mu\text{moles}/\text{m}^2/\text{sec}$ ) attaché à un dispositif Data Logger (LI-1000, Li-cor), pour quelques dates d'échantillonnage auxquelles le spectroradiomètre ne fonctionnait pas, et les  $K_d$  PAR ont été calculés d'après la formule présentée dans Wetzel et Likens (1991). Des échantillons de l'ensemble de la colonne d'eau ont été pris à l'aide d'un cylindre en plastique. Ces échantillons, filtrés au préalable à 63  $\mu\text{m}$ , ont été distribués dans des récipients différents pour des analyses de phosphore totale (PT) et azote total (NT), (Fig. 5) et de matière organique chromophorique dissoute (CDOM) (Fig. 4). Les concentrations en PT et NT de l'eau ont été analysées par la méthode de digestion du persulfate de potassium. Pour les analyses de CDOM dans l'eau, les échantillons ont été filtrés (filtres Millipore de 0.22  $\mu\text{m}$  épaisseur). L'eau ainsi filtrée a été analysée pour sa concentration en CDOM sur un spectrofluoromètre (Cary 100Bio, VarianCo., Palo Alto, CA, USA) et les valeurs d'absorbance à 375 nm ont été mesurées, en vue du calcul de l'aCDOM d'après la formule décrite dans Frenette *et al.* (2006).

#### L'échantillonnage du périphyton en milieu naturel

Au mois de mai, seize substrats artificiels à quatre tuiles chacun (en somme 64 tuiles nettoyées au préalable à l'HCl) ont été installés dans chacune des stations sur le fond de l'eau. La profondeur à chaque site a été mesurée afin de placer les substrats dans la zone photique qui permet la croissance du périphyton. Un substrat artificiel (Fig. 6) est constitué d'une série de quatre tuiles de céramique ayant une superficie de 225  $\text{cm}^2$  chacune.

Plusieurs études (Lamberti et Resh, 1983; Aloï, 1990; Huggins *et al.*, 2004) ont déjà démontré que la superficie lisse et la porosité réduite de ces tuiles constituent des conditions optimales pour leur colonisation par les algues benthiques. Les quatre

tuiles étaient fixées sur un support en polyéthylène sur lequel étaient attachées deux briques, pour soutenir le substrat à une distance de fond de l'eau permettant d'éviter le recouvrement de sédiments.

Deux substrats artificiels - comprenant huit tuiles - ont été retirés tous les quatre jours dans chaque début juillet et août respectivement, pendant une période de deux semaines. Le périphyton sur six de ces tuiles (appartenant à deux substrats différents, pour constituer des échantillons représentatifs) a été échantillonné à l'aide d'une lame de rasoir sur une superficie connue ( $16 \text{ cm}^2$ ) et analysé pour sa concentration en chl *a*, son poids sec sans cendre, sa structure de communauté d'algues et pour son contenu en phosphore. Les autres deux tuiles ont été utilisées pour des expériences d'alimentation en laboratoire avec des crustacés benthiques (*H. azteca*).

#### La biomasse du périphyton

La biomasse algale benthique est mesurée en tant que quantité de matière organique (algale) par unité de surface du substrat colonisé (Stevenson *et al.*, 1996). La concentration en chl *a* (e.g.:  $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ ), le contenu en C, N ou P ( $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ ), le poids sec ( $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ ), le poids sec sans cendre ( $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ ), le biovolume algal ( $\mu\text{m}^3\cdot\text{cm}^{-2}$ ), ou la biomasse maximale (Stevenson *et al.*, 1996) ont été utilisés comme mesures de la biomasse algale. Nous avons choisi d'estimer la biomasse en mesurant la concentration en chl *a* et le poids sec du périphyton (Fig. 7). Ces deux mesures sont peu coûteuses et une vaste base de comparaison dans la littérature est disponible (Hargrave, 1970; Stelzer et Lamberti, 2001; Huggins *et al.*, 2004). Le périphyton, échantillonné pour des analyses de chl *a*, poids sec et phosphore particulaire, a été placé dans un cylindre gradué avec de l'eau nanopure, et légèrement broyé pour former une solution homogène. Celle-ci a été filtrée sur des filtres Millipore de 25 mm diamètre pour l'analyse de la chl *a* et sur des filtres Millipore de 45 mm diamètre, pour mesurer le poids sec sans cendre. Les filtres de chl *a* ont été traités

après la méthode d'extraction de la chl *a* avec éthanol (à la noirceur ; 8 ml éthanol 90% à 70°C pendant 5 min., 4°C pendant 1h). Après l'extraction, les échantillons de chl *a* ont été analysés à l'aide d'un spectrophotomètre (Shimadzu, UV-Probe, Columbia, MD, USA) et les absorptions à 665 nm et 750 nm ont été mesurées avant et après l'acidification pour corriger pour les phaeopigments (Wetzel and Likens, 2002). Les concentrations de chl *a* ont été calculés d'après la formule de Nusch (1980). Les filtres pour les analyses de poids sec ont été séchés à l'étuve à 60°C pendant 48h, pesés, brûlés à 450°C pendant 12h (pour éliminer la composante organique) et ensuite pesés à nouveau. Le poids sec organique a été obtenu en calculant la différence entre les poids du filtre avant et après avoir été brûlé.

#### Le contenu en phosphore particulaire du périphyton

Afin de mesurer le contenu en phosphore particulaire (PP) du périphyton, une partie de la solution homogène a été filtrée sur des filtres Millipore de 45 mm diamètre, préalablement brûlés et lavés à l'acide chlorhydrique (HCl). Des morceaux de filtres de superficie connue ont été sectionnés et analysés d'après la méthode de réduction avec acide ascorbique (*Standard methods for the examination of water and waste water*, 1975). Les absorbances de ces échantillons à 880 nm ont été mesurées à l'aide d'un spectrophotomètre (Shimadzu, UV-Probe, Columbia, MD, USA). Le contenu en phosphore du périphyton ( $\mu\text{g P}\cdot\text{mm}^{-2}$ ) a été rapporté à la quantité de poids sec organique du périphyton et exprimé comme un pourcentage de phosphore dans le périphyton (Fig. 8). Cette mesure non-dimensionnelle a permis la comparaison avec le pourcentage de phosphore chez le consommateur (*H. azteca*).

### La structure de communauté du périphyton

Pour l'analyse de la structure de communauté, une portion du périphyton échantillonné a été placée dans des bouteilles ambrées contenant 1% de solution du mélange glutaraldéhyde – paraformaldéhyde qui ont été conservées à 4°C pour l'analyse microscopique ultérieure (microscope inversé Nikon, Diaphot 300). Des sous-échantillons ont été sédimentés à l'aide de chambres Utermohl et des identifications et des comptages de cellules d'algues (amplifiées de 100 et 400 fois) ont été réalisés sur un microscope Nikon 3000. Les groupes d'algues (chlorophytes, diatomées, cyanobactéries) et les espèces ont été identifiées et dénombrées. Les abondances absolues et relatives de ces groupes ont été calculées (Fig. 9, 10). Les diatomées, qui représentent un groupe avec une qualité nutritionnelle élevée, ont été identifiées au niveau de l'espèce (Fig. 11, 12).

### Le transfert trophique

#### L'expérience d'alimentation

Un dispositif d'incubation des cultures de *H. azteca* (crustacés benthiques), (sur ce : Institut national de la recherche de l'eau, Burlington), a été mis sur pied en laboratoire (Fig. 13). Nous avons maintenu dans nos expériences une température de 25°C et une intensité lumineuse de 55  $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ . Une simulation jour – nuit (8 heures lumière : 16 heures noirceur) a été réalisée à l'aide d'un dispositif de minuterie. Deux tuiles colonisées par le périphyton du lac ont été introduites dans des aquariums (Fig. 14) avec de l'eau prise à nos stations et filtrée par 32  $\mu\text{m}$  (en vue d'éliminer les grands prédateurs) en présence de 100-200 des juvéniles de *H. azteca*. Pour chacune des deux expériences une nouvelle génération de *H. azteca* (juvéniles de même âge : environ 8 jours) a été utilisée. Une fois tous les quatre jours, des individus de *H.*

*azteca* s'étant nourri du périphyton du lac, ont été collectés et analysés pour leur ratio ARN : ADN (taux de croissance instantanée) et leur concentration en ADN (biomasse). Les tuiles qui ont été placées en aquariums pour quatre jours d'expérience ont été grattées à la fin de chaque expérience pour des analyses de biomasse (chl *a*, poids sec sans cendre). Des tuiles provenant des substrats utilisés dans l'expérience *in situ* (colonisés de périphyton du lac) ont été introduites à nouveau dans les aquariums avec les individus de *H. azteca* restés et l'eau a été remplacée par l'eau échantillonnée à chaque station au moment de retirer ces nouvelles séries de substrats artificiels et filtrée sur 32 µm.

Le suivi temporel de la réponse en croissance instantanée (ratio ARN : ADN) chez les individus de *Hyaella azteca*

Une troisième expérience d'alimentation a été effectuée en juin 2005, en suivant le même protocole que pour les expériences de l'été 2004, à l'exception que les individus *H. azteca* ont été échantillonnés à des intervalles plus courts (2h, 4h, 8h, 12h, 24h, 48h, 96h, 192h) en vue d'obtenir une information sur la période optimale de réponse en croissance (ARN : ADN) chez cette espèce. La période nécessaire pour la réponse du ratio ARN : ADN aux modifications dans le régime alimentaire varie en fonction de la taille de l'organisme (Elser *et al.*, 2003). *Daphnia*, un organisme zooplanctonique dont la taille est inférieure à celle de *H. azteca*, a eu un temps de réponse en ARN : ADN de cinq heures (Vrede *et al.*, 2002). Cela indique que la période de réponse en ARN : ADN de *H. azteca* aux modifications dans le régime alimentaire pourrait se situer dans le domaine de quelques heures et s'étendre jusqu'à deux jours.



### Le traitement statistique des données

Les variables indépendantes (variables environnementales) considérées étaient le niveau d'eau (profondeur), la température de l'eau, les variables descriptives de la lumière dans l'eau i.e. l'  $a_{CDOM}$  (absorption du CDOM dans l'eau) et  $K_d$  PAR (coefficient d'atténuation/ extinction de la lumière dans l'eau), et les concentrations en nutriments (TN et TP) dans l'eau.

Les variables dépendantes considérées étaient les variables descriptives de la biomasse du périphyton (la concentration en chl *a* et le poids sec (DW) du périphyton) et les variables descriptives de la qualité nutritionnelle du périphyton (abondances absolues et relatives des groupes d'algues).

Des analyses ANOVA à deux voies ont été utilisées en vue d'identifier l'effet de la variabilité spatiale (stations) versus périodes d'échantillonnage sur les variables environnementales ainsi que sur la biomasse et la qualité nutritionnelle des algues.

Ensuite, des régressions multiples « forward » et « backward stepwise » ont permis d'identifier les variables environnementales expliquant les variations de la biomasse et de la qualité nutritionnelle des algues benthiques (périphyton).

## RÉSULTATS

### Les variables environnementales

Le niveau d'eau a été plus élevé au mois d'août (moyenne  $\sim 0.97$  mètres) qu'au mois de juillet (moyenne  $\sim 0.73$  mètres) (Fig. 2).

Les valeurs du  $K_d$  PAR mesurées à chaque date d'échantillonnage du périphyton étaient plus élevées en août qu'au mois de juillet (Fig. 4; Table 1). On n'a pas constaté un effet des stations sur les valeurs du  $K_d$  PAR (Table 1).

Les concentrations en CDOM dans l'eau étaient plus élevées au mois d'août qu'au mois de juillet (Fig 4 ; Table 2). On n'a pas constaté un effet des stations sur les valeurs du CDOM (Table 2).

Le contenu en NT ( $0.37 - 0.56$  mg/ L en juillet et  $0.34 - 0.61$  mg/ L en août) de l'eau était plus élevé dans la masse d'eau du sud que dans celle du nord (Fig. 5 ; Table 3), tandis que les concentrations de PT ( $20.68 - 39.05$  mg/ L en juillet et  $22.51 - 27.13$   $\mu\text{g/ L}$  en août) ne variaient pas de manière significative entre les stations (Fig. 5; Table 4).

### L'analyse du périphyton

#### La biomasse

La biomasse du périphyton a été estimée selon des valeurs de chl  $a$  et de poids sec des échantillons de périphyton (Fig. 7). Celles-ci indiquaient une biomasse plus élevée

dans le sud que dans le nord avec des différences hautement significatives entre les stations nord amont et sud aval (Tableau 5, Tableau 6). La variable explicative retenue pour expliquer les variations dans la concentration en chl *a* du périphyton pour les deux périodes d'échantillonnage (juillet et août) était le niveau d'eau (Tableau 7). Les variables explicatives des variations dans le poids sec sans cendre (dw) du périphyton pour les deux périodes d'échantillonnage étaient le niveau d'eau, les concentrations en CDOM, et le  $K_d$  PAR (Tableau 8).

#### Le contenu en phosphore

Le contenu en phosphore du périphyton ne variait pas de manière significative entre stations ni entre les mois de juillet et août (ANOVA à deux voies,  $p=0.32$  respectivement  $p=0.47$ ) (Fig. 8). Cependant les échantillons correspondant au mois d'août avaient un contenu en phosphore relativement plus élevé que les échantillons correspondant au mois de juillet. Les teneurs en phosphore du périphyton variaient entre 0.09 – 0.6% de son poids sec.

#### Structure de communauté

Les groupes d'algues identifiés ont été les chlorophytes, les diatomées et les cyanobactéries. De point de vue de ces trois grands groupes, les structures de communauté du périphyton ont varié entre les stations et entre les périodes d'échantillonnage (Tableaux 9, 10, 11, 12, 13, 14). La plus grande abondance absolue des diatomées (groupe d'algues ayant une qualité nutritionnelle élevée) a été trouvée aux stations du sud, notamment en aval (Fig. 9 ; Tableau 10).

L'abondance relative la plus élevée des diatomées a été par contre observée dans la station du nord (Fig. 10 ; Tableau 13).

Quant à la variation temporelle des abondances des diatomées parmi les trois groupes d'algues identifiées, l'abondance absolue la plus élevée correspondait au mois de juillet tandis que l'abondance relative des diatomées était supérieure au mois d'août (Fig. 9, 10 ; Tableaux 10, 13).

Les variables explicatives des variations des abondances absolues des algues étaient les concentrations de CDOM et des nutriments dans l'eau, la température de l'eau et la profondeur (Tableaux 15, 16, 17).

Les variables explicatives des variations des abondances relatives des diatomées et cyanobactéries étaient les concentrations de CDOM et des nutriments dans l'eau, le  $K_d$  PAR et la température de l'eau (Tableaux 18, 19). On n'a pas identifié de variables environnementales responsables de la variation des abondances relatives des chlorophytes (régression multiple,  $p=0.13$ ).

Parmi les diatomées, les genres les plus abondants ont été *Achnantheidium*, *Cocconeis*, *Navicula*, *Gomphonema*, *Nitzshia* et *Rhoichosphenia* avec *Achnantheidium* dominant dans les stations du sud et *Cocconeis* dans la station du nord (Fig. 11). À l'intérieur du groupe des diatomées, il n'y avait pas de variation temporelle des abondances relatives des genres identifiés dans aucune des stations.

#### Taux de croissance de *Hyalella azteca*

#### L'expérience d'alimentation 2004

Les individus *H. azteca* nourris du périphyton du lac Saint-Pierre durant les deux expériences d'alimentation en juillet et août 2004 n'ont pas montré des différences

significatives dans leur ratio ARN : ADN (taux de croissance instantanée) ni entre les stations ni entre les dates d'échantillonnage (ANOVA à deux voies,  $p=0.365$  correspondant à l'effet de l'interaction des station et dates d'échantillonnage pour le mois de juillet, respectivement  $p=0.570$  pour l'effet de l'interaction station et dates d'échantillonnage pour le mois d'août) (Fig. 15). Ce résultat ne peut pas être relié aux variations de biomasse et de qualité nutritionnelle initiales du périphyton observées entre les stations et les dates d'échantillonnage. Cependant il est en accord avec les résultats des teneurs en phosphore du périphyton qui étaient inférieures à celles nécessaires pour une croissance optimale chez cette espèce de crustacé.

#### L'expérience d'alimentation 2005

L'expérience d'alimentation réalisée au mois de juin 2005 nous a permis d'identifier un temps de réponse en croissance (ratio ARN : ADN) des individus *H. azteca* situé entre 4 – 24 heures après le commencement de l'expérience (Fig. 16). La concentration en ADN de ces individus augmentait de manière significative après une période située entre 48 – 96 heures indiquant une augmentation de leur biomasse entre 48 et 96 heures après le début de l'alimentation (Fig. 17). Le périphyton offert en tant que nourriture aux individus analysés provenait d'une station située dans un marais naturel du Lac Saint-Pierre. Le contenu en phosphore des individus *H. azteca* variait entre 0.6 – 1,2% de leur poids sec (Fig 17).

## DISCUSSION

Des précipitations plus fréquentes au mois d'août 2004 qu'au mois de juillet ont entraîné une augmentation du niveau d'eau de juillet à août. Les deux périodes d'échantillonnage du périphyton correspondent ainsi à une période de bas niveau d'eau (juillet) et une période de haut niveau d'eau (août). Cette situation a inversé les tendances temporelles (de diminution, du mois de juillet vers le mois d'août) du niveau d'eau et des teneurs en CDOM et nutriments dans les masses d'eau du Lac Saint-Pierre, décrites par Frenette et al. (2006). Nous nous attendions à des conséquences sur la biomasse et sur la composition des algues du périphyton en fonction des variations dans ces paramètres de contrôle, qui seront discutés plus bas.

Le niveau d'eau et les concentrations en CDOM, TN et TP dans l'eau sont les variables environnementales responsables des variations de la biomasse et de la structure de communauté du périphyton. Ceci confirme notre première hypothèse sur les facteurs responsables (la lumière) de la croissance du périphyton du lac, mais des variables environnementales se rajoutent (les nutriments).

### Biomasse du périphyton

La biomasse du périphyton mesurée pour la période de bas niveau d'eau (mois de juillet dans cette étude) a été supérieure à celle mesurée pour la période de haut niveau d'eau (mois d'août) ce qui confirme notre deuxième hypothèse. Une plus grande quantité de biomasse a été trouvée aux sites du sud. Ceci confirme les résultats de Huggins *et al.* (2004) qui attribuaient ces résultats à des valeurs de PAR plus élevées pour le sud qu'au nord.

Dans notre étude, les valeurs ponctuelles des variables environnementales liées à la disponibilité de la lumière dans l'eau (CDOM,  $K_d$  PAR) pour la période d'échantillonnage du périphyton (2 juillet – 14 août), indiquaient que plus de lumière était disponible à la croissance des algues benthiques au site du nord qu'aux sites du sud. Ceci est en contradiction avec les résultats en biomasse du périphyton montrant une croissance des algues benthiques plus forte aux stations du sud qu'à la station du nord. Ce résultat emmène en discussion l'importance conjuguée de la disponibilité en lumière ainsi que du temps d'exposition à des conditions optimales de lumière pour la croissance des biofilms (s'éteignant sur une période des deux semaines). On a considéré que les valeurs  $K_d$  PAR (atténuation de la lumière dans l'eau) pour chaque date d'échantillonnage du périphyton devraient être calculés comme une moyenne des valeurs  $K_d$  PAR ( $K_d$  PAR<sub>ave</sub>) à la même station pour les deux semaines précédant la date d'échantillonnage d'intérêt.  $K_d$  PAR<sub>ave</sub> pourrait décrire mieux les conditions de lumière disponible aux algues échantillonnées pour leur croissance. Cependant, on ne peut pas se fier aux données disponibles sur  $K_d$  PAR pour pouvoir calculer le  $K_d$  PAR<sub>ave</sub>, car le protocole d'échantillonnage (un échantillonnage par semaine en mai et juin ; un échantillonnage à tous les quatre jours en début juillet respectivement août) ne nous permet pas d'avoir assez des valeurs  $K_d$  PAR pour pouvoir calculer le  $K_d$  PAR<sub>ave</sub>. À cela se rajoute le fait que le niveau d'eau a varié beaucoup durant cette période, et par conséquence les valeurs du  $K_d$  PAR sont susceptibles d'avoir également beaucoup varié.

D'autres variables, tel que la concentration en NT de l'eau plus élevée aux stations du sud qu'à la station du nord, pourraient aussi expliquer la biomasse plus élevée aux sites du sud.

### Structure des communautés d'algues

La structure des communautés d'algues a varié du point de vue des abondances absolues et relatives des grands groupes (chlorophytes, cyanobactéries et diatomées) entre les stations et entre les dates d'échantillonnage (à quatre jours d'intervalle). Ces variations auraient pu être liées plutôt aux variations en biomasse du périphyton. Au niveau d'espèces de diatomées, il n'y avait pas des variations significatives entre les dates d'échantillonnage des abondances relatives ce qui indique que la période d'échantillonnage choisie (deux mois consécutifs durant la même saison) a été trop courte pour inclure une succession naturelle des espèces algales (diatomées).

Les abondances absolues des diatomées (en rapport avec les chlorophytes et les cyanobactéries) étaient plus élevées en juillet, tandis que leurs abondances relatives étaient supérieures au mois d'août. Une validation de ces résultats avec des analyses des lipides permettrait de révéler l'importance des abondances absolues versus des abondances relatives élevées pour assurer une composition lipidique correspondant à une qualité nutritionnelle supérieure.

Il est intéressant de mentionner que les genres identifiés (*Achnanhtidium*, *Cocconeis*, *Cymbella*, *Stigeoclonium*) sont généralement des genres reconnus pour résister aux perturbations et au broutage (Biggs et Gerbeaux, 1993, 1994 ; Rosemond, 1994). *Homoeothrix*, espèce abondante sur nos substrats, est une cyanobactérie caractéristique aux rivières (Komarék, 1992), ce qui emmène en discussion la complexité des habitats qui constituent l'écosystème du Lac Saint-Pierre, soumis à l'influence fluviale (fleuve Saint-Laurent) et riveraine des tributaires (e.g. Saint-François, Ottawa, etc.).



### Contenu en phosphore du périphyton

Les valeurs élevées des concentrations en nutriments de l'eau (TN, TP) ainsi que les valeurs de teneur en phosphore des échantillons de périphyton ne suggéraient pas la possibilité de limitation du périphyton à nos stations par un des éléments nutritifs (N, P). Cette constatation a été soutenue par les teneurs en phosphore mesurées pour les échantillons de périphyton, qui indiquaient que le périphyton à nos stations avait un contenu normal et même élevé en phosphore.

### Taux de croissance des consommateurs benthiques (*Hyaella azteca*)

Les individus *H. azteca* nourris à partir du périphyton provenant des trois stations du Lac Saint-Pierre, n'ont pas montré de différences significatives dans leur croissance instantanée (ratio ARN:ADN) face aux différentes quantités et qualités de nourriture offerte dans chacune des deux expériences d'alimentation en 2004. L'interprétation de ce résultat repose sur deux caractéristiques du périphyton utilisées dans nos expériences. Le contenu en P des algues ne varie pas entre les stations. De plus, le contenu en phosphore du périphyton de nos stations était inférieur à celui dans l'organisme de *H. azteca*. Cela nous a emmené à formuler l'hypothèse que les individus de *H. azteca* ont été limités par le phosphore dans leur nourriture. Par la suite, leur taux de croissance instantanée aura diminué.

Une autre explication à formuler c'est que les conditions contrôlées (en laboratoire) auraient pu agir pour homogénéiser les propriétés du périphyton (les ratios C: N: P ou un changement des structures de communautés algales) à l'intérieur de quatre jours d'intervalle, déterminé par les échanges de tuiles dans les aquariums. Ainsi, il est possible que la qualité nutritionnelle du périphyton dans nos aquariums a été semblable dans tous les aquariums. Par la suite, la réponse de croissance observée

chez les individus de *H. azteca* n'était pas différente entre les stations. Cette explication est cependant en désaccord avec les résultats de structure de communauté du périphyton *in situ*, qui ont montré qu'à quatre jours d'intervalle, la composition en espèces, du moins pour les diatomées, n'a pas varié.

On a remarqué des concentrations en ADN (indicateur de biomasse) et des ratios ARN : ADN plus élevées chez les individus nourris de périphyton provenant de l'expérience de juillet que chez ceux nourris du périphyton provenant de l'expérience du mois d'août. Ces résultats ne sont pas statistiquement significatifs et la comparaison entre les deux expériences n'est pas possible due aux contraintes du protocole suivi dans les deux expériences. Cependant il est intéressant de préciser que les échantillons de périphyton de juillet présentaient une biomasse plus élevée, et des abondances absolues en diatomées supérieures, tandis que les échantillons de périphyton du mois d'août avaient un contenu plus riche en phosphore et des abondances relatives en diatomées plus élevées.

## CONCLUSIONS

Le niveau d'eau et les variables environnementales corrélées (lumière, nutriments) ont eu un effet important sur les variations temporelles en biomasse et en structure de communautés du périphyton, tandis que les caractéristiques optiques de l'eau à nos sites ont influencé la variation spatiale de la biomasse et de la structure de communauté du périphyton à ces stations. La période d'échantillonnage choisie (deux mois durant l'été) a été probablement trop courte pour nous permettre de capter l'amplitude réelle des variations temporelles des structures de communautés aux trois stations sous l'influence des variations en niveau d'eau et de la succession naturelle des algues. En conséquence, des recherches intensives utilisant plusieurs sites et couvrant une période d'échantillonnage plus longue seraient nécessaires pour répondre à ces questions. Il serait aussi intéressant de comparer la réponse de croissance de plusieurs espèces d'herbivores benthiques (présents au Lac Saint-Pierre), caractérisés par des demandes différentes en éléments nutritifs ou en acides gras essentiels, afin de mieux comprendre le mécanisme de transfert trophique au niveau benthique dans cet écosystème.

Cependant notre étude a abordé une approche spatio-temporelle peu expérimentée dans les lacs fluviaux et a décrit pour la première fois des communautés des diatomées au niveau benthique dans le Lac Saint-Pierre, offrant une information sur le potentiel nutritif du périphyton aux trois stations étudiées durant l'été.

## RÉFÉRENCES NON-CITÉES DANS L'ARTICLE

1. Aloï J. E. (1990) A critical review of recent freshwater periphyton field methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47**, 656-670.
2. Arts M. & Rai H. (1997) Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on the production of lipid, polysaccharide, and protein in three freshwater algal species. *Freshwater Biology*, **38**: 597-610.
3. Buckley L., Caldarone E. & Ong T. L. (1999) RNA-DNA ratio and other nucleic acid-based indicators for growth and condition of marine fishes. *Hydrobiologia*, **401**: 265-277.
4. Dortch Q., Roberts T. L., Clayton J. R. Jr. & Ahmed S. I. (1983) RNA/DNA ratios and DNA concentrations as indicators of growth rate and biomass in planktonic marine organisms. *Marine Ecology-Progress Series*, **13**: 61-71.
5. Frenette J.-J., Michael T. A., Morin J., Gratton D. & Martin C. (2006) Hydrodynamic control of the underwater light climate in fluvial Lac Saint-Pierre. *Limnology and Oceanography*, **51**: 2632-2645.
6. Frost B. W. (1972) Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography*, **17**: 805-815.
7. Frost P. & Elser J. J. (2002) Growth responses of littoral mayflies to the phosphorus content of their food. *Ecology Letters*, **5**: 232-240.
8. Goedkoop W., Sonesten L., Markensten H. & Ahlgren G. (1998) Fatty acid biomarkers show dietary differences between dominant chironomid taxa in Lake Erken. *Freshwater Biology*, **40**: 135-143.
9. Hessen D. O., De Lange H. J. & Van Donk E. (1997) UV-induced changes in phytoplankton cells and its effects on grazers. *Freshwater Biology*, **38**: 513-524.

10. Hillebrand H. & Sommer U. (1997) Response of epilithic microphytobenthos of the Western Baltic Sea to *in situ* experiments with nutrient enrichment. *Marine Ecology Progress Series*, **160**: 35-46.
11. Hillebrand H. & Sommer U. (1999) The nutrient stoichiometry of benthic microalgal growth: Redfield proportions are optimal. *Limnology and Oceanography*, **44**: 440-446.
12. Jüttner F. (2001) Liberation of 5,8,11,14,17-eicosapentaenoic acid and other polyunsaturated fatty acids from lipids as a grazer defense reaction in epilithic diatom biofilms. *Journal of Phycology*, **37**: 744-755.
13. Kingsolver J. G., Ragland G. J. & Shlichta J. G. (2004) Quantitative genetics of continuous reaction norms: thermal sensitivity of Caterpillar growth rates. *Evolution*, **58**, 1521-1529.
14. Komarék J. (1992) Diversity and modern classification of Cyanobacteria (Cyanoprokaryota). - inaugural dissertation, not published.
15. Konopka A. & Brock T. D. (1978) Effect of temperature on blue-green algae (*Cyanobacteria*) in Lake Mendota. *Applied Environmental Microbiology*, **36**: 572-576.
16. Lamberti G. A. & Resh V. H. (1983) Stream periphyton and insect herbivores: an experimental study of grazing by caddisfly population. *Ecology*, **64**: 1124-1135.
17. Langlois C., Lapierre L., Léveillé M., Turgeon P. & Ménard C. (1992) Synthèse des connaissances sur les communautés biologiques du lac Saint-Pierre. *Groupe de travail sur les zones d'intérêt prioritaire, Centre Saint-Laurent*. pp.236.
18. Li W. K. W. (1985) Photosynthetic response to temperature of marine phytoplankton along a latitudinal gradient (16°N to 74°N), Deep-sea research. Part A. *Oceanographic research papers*, **32**: 1381-1391.

19. Okumura T., Nagasawa T., Hayashi I. & Sato Y. (2002) Effects of starvation on RNA: DNA ratio, glycogen content, and C:N ratio in collumelar muscle of the Japanese turban shell Turbo (*Batillus*) cornutus (*Gastropoda*). *Fisheries Science*, **68**: 306-312.
20. Patrick R. (1971) The effects on increasing light and temperature on the structure of diatoms communities. *Limnology and Oceanography*, **16**: 405-421.
21. Paglianti A. & Gherardi F. (2002) Combined effects of temperature and diet on growth and survival of young-of-year crayfish: a comparison between indigenous and invasive species. *Journal of Crustacean Biology*, **24**: 140-148.
22. Rutheford J. C., Williamson R. B. & Cooper A. B., Nitrogen, phosphorus, and oxygen dynamics in rivers, Inland Waters of New Zealand (Eds Viner A. B.), NZ Department of Scientific and Industrial Research, Wellington.
23. Sprecher H. (2000) Metabolism of highly unsaturated n-3 and n-6 fatty acids. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1486**: 219-231.
24. Stevenson R. J. (1990) Benthic algae community dynamics in a stream during and after a spate. *Journal of North American Benthological Society*, **9**: 277-288.
25. Tadonl  k   R. D. & Sime-Ngando T. (2000) Rates of growth and microbial grazing mortality of phytoplankton in a recent artificial lake. *Aquatic Microbial Ecology*, **22**: 301-313.
26. Thompson P. A., Guo M. X., Harrison P. J. & Whyte J. N. C. (1992) Effects of variations in temperature II. On the fatty acid composition of eight species of marine phytoplankton. *Journal of Phycology*, **28**: 488-497.
27. Xu Y. & Wang X. (2001) Individual responses of trace – element assimilation and physiological turnover by the marine copepod *Calanus sinicus* to changes in food quantity. *Marine Ecology Progress Series*, **218**: 227-238.

## CHAPITRE II

### ARTICLE

# SPATIAL AND TEMPORAL VARIATIONS OF PERIPHYTON BIOMASS AND NUTRITIONAL QUALITY IN A FLUVIAL LAKE (LAC SAINT - PIERRE, QUÉBEC) AND THE EFFECTS ON THE GROWTH OF A BENTHIC HERBIVORE (*HYALELLA AZTECA*)

Anda Stuparu<sup>1,2</sup>, Jean-Jacques Frenette<sup>2</sup>, and Hélène Glémet<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Author to whom the correspondence should be addressed ([anda.stuparu@uqtr.ca](mailto:anda.stuparu@uqtr.ca))

<sup>2</sup> *Département de Chimie-Biologie, Université du Québec à Trois-Rivières, C.P. 500, Québec, Canada, G9A 5H7*

KEY WORDS: fluvial lake, periphyton, nutritional quality, trophic transfer,

RNA : DNA.

## ABSTRACT

This study analyses benthic trophic transfer from periphyton to an herbivore. Both algal biomass and community structure can vary significantly according to season in temperate fluvial systems. These variations could translate into variations in both resources quantity and quality at the base of aquatic food chain. The effects of these variations on the growth of benthic herbivores are poorly known. Periphyton was grown on artificial substrates at three stations with contrasting physico-chemical properties in Lac Saint-Pierre (Québec, Canada) and was sampled in July (low water level period) and August (high water level period) 2004. Cultures of an herbivore, *Hyaletta azteca* were maintained in the laboratory and fed with the collected periphyton, for which community structure, chlorophyll *a*, dry weight and P content (expressed as %P of dry weight) were determined.

- a) Periphyton biomass varied between stations. At the north station periphyton biomass also varied between sampling periods / water level regimes. Periphyton community structure (relative and absolute abundances of cyanobacteria, diatoms and chlorophytes) varied among stations and between sampling dates. We attribute this taxonomic heterogeneity to variations in the biomass of periphyton. The diatom species identified varied among stations but not between sampling dates (at four day interval) or periods (July and August) indicating that there was no natural succession of algal species along the sampling periods chosen. CDOM and TN in water explained the variations in algal biomass. Water level, water temperature, aCDOM and  $K_d$  PAR and the nutrients TN, TP explained the variations in the community structure of the periphyton.

The instantaneous growth rate (RNA: DNA ratio) and the DNA concentration (a biomass indicator) of *H. azteca* individuals were measured after a three-week feeding period. Significant differences in RNA: DNA ratio and in DNA



concentrations were observed between sampling periods, but not between stations. *H. azteca* P content (0.9 – 1.1% of dry weight) was higher than periphyton P content (0.2-0.6% of dry weight) suggesting that one explanation for our results may be P limitation of *H. azteca* by their food. A second experiment determined the response time of the RNA: DNA in *H. azteca* to their food conditions.

Given to these main results we discuss here the efficiency of benthic trophic transfer with regards to the nutritional quality (fatty acids and C: N: P ratios) of algae, and the consequences on higher trophic levels.

## INTRODUCTION

The efficiency of trophic transfer between primary producers (e.g. algae) and higher trophic levels (herbivores and other consumers) may significantly contribute to the productivity of an aquatic system. The efficiency of trophic transfer is measured in terms of consumer growth, reproduction, survival, etc. (Hemmii and Jormalainen, 2002; Urabe *et al.*, 2002). Recent research has focused on the importance of algae nutritional quality (expressed as elemental and/ or biochemical composition) necessary to ensure consumer body elemental and biochemical equilibrium, versus algae nutritional quantity (biomass) necessary to sustain consumer survival (Cruz-Rivera and Hay, 2000; Hessen *et al.*, 2002). Nutritional quantity and quality both have consequences on consumer growth and reproduction (DeMott and Pape, 2005; Hessen *et al.*, 2002; Stelzer and Lamberti, 2002; Von Elert and Stampfl, 2000).

The nutritional quality of algae depends on characteristics that influence their digestibility and/ or their bioavailability to herbivores (Brett and Müller-Navarra, 1997; Sterner and Hessen, 1994) such as the algae diameter, shape, or structural aspect (cellular wall composition, etc.) however, nutritional quality is related to the algae's essential fatty acid composition (eicosapentaenoic acid – EPA/ or 20: 5 $\omega$ 3; docosahexaenoic acid – DHA or 22: 6 $\omega$ 3; linolenic acid – ALA or 18: 3 $\omega$ 3), PUFA: MUFA ratio (ratio polyunsaturated / monounsaturated fatty acid) and/ or to the C: N: P ratio (stoichiometry) (Goedkoop *et al.*, 2000; Brett and Müller-Navarra, 1997; Sterner and Hessen, 1994). High concentrations of essential fatty acids (PUFA: mainly EPA, DHA et ALA) in algae indicate a high nutritional quality for consumers (aquatic herbivores) (Brett and Müller-Navarra, 1997). Also, in order to satisfy the consumer's stoichiometric demands, the value of C: N or C: P ratios in algae must be close to the C: N or C: P ratios of the consumer's body elemental structure.

The essential fatty acid composition of algae varies from one group of species to another (Mansour *et al.*, 2005; Sushick *et al.*, 2004; Brett and Müller-Navarra, 1997;

Viso and Marty, 1993). In general, diatoms, crysophytes (with high EPA content) and cryptophytes (with high EPA and DHA content) present a higher nutritional quality than chlorophytes or cyanobacteria (Shin *et al.*, 2000; Brett and Müller-Navarra, 1997; Dunstan *et al.*, 1994; Yongmanitchai and Ward, 1991) because of their higher essential fatty acid content. Therefore, the identification of algae at the group level (e.g. chlorophytes, diatoms, cyanobacteria, etc.) can give an information on the nutritional quality of the community, if the group abundances are also known (as an estimation of the essential fatty acids proportions in the community analyzed). For example, relatively high diatom abundances in the community would indicate high nutritional quality of algae. Recent studies have shown that algae nutritional quality also vary from one species to another. Although in general diatom species have high essential fatty acids content and high nutritional quality, species such as *Cyclotella* have been shown to have low EPA content indicating low nutritional quality (Sushick *et al.*, 2004). In contrast, cyanobacteria are usually known to present low essential fatty acids content therefore low nutritional quality. However certain cyanobacteria species (*Anabaena flos-aquae*, *Planktothrix agardhii*) were found with high essential fatty acid contents (ALA) indicating high nutritional quality (Sushick *et al.*, 2004). This suggest the importance of the identification of algae at the species level, when possible, to offer a more complete information on their nutritional quality.

The community structure of algae varies according to the environmental variables that control their growth in aquatic ecosystems (e.g. light and nutrients) (Stelzer and Lamberti, 2001). These factors may also determine changes in the nutritional quality of these communities (Hemmi and Jormalainen, 2002; Urabe *et al.*, 2002) at different temporal and spatial scales. Studying the nutritional quality of freshwater algae may allow the identification of the species with high nutritional quality in these ecosystems. While the variations in the nutritional quality of freshwater algae communities could be associated to different environmental parameters that control algae growth.

Recent studies (Sushick *et al.*, 2004; Park *et al.*, 2002; von Elert and Stampfl 2000) described the nutritional quality of different algae species using both fatty acid and stoichiometry analysis in order to offer a more complex insight of their nutritional quality. Hillebrand and Sommer (1999) calculated that ratios of N: P <13 and C: N >10 indicate a nitrogen limitation for the periphyton, while ratios of N: P >22 and C: P >180 indicate a phosphorous limitation for the periphyton. The optimal stoichiometric ratio found for periphyton was C: N: P = 119: 17: 1.

The nutritional quantity of algae is expressed as biomass. Biomass is represented by the organic matter (algae) mass in surface unit of colonized substrate (Stevenson *et al.*, 1996). It can be measured as chlorophyll *a* concentration ( $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ ), C, N, or P content ( $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ ), dry weight ( $\text{mg}/\text{cm}^2$ ), ash free dry weight ( $\text{mg}/\text{cm}^2$ ), cells density (cells number/  $\text{cm}^2$ ), algal biovolume ( $\mu\text{m}^3/\text{cm}^2$ ), or maximal biomass (Stevenson *et al.*, 1996).

Primary consumers (herbivores) have specie - specific nutritional demands related to their elemental and biochemical structure, metabolic and growth processes (Frost *et al.*, 2003; Elser *et al.*, 2003). Primary consumers present a higher homeostasis of elemental composition (C, N, P) in their body, than primary producers (algae) (Sterner and Hessen, 1994). In dynamic resource-based systems such as aquatic systems, this may lead to disequilibria, such as a limitation by one essential nutritive element with dramatic consequences on their development (Von Elert and Stampfl, 2000; Sterner and Hessen, 1994; Elser *et al.*, 1996). For pelagic herbivores (e.g.: *Daphnia*, copepods, etc.) it was observed that an important criterium for their food choice (phytoplankton algae) is the elemental composition of their diet (P content for *Daphnia*, N content for copepods). A recent study on *Daphnia* also indicates that the essential fatty acids of algae are important for this herbivore's diet (Park *et al.*, 2002). Less information is available on the nutritional demands of benthic herbivores (Sommer, 1997; Stelzer and Lamberti, 2002). In Stelzer and Lamberti's (2002) study,

*Elimia livescens* (gastropods) was fed with periphyton with both high and low C: P and C: N ratios. The growth of this snail species was higher when fed with periphyton with high phosphorus content and low C: P, than when fed with periphyton with high C: P (low P content). Low C: P food had a higher nutritional quality for this species with important P demands.

Another important parameter to take into account for the algae – herbivore trophic transfer is the algal biomass (food quantity) (Sturner, 1997; Hessen *et al.*, 2002). In Hessen *et al.*'s (2002) study, *Daphnia magna* were fed different quantities ( $\text{mg C}\cdot\text{L}^{-1}$ ) of a green alga (*Selenastrum capricornutum*) culture having low and high nutritional qualities ( $\mu\text{g atomic P} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ atomic C}$ ). The growth rate (somatic growth rate, based on weight estimates) of *Daphnia* responded to both food quantity and nutritional quality. In the presence of low periphyton biomass of low nutritional quality (low P content) consumer's growth rate was highly correlated with the P in food. In presence of high food quantity, consumer's growth rate was less correlated with the nutritional quality of the food.

The RNA: DNA ratio indicates the short time growth rate and reflects recent food conditions. It was shown that a high RNA: DNA ratio may indicate an intense growth rate in fish (Dortch *et al.*, 1983). A number of studies also demonstrated that other species respond in growth (RNA: DNA ratio) to their food quantity or quality (Okomura *et al.*, 2002; Vrede *et al.*, 2002; Elser *et al.*, 2003). The response time of the RNA: DNA ratio varies from one consumer species to another and also as a function of age, size and physiological status (Okomura *et al.*, 2002; Vrede *et al.*, 2002). Vrede *et al.* (2002) found a growth response (RNA: DNA ratio) time of approximately five hours for *Daphnia*, to food conditions. It was shown that small organisms present higher instantaneous growth rate (RNA: DNA) than larger ones and may have higher specific demands of essential elements (nitrogen, phosphorous) (Elser *et al.*, 1996).

Many nutritional quality studies for algae have been conducted in controlled environments (Hessen *et al.*, 2002; Wacker *et al.*, 2002; Cruz-Rivera and Hay, 2000; Ahlgren *et al.*, 1992; Dunstan *et al.*, 1994). In these environments, control factors (light, temperature, etc.) for growth vary less than under natural conditions, therefore restraining the diversity of information provided by responses in nutritional quality of different species found in aquatic ecosystems. As for in situ studies, several have been conducted in marine environments (Cruz-Rivera and Hay, 2001; Shin *et al.*, 2000; Mayzaud *et al.*, 1990) while less information on freshwater algae nutritional quality is available (Sushick *et al.*, 2004; Stelzer and Lamberti, 2002).

Shallow lakes are characterized by a high light availability for photosynthesis. The primary productivity in these ecosystems is driven mostly by benthic algae (periphyton), in respect to the light regime. Benthic algae biomass, stoichiometry and fatty acid composition are controlled by environmental variables (water level, light, temperature, nutrients), by grazers and by interspecific competition processes. Light and nutrients are crucial for photosynthesis, and therefore, for the biomass and nutritional quality of the periphyton. The effects of these two parameters on the ability of algae to accumulate carbon (biomass) and nutritive elements (nitrogen, phosphorus) and on fatty acids synthesis are interrelated (Sterner *et al.*, 1997). Water level influences the light available for photosynthesis by algae and the nutrient input into the aquatic system. The effects of water level dynamics on the biomass and nutritional quality of the periphyton and the consequences on the benthic trophic transfer are less studied.

The results of Huggins *et al.* (2004) and of Frenette *et al.* (2003; 2006) lead us to expect spatial and temporal variations in the biomass and nutritional quality of primary producers in Lac Saint-Pierre, with respect to changes in environmental variables (light, nutrients, etc.) due to seasonal variations in water level.

Huggins *et al.* (2004) analyzed biofilms growing on artificial substrates suspended from June to July 2001 in north and south water masses of Lac Saint-Pierre (Québec, Canada), a shallow fluvial lake. They found higher biomass of the periphyton on the south shore. While fatty acids concentrations of biofilms (periphyton) indicated a better nutritional quality (higher PUFA: MUFA ratio) on the north shore. Frenette *et al.* (2003) observed differences in light attenuation coefficients ( $K_d$  PAR), chromophoric dissolved organic matter (CDOM), and in nutrient (TN, TP) concentrations along an upstream-downstream gradient and at a temporal scale between north and south water masses in Lac Saint-Pierre. Frenette *et al.* (2006) analyzed the spatial and temporal distribution of Lac Saint-Pierre water masses during summer 2001. Their results showed that the St. François and Ottawa water masses diminished (in surface and volume), while the contribution from the St. Lawrence water mass increased during the season. As a consequence, the magnitude of CDOM (variable related to UV and PAR attenuation in water) was modified. The PAR and UV penetration in St. François and Ottawa water masses decreased following an upstream-downstream gradient. This indicates that more light was available for algae growth at upstream stations than at downstream ones in these water masses. Frenette *et al.* (2006) observed a lower nutrient input during July and August than during June for the north and south water masses of the Lac Saint-Pierre. Algae may follow the nutrients in water concentrations pattern by impoverishment in N or P along the season, from May (spring) to August (summer's end).

The first objective of our study was to identify the environmental variables that determine the variation in both biomass and nutritional quality of benthic algae (periphyton) among spatial (upstream, downstream, north shore, south shore) and temporal (July-August) gradients in Lac Saint-Pierre. The second objective was to analyze the effects of the variations of periphytic nutritional quality on benthic trophic transfer. We evaluated the efficiency of benthic trophic transfer using instantaneous growth (RNA : DNA ratios) of a benthic consumer (*Hyalella azteca*,

Amphipodae). The third objective of this study was to follow the evolution of RNA:DNA response and body phosphorus content (P %) of *H. azteca* during eight days of feeding with periphyton from a natural marsh of Lac Saint-Pierre, in order to establish a time course of growth rate response to feeding.



## MATERIAL AND METHODS

### STUDY AREA

Lac Saint-Pierre (46°12' N, 72°50' O) (Québec, Canada) is a large shallow fluvial lake, with important water level seasonal variations (3-4 m during spring and autumn and 1.5-2 m during summer). In this aquatic system three main water masses are distinguished: north, south and the fluvial channel. These water masses present distinct spectral characteristics) and nutrient concentrations (Frenette *et al.*, 2003) because of different tributaries that feed into the Lac Saint-Pierre ecosystems on its two shores and the center St. Lawrence waters. The Lac Saint-Pierre ecosystem presents a high biodiversity and productivity, and it is classified as Biosphere Reserve of the United Nation Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO) (2000). Its productivity is mostly concentrated in the north and south littoral zones, as it is indicated by high yellow perch (*Perca flavescens*), sturgeon (*Acipenser fulvescens*) and catfish (*Ameiurus melas*) captures (over 800 tons in 1986 - Burton, 1991). This suggests a high productivity at lower trophic levels (e.g.: periphyton, benthic herbivores). However, at our knowledge there are no studies on benthic trophic transfer in Lac Saint-Pierre.

The sampling sites were selected in two water masses of Lac Saint-Pierre. The south water mass receives St. François river waters and the north water mass receives Ottawa river waters. These water masses present distinct physicochemical and biological characteristics with different light regimes (Frenette *et al.*, 2003). On the south shore, two stations were selected: one upstream (46°08'08" N, 72°51'12" O) and one downstream (46°10'46" N, 72°46'13" O) relative to the St. Lawrence River flow through Lac Saint-Pierre (Fig. 1) in order to capture the variations in periphyton biomass and nutritional quality along an upstream-downstream gradient. On the north

shore, only one station upstream (46°12'40" N, 72°56'06" O) was selected. This was done in order to allow comparison between south and north water masses of Lac Saint-Pierre with respect to periphyton. The sampling sites were situated at the same depth (3 m) at the beginning of the study in order to control for depth effect on the light available for benthic algae photosynthesis.

## SAMPLING STRATEGY

### Environmental variables

Water was sampled once a week at the three stations from middle May to the end of June. For July and August, water was sampled once every four days for a period of two weeks. This was done in order to follow the evolution of the environmental variables (light and nutrients in water) critical for algae photosynthesis and growth.

Water depth (Fig. 2), water temperature (Fig. 3) and light in water (Fig. 4), including photosynthetic active radiation (PAR) at 400-700 nm, were measured at each station at approximately 0.05 m intervals with a Spectroradiometer (Model PUV-2545, Biospherical Instruments, San Diego, USA). Vertical attenuation coefficients of PAR ( $K_d$  PAR) were calculated as in Frenette *et al.* (2003). Due to technical problems with the Spectroradiometer, the water depth and PAR were measured for six sampling dates with a light meter instrument (an Underwater Quantum Sensor (UWQ 4069, Li-cor) attached to a Data Logger (LI-1000, Li-cor)), and PAR extinction coefficient ( $K_d$  PAR) was calculated according to formulas by Wetzel and Likens (1991).

Integrated vertical samples of the water column at each station were taken with a 2m sampling cylinder. A 63  $\mu$ m sieve filtered the samples in order to eliminate large planctonic organisms. The samples were then placed in different glass recipients for total phosphorous (TP), total nitrogen (TN) and chromophoric dissolved organic

matter (CDOM) analyses. The TP and TN samples were analyzed using the method of potassium persulfate digestion (Fig. 5). For CDOM analysis, water samples were filtered (0.22  $\mu\text{m}$  width Isopore filtration membranes Millipore). The filtered water was analyzed for CDOM content. CDOM absorption spectra were measured between 290 and 900 nm with a spectrophotometer (Shimadzu UV-2401PC). Values were corrected for UV absorption values with the absorbances at 690 nm as specified in Frenette *et al.* (2006). CDOM in water was measured as absorbance values at 375 nm and the aCDOM was calculated according to Frenette *et al.* (2006):

$$\text{aCDOM (m}^{-1}\text{)} = 2.303 / (\text{abs}_{375\text{nm}} * 0.01),$$

where aCDOM is an absorption coefficient and  $\text{abs}_{375\text{nm}}$  represents absorbance values at 375 nm.

#### Experimental growth of periphyton in Lac Saint-Pierre

Artificial substrates (four ceramic tiles of 225  $\text{cm}^2$  surface) were installed at the bottom of the water column at each station (sixteen substrates/ station) in May 2004. The substrates were placed in the photic zone. Artificial substrates were placed on a polyethylene support to which two bricks were attached (Fig. 6) to prevent siltation. Other studies demonstrated that these substrates allow for algae colonisation (Stelzer and Lamberti, 2001; Huggins *et al.*, 2004). To analyze the temporal variations of both biomass and nutritional quality of benthic algae, we sampled periphyton during July and August 2004. The artificial substrates were removed once every four days during a two-week time period, at the beginning of July and August. Two substrates (eight tiles/ station) were removed at each sampling. The periphyton grown on six of the eight tiles was sampled with a razor blade on a 16  $\text{cm}^2$  surface area and analyzed for chl *a* concentration and for ash free dry weight (indicators of algal biomass) (Fig. 7); for particulate phosphorous (PP) content (Fig. 8) and for algae community structure (indicators of nutritional quality) (Fig. 9, 10, 11, 12). The other two tiles were used for trophic transfer laboratory experiments (Fig. 13, 14, 15, 16, 17).

### Periphyton biomass

Periphyton biomass on artificial substrates was estimated by using chlorophyll *a* concentration or ash free dry weight (including the detritus and all living matter). This was done because both measures are relatively inexpensive and there is a large comparison base in the literature using these variables (Biggs, 1995; Hessen *et al.*, 2002; Huggins *et al.*, 2004).

For chl *a* concentrations and ash free dry weight, periphyton samples were placed in a graduated cylinder with 750 ml Nano-pure water to form a homogenous mixture. The mixture was filtered using 25 mm diameter and 45 mm diameter Millipore glass fibre filters for chl *a* and ash free dry weight respectively. The chl *a* filters were treated using the chl *a* extraction method with ethanol (in the dark; 8 ml 90% ethanol at 70°C for 5 min., 4°C for 1h). After the extraction, the samples were analyzed using a spectrophotometer (Shimadzu, UV-Probe, Columbia, MD, USA). Absorptions were measured at 665 and 750 nm before and after acidification to correct for phaeopigments (Wetzel and Likens, 2000). Chl *a* concentrations were then calculated by applying the Nusch formula (Nusch, 1980) (Fig. 7). As for the periphyton ash free dry weight, the filters were dried at 60°C during 48 h, weighed, and then burned at 450°C during 12 h to eliminate the organic component. Once the burning process completed, the filters were weighed again. The organic dry weight was obtained as the difference between the weights before and after burning (Fig. 7).

### Periphyton phosphorus content

For the analysis of particulate phosphorus (PP), pre-weighed 45 mm diameter Millipore glass fibre filters were used to filter the homogenous mixture described earlier. Pieces of filters of known surface area were sectioned and analyzed using the phosphate ascorbic acid reduction method (*Standard methods for the examination of water and wastewater*, 14<sup>th</sup> edition, 1975) and the absorbance at 880 nm was

measured with a Spectrophotometer (Shimadzu, UV-Probe, Columbia, MD, USA). Phosphorous content ( $\mu\text{gP}/\text{mm}^2$ ) was related to periphyton dry weight as the percentage of phosphorous in periphyton (non-dimensional measure) (Fig. 8), in order to allow for comparison with the percentage of phosphorous in the consumer (*H. azteca*) (Fig. 17).

#### Periphyton community structure

For community structure analysis, algae samples were placed in dark bottles with a 1% glutaraldehyde–paraformaldehyde solution and conserved at 4°C in the dark.. For identification of algae groups, periphyton sub-samples were sedimented 12 h in Utermohl chambers and then counts of 400-600 cells were performed under an inversed microscope (Nikon, Diaphot 300) at 100X and 400X magnifications. Groups of algae identified were mostly chlorophytes, diatoms and cyanobacteria. For diatoms, representing a high nutritional quality group, gender identifications (*Achnantheidium*, *Navicula*, *Cocconeis*, etc.) were also realized (Fig. 11). This was done in order to compare the diatom species found in our communities with diatom species described in other studies and for which the nutritional quality (essential fatty acids composition) is known. The number of cells for each group was counted and both the absolute and the relative abundances were calculated (Fig. 9, 10). Algae groups abundances can be an indicator of the essential fatty acids composition in the community. Thus, we associated the absolute abundances of algae groups to the essential fatty acids (PUFA) absolute content in algae, and the relative abundances of algae groups to the pourcentage of PUFA in algae. It was demonstrated in other studies that both PUFA pourcentage and PUFA absolute content are indicators of nutritional quality (Goedkoop *et al.*, 2000; Brett and Müller-Navarra, 1997).

## Trophic transfer

### Experimental setup

The benthic herbivore chosen in this study (*H. azteca*, Amphipod) is a small crustacean largely used in toxicity studies that can be easily reared in the laboratory (Borgmann et Borgmann, 1997). *H. azteca* is abundant in the hydrographic basin of Great Lakes and in St. Lawrence River (Hogg *et al.*, 1998). An indoor incubation system (Fig. 13) for *H.a azteca* cultures (National Water Institute, Burlington) was set up. This system included three aquariums (one for each station) having 50 L capacity, placed in a thermostated bath (Fig. 14). The incubation system was maintained at 24°C (optimal temperature for *H. azteca* growth) with a light intensity of 55  $\mu$ E. Day - night / light - dark (16 L : 8 D) conditions were simulated using a light-timer. For each station two tiles, colonized by the periphyton, were placed inside each aquarium (Fig. 4). Lake water was filtered by a 32  $\mu$ m sieve to eliminate all possible macro-zooplankton predators of *H. azteca* (e.g. *Gammarus lacustris*) and macro-algae competitors for nutrients in the water. The aquariums were filled with filtered lake water from the three stations. The water and the tiles were renewed once every four days.

Inside each aquarium, we introduced 110-200 8-day old *H. azteca* individuals, which were allowed to feed on the periphyton. The food (Tetra Min Fish Food) offered in *H. azteca* culture protocols (Borgmann and Norwood (1997) *H. azteca* culture procedures) weights  $\sim$  0.16 mg per individual, while during our experiments the lowest biomass offered per individual was of  $\sim$  0.6 mg (periphyton organic dry weight). We estimated that *H. azteca* subjects were in presence of sufficient food quantity at the beginning of our experiments although we do not know the correspondence in protein, lipid, and other essential food composites between fresh periphyton from our sites and Tetra Min Fish Food.

After three weeks, the individuals were counted and placed in cryogenic vials for RNA:DNA ratio (Fig. 15) and P concentration analysis. Growth rates (RNA:DNA ratio) were analyzed using the microfluorometric method (Kyle *et al.*, 2003). Phosphorus content of *H. azteca* was analysed by the colorimetric method to obtain PO<sub>4</sub> concentration values (μgPO<sub>4</sub>\*L<sup>-1</sup>). The absorbance at 880 nm was measured with a Spectrophotometer (Shimadzu, UV-Probe, Columbia, MD, USA). Phosphorous content (μgPO<sub>4</sub>\*L<sup>-1</sup>) was calculated from PO<sub>4</sub> values (μgPO<sub>4</sub>\*L<sup>-1</sup>) by the formula: μgP\*L<sup>-1</sup>= (μgPO<sub>4</sub>\*L<sup>-1</sup>)\*[( 30,973762+4\*15,9994)\*30,973762]<sup>-1</sup>, and related to *H. azteca* dry weight as the percentage of phosphorous in *H. azteca* (non-dimensional measure).

#### Time-course of growth response

A second experiment was conducted in June 2005, in order to establish a time-course of RNA:DNA ratios. One station was set in a Lac Saint-Pierre natural marsh on the south shore, close to Tardif channel and connected with Lac Saint-Pierre (St. François water mass) (Fig. 1). The incubation system described earlier was used for this feeding experiment. This experiment documented the variation in RNA:DNA ratios (Fig. 16, 17) and %P (Fig. 17) of *H. azteca* individuals allowed to feed on periphyton that has been grown in the lake, over a short time period (2h, 4h, 8h, 12h, 24h, 48 h, and 96h).

Twenty *H. azteca* individuals were collected each time at 0h, 2h, 4h, 8h, 12h, 24h, 48 h, and 96h for RNA:DNA analysis. Sixty-six *H. azteca* individuals were collected each time at 0, 4, 12 and 96 hours from the experiment start for analysis of the P % in their body. The periphyton on the tiles used to feed *H. azteca* was sampled at the

beginning and at the end of the experiment for community structure, chlorophyll *a*, dry weight and P % analysis.

### STATISTICAL APPROACH

We compared stations and sampling periods - representing low and high water levels (July and August). Two-way ANOVA were used to test the effect of stations and sampling periods on environmental variables (water depth, water temperature, aCDOM,  $K_d$  PAR, TN, TP) as well as on periphyton biomass (chl *a*, DW) and nutritional quality (absolute and relative abundances of the three algae groups identified). Given the extremely high heterogeneity of light conditions in Lac Saint-Pierre ecosystem, along upstream-downstream and north shore-south shore gradients (Frenette et al., 2003, 2006) we also conducted one-way ANOVA's for light in water variables (aCDOM and  $K_d$  PAR) and for periphyton biomass (chl *a*, DW) for July and August separately. Multiple regression analysis backward or forward stepwise allowed identification of environmental variables (water depth, water temperature, aCDOM,  $K_d$  PAR, TN, TP) predicting the variations in the periphyton biomass and nutritional quality. Two-way ANOVA's were used to compare RNA : DNA ratios in *H. azteca* and multiple regression analysis to establish the relationship between RNA : DNA and P content of *H. azteca*.

### Periphyton biomass

The differences in periphyton biomass were tested using two-way ANOVA with site and sampling period (July-August) as independent variables and chl *a* concentrations respectively organic dry weight (DW) values as dependent variables. Chl *a* and DW were log- and root- transformed in order to normalize the data. Multiple-regression



analysis with the water level, water temperature, CDOM in water absorbance values,  $K_d$  PAR in water, TP and TN content as independent variables, allowed identifying which environmental parameters were affecting periphyton biomass (chl *a* and DW) variations.

### Periphyton nutritional quality indicators

#### Community structure

The community structure differences were tested using two-way ANOVA with site and sampling period (July-August) as independent variables and the absolute abundances of three main algae groups (chlorophytes, diatoms, cyanobacteria) and the relative abundances of the same algae groups, as dependent variables. Absolute and relative abundances were log respectively log- or root- transformed to normalize the data. Multiple regression analysis with water level, water temperature, CDOM in water absorbance values,  $K_d$  PAR in water, TP and TN content as independent variables, as independent variables, allowed identifying which environmental parameters were affecting periphyton community structure (algae absolute and relative abundances).

#### Phosphorus in periphyton

The differences in periphyton phosphorus content (P%) were tested using two-way ANOVA with site and sampling period (July-August) as independent variables and the periphyton P% as the dependent variable. Periphyton P% was log-transformed to normalize the data.

### *Hyaella azteca* growth

The consumer growth rate referred to as RNA : DNA ratios, between all three sites and sampling periods, were tested using a two-way ANOVA followed by a post-hoc Tuckey test with site and sampling date as independent variables (Fig. 15). One-way ANOVA analysis were used to test differences in RNA : DNA ratios and in DNA concentrations in *H. azteca* individuals for the time course experiment (Fig. 16). A simple regression analysis was used to describe the relationship between the RNA concentration and the P content in *H. azteca* individuals (Fig. 17).

## RESULTS

### Environmental variables

Water level (continuous daily average data from 19 May to 14 August 2004 from Fisheries and Oceans Canada data base) showed large variations from May to August 2004 (Fig. 2). Water level data used in our study were measures taken punctually at our stations from July to August 2004, for each water or periphyton sampling date. Sampling dates in July corresponded to a significantly lower water level than sampling dates in August (two-way ANOVA,  $F=9.32$ ,  $p=0.05$ ).

There were no significant differences between LWL and HWL in water temperature measurements (two-way ANOVA,  $p=0.6$ ) (Fig. 3). However water temperatures during August were slightly lower than July temperature measures.

$K_d$  PAR values did not varied significantly among stations for LWL and HWL (Fig. 4, Table 1). July  $K_d$  PAR measures, for all stations, were significantly lower than August  $K_d$  PAR measures (Table 1). During August, there were significant differences in  $K_d$  PAR values between north and south sites and between south upstream and south downstream (one-way ANOVA,  $F=11.729$ ,  $p=0.003$ ). The highest  $K_d$  PAR values were observed at the south upstream site, while the lowest at the north site.

ACDOM (CDOM in water measured as absorbance) was significantly higher in August (HWL) than in July (LWL) for all stations (Fig. 4, Table 2). In July, the CDOM concentrations were highest in south upstream station, followed by south downstream and north upstream (one-way ANOVA,  $N=12$ ,  $R=0.876$ ,  $Error=0.062$ ,  $df=2$ ,  $F\text{-ratio}=14.876$ ,  $p=0.001$ ). In August, the differences in CDOM in water

significant differences in CDOM in water, at each station, between sampling dates (at four-day interval) (one-way ANOVA's,  $p < 0.001$ ).

Total nitrogen concentration in water was significantly higher at south stations than at the north one during both sampling periods (Fig. 5, Table 3). TP concentrations in water measured during low water level (July) and high water level (August) respectively did not vary significantly among sites (Fig. 5, Table 4).

#### Periphyton samples

#### Biomass indicators

Periphyton chlorophyll *a* (chl *a*) concentrations values indicated that the biomass of periphyton was higher for south stations compared to the north one (Fig. 7, Table 5) during both low (July) and high water level (August) period. Organic dry weight (DW) measures also indicated that the biomass of periphyton was higher for the south stations compared to the north one during July and August (Fig. 7, Table 6). The most pronounced differences in periphyton chl *a* and in organic DW were observed between north upstream and south downstream stations.

At the north site, concentrations of chl *a* in the periphyton sampled tended to be higher in July (LWL) than in August (HWL) (one-way ANOVA,  $N=8$ ,  $R=0.704$ ,  $df=1$ ,  $Error=0.393$ ,  $p=0.052$ ). At the south sites there were no significant differences between July and August in chl *a* or DW (one-way ANOVA,  $p=0.397$ ,  $p=0.869$  for south downstream respectively south upstream), although the same tendency was observed (higher chl *a* and DW during July than during August).

Multiple regression analysis identified water depth as the environmental variable that predicted 20.7% of the periphyton biomass (chl *a*) variations for both July and August 2004 and for all sites (Table 7). Water depth,  $K_d$  PAR and aCDOM together predicted 34.4% of periphyton DW variation for both July and August 2004 and for all sites (Table 8).

### Nutritional quality indicators

#### Periphyton phosphorus content

Periphyton P content (Fig. 8) did not differ significantly between north and south stations for the entire sampling period (two-way ANOVA,  $N=24$ ,  $df=2$ ,  $F$ -ratio=0.015,  $p=0.985$ ). The south upstream station had slightly higher P content (P%) in periphyton than south downstream and north sites during both July and August, but this was not statistically significant (one-way ANOVA,  $F=1.11$ ,  $p=0.4$ ). At all sites, periphyton samples in August tended to be richer in P than in July but this was not statistically significant (one-way ANOVA,  $F=0.46$ ,  $p=0.6$ ). P content in periphyton varied between 0.09 and 0.6 %.

#### Periphyton community structure

Three main groups were identified in periphyton community structure: chlorophytes, diatoms and cyanobacteria. The community structure (as absolute and relative abundances of these groups) (Fig. 9, 10) varied both among sites and sampling dates (Tables 9, 10, 11, 12, 13, 14).

*Spatial and temporal variations of algae absolute abundances*

The absolute abundances of chlorophytes, diatoms and cyanobacteria were higher at south sites than at the north one for both low water level period (July) and high water level (August) periods (Tables 9, 10, 11).

The absolute abundances of chlorophytes at all stations (Table 9) were higher during LWL than during HWL. Least square means indicate that in July the highest absolute abundances of chlorophytes were at south downstream station, followed by south upstream and north upstream ones respectively. While in August least square means indicate also that the highest absolute abundances of chlorophytes were at south downstream station, followed by south upstream and north upstream, but there were no significant differences between the last two.

The absolute abundances of diatoms (Table 10) varied between all stations for LWL and HWL with highest diatom abundances at south downstream station, followed by south upstream and north upstream. There were higher absolute abundances of diatoms at all stations in July (LWL) than in August (HWL). Least square means indicate that in July the absolute abundances of diatoms did not varied significantly between south upstream and north upstream stations. While for August, only absolute abundances of diatoms at south downstream respectively north upstream differed significantly.

The absolute abundances of cyanobacteria (Table 11) at all stations were higher at south stations (with no significant difference between south upstream and south downstream) than at north upstream station for both HWL and LWL. Absolute abundances of cyanobacteria at all stations were higher during LWL than during HWL.

*Spatial and temporal variations of algae relative abundances*

The relative abundance of chlorophytes for all station and for both LWL and HWL (Table 12) was higher at south downstream and north upstream stations (with no significant difference between these) than at south upstream station. No significant differences were found between sampling periods at all stations. Least square means indicate that in July the highest relative abundance of chlorophytes was found at south downstream site, followed by north upstream and south upstream stations. While in August, the highest relative abundance of chlorophytes was found at north upstream site, followed by south downstream and south upstream stations.

The relative abundance of diatoms was higher at north station than at south ones and for both LWL and HWL (Table 13). Least square means indicate that the highest relative abundance of diatoms was at north upstream station, followed by south downstream and south upstream. There were higher relative abundance of diatoms at all stations for HWL (August) than for LWL (July). In July, highest relative abundance of diatoms was at north upstream and south downstream stations (with no significant difference), followed by south upstream one. In August, highest relative abundance of diatoms was at north upstream station, followed by south stations (with no significant difference upstream-downstream).

The relative abundance of cyanobacteria was higher at south stations than at north one for both LWL and HWL (Table 14). Slightly higher relative abundance of cyanobacteria was found at all stations during July (LWL) than in August (HWL). In July, highest relative abundance of cyanobacteria was at south upstream station, followed by south upstream and north upstream (with no significant difference between the last two).

Algae relative abundances varied significantly between sampling dates (at four-day interval) at all stations (one-way ANOVA's,  $p < 0.001$ ).

## Environmental variables influencing community structure

### Absolute abundances

Multiple regression analysis (Table 15) identified water depth, water temperature, aCDOM,  $K_d$  PAR, and the concentrations of TN in water as the environmental variables that predicted 20.7% of the variation in absolute abundances of chlorophyte for both LWL (July) and August (HWL) at all sites.

Water depth and TP concentrations explained 23.8% of the variation in absolute abundances of diatoms for both LWL (July) and August (HWL) at all sites (Table 16).

Water ACDOM, as well as the TN and TP concentrations in water explained 32.7% of the variation in absolute abundances of cyanobacteria for both LWL (July) and August (HWL) at all sites (Table 17).

### Relative abundances

Multiple regression analysis did not identify any environmental variables explaining the relative abundances of chlorophytes.

Water CDOM and TN concentrations explained 40.9% of the variation for diatom relative abundances for all sites and sampling periods (Table 18).

Water TN explained 57.0% of the variation for the relative abundances of cyanobacteria for all sites and sampling periods (Table 19).



The community of diatoms was mostly composed of *Achnanthydium minutissima*, *Cocconeis placentula*, *Navicula radiosa*, *N. pennata*, *Gomphonema truncatum*, *Nitzshia* spp., *Rhoicosphenia curvata*, *Cymbella* spp. and centric diatoms (Fig. 13) at all sites. Other sporadic genera were identified (e.g.: *Fragillaria* spp., *Eunotia* spp., *Amphora* spp., *Staurosira* spp., etc.). Stations on the south shore were dominated by *Achnanthydium minutissima*, while on the north shore, *Cocconeis placentula* dominated the periphyton samples. On the south shore, *Navicula* was more abundant at the upstream site than at downstream one.

### Trophic transfer to *Hyalella*

The instantaneous growth rates (RNA:DNA ratios) of *H. azteca* were not significantly different among stations (Fig. 15). We could not compare the two time periods because it was not possible to use the same number of individuals and also because we could not use the same batch of young individuals for the two time periods. There were differences between batches in the initial DNA concentration and RNA:DNA ratio of the young *H. azteca*. 2004 *H. azteca* subjects - fed three weeks with Lac Saint-Pierre periphyton - had a high body P content (0.8% - 1.8% of their dry weight).

### Time course of growth response

The instantaneous growth rate (RNA:DNA) of *H. azteca* varied significantly after a 4h-24h period from the beginning of the experiment (Fig. 16). The DNA concentration increased significantly after a time interval of 48h-96h.

P content in *H. azteca* has been negatively correlated with *H. azteca* RNA concentration and decreased significantly after 12h from the experiment start (Fig. 17). Young *H. azteca* individuals had phosphorus content in their body of 1.1 % of their dry weight at 2 hours after the beginning of the experiment and it decreased to 0.62 % after 192 hours after the experiment start.

## DISCUSSION

### Environmental variables influencing the periphyton biomass

The most important environmental variables having an effect on both periphyton biomass and community structure (referred to as algae cells absolute and relative numerical abundances) were variables related to light in water (aCDOM,  $K_d$  PAR), water level and nutrient concentrations in the water (TN and TP). These findings confirm the results of Huggins *et al.* (2004), which showed that environmental variables related to the light regime (CDOM, PAR) influenced the biomass and the community structure of the periphyton on artificial substrates suspended in Lac Saint-Pierre south and north water masses. Our experimental design also allowed identifying the water depth (level) and the nutrients in water as control factors of the Lac Saint-Pierre benthic algae biomass and community structure. The water level (depth) itself is an environmental variable which influences the CDOM, the  $K_d$  PAR and the nutrients in water (as these variables depend on the inputs of matter and nutrients through precipitations or tributaries into the Lac Saint-Pierre ecosystem).

Lac Saint-Pierre water level data for the period 1978-1992 indicate that spring inundations happen between April and May, while August and September are the months with the lowest water level (*Environment Canada* data for Lac Saint-Pierre station, Lat. 46°11'N, Long. 72°53'W). Results by Frenette *et al.* (2006) are consistent with this and show that main tributaries discharges for Lac Saint-Pierre diminished constantly from beginning of June to August 2001. However in this study the first part of July corresponded to a low water level period, while the second half of July and August corresponded to a high water level period. This switch in the precipitation periods has changed the temporal pattern of variations in CDOM, TN and TP in water, and of water  $K_d$  PAR, described by Frenette *et al.* (2006). Therefore we emphasize that our results on the temporal variations of the periphyton biomass and community structure would reflect this particular situation of summer 2004

sampling season. In fact, in our study periphyton biomass was (at the north station) or tended to be (at south stations) highest in July when water level was lower and CDOM and  $K_d$  PAR values indicate that there was more light in water available to algae growth, and lower in August, when water level increased.

Huggins *et al.* (2004) obtained a greater exposure of periphyton to PAR in south than in north water mass. Contrary to Huggins *et al.* (2004), in our study south sites had higher CDOM concentrations (during July), and higher values of PAR diffuse attenuation coefficient ( $K_d$  PAR) (during August), comparing to the north site. This suggests that in our study there was more light (PAR) available for algae growth at the north site than at the south ones, at the periphyton sampling dates. Our results on periphyton biomass are unexpected, as we measured higher periphyton biomass in south sites comparing to the north one. We propose two explanations for that. First, the  $K_d$  PAR and CDOM values introduced in analysis were punctual measurement of  $K_d$  PAR and CDOM, corresponding to the periphyton sampling dates. The period necessary for periphyton growth depending on environmental conditions is of one - two weeks (Stevenson *et al.*, 1996). So it is best to take into account the average  $K_d$  PAR ( $K_d$  PAR<sub>ave</sub>) and CDOM data (aCDOM<sub>ave</sub>) for two weeks preceding our periphyton sampling. This was not possible because the sampling protocol did not gave us acces to enough aCDOM and  $K_d$  PAR to establish realistic averages of these values for each of the periphyton sampling dates. The few punctually taken measures of aCDOM and  $K_d$  PAR can't be used, as in that period water level (Fig. 2) and consequently aCDOM and  $K_d$  PAR values varied largely.

Secondly, as our multiple regression analysis showed, depth was another environmental variable that predicted the periphyton biomass (besides the CDOM and  $K_d$  PAR). Nutrient in water (TN, TP) concentrations are strongly related to water depth. As showed in our two-way ANOVA analysis, TN and TP values were particularly high at south sites (Tables 3, 4), which may explain our excess in

periphyton biomass at these sites. Our hypothesis is supported by the results of Stelzer and Lamberti (2001) which showed that periphyton biomass (measured as chlorophyll *a* concentration) increased with the N concentration in water.

### Environmental variables influencing periphyton nutritional quality

#### Periphyton elemental composition

Periphyton was generally rich in P at our sites (0.09 - 0.6 % P), the average plant P content in lakes being of approximately 0.08 % (Wetzel, 2001, after Vallentyne, 1974). There were no significant differences in periphyton P% between stations or sampling periods (LWL, HWL). We did not measure the N content in periphyton samples. However it is known that algae nutrient content follow the nutrient in water concentration pattern (Mulholland and Rosemond, 1992; Stelzer and Lamberti, 2001), so based on our results on TN in water (Table 3) we assume that the periphyton at south stations was richer in N than the periphyton at the north station.

In Stelzer and Lamberti's (2001) study periphyton carbon content increased with chl *a* concentration in periphyton. Based of the relationship chl *a* – C content in algae established by Stelzer and Lamberti (2001), and on our results on chl *a* and on P content in periphyton, we reconstituted the ratios C: P expected in the periphyton at our stations in July and August, as indicators of periphyton nutritional quality. We expect higher C: P ratio at the south upstream station than at the south downstream station (because at south upstream station there was lower chl *a* concentration / C content in periphyton, and slightly higher values of P content in periphyton). Therefore we indicate that the south upstream station had better nutritional quality (lower ratios C: P) than the south downstream one.

### Periphyton community structure

The variations in periphyton community structure were related to water level (depth), water temperature,  $K_d$  PAR, CDOM and nutrient in water (TN, TP), suggesting that all these environmental variables may influence the nutritional quality of periphyton for the consumer (Biggs, 1995; Tank *et al.*, 2003; Huggins *et al.*, 2004).

Higher absolute abundances of algae (chlorophytes, diatoms, cyanobacteria) found at south sites compared to the north station, could be associated with a higher biomass at south stations than in north. This statement is confirmed by the fact that algae relative abundances (Table 12, 13, 14) did not varied the same way as the algae absolute abundances (Table 9, 10, 11).

The relative proportion of chlorophytes, diatoms and cyanobacteria varied inside a four-day time interval during the sampling period, which is a relatively short period. This could be the result of the intense precipitation events during the sampling periods (Biggs and Gerbeaux, 1994; Biggs, 1995) as they favored nutrient input in the system and changed the light regime.

The community structure also varied from one station to another, with highest differences between north upstream and south downstream. Considering that diatoms have highest nutritional quality among algae groups (Brett and Müller-Navarra, 1997), we observed two distinct spatial tendencies: 1) highest absolute abundances of diatoms at south sites, and, 2) highest relative abundances of diatoms at the north site (although absolute abundances were low). This is consistent with the results by Huggins *et al.* (2004) which attributed their results to a lower exposure of periphyton to PAR and UVR in north than in south. Our results on  $K_d$  PAR apparently do not explain algae relative abundances variation. We suggest other environmental control factors (e.g.: nutrients) to be responsible for the spatial differences of algae abundances. For example TN, which was identified as having an effect on diatoms

relative abundances, varied between stations, which did not happen in Huggins *et al.* (2004) study. In this study, highest TN concentrations in water at the south stations are associated with highest diatom relative abundance at these stations.

Both the absolute (indication of absolute PUFA content) and the relative abundances (indication of PUFA : MUFA ratios) of algae can be used to describe their nutritional quality. Many studies on algae nutritional quality (Brett and Müller Navarra, 1997; Von Elert and Stampfl, 2000; Wacker *et al.*, 2002) refer only to algae PUFA absolute content to quantify their nutritional quality. Consistent to their approach, we can state that in this study south stations (particularly south downstream one) displayed better nutritional quality than the north station and that the algae communities grown under low water level period (July) had higher nutritional quality than those grown under high water level period (August) at the north site. However in our study absolute and relative abundances of diatoms did not vary the same way between stations, which highlights the necessity to compare community structure data with fatty acids analysis in order to elucidate the nutritional quality query.

De Seve and Goldstein (1980) indicate that seasonal succession of diatoms has been slower on natural substrates than on artificial ones, in several studies. In our study, the relative abundances of the diatom genera (*Achnanthydium* spp., *Cocconeis* spp., *Navicula* spp., *Nitzshia* spp., *Gomphonema* spp., etc.) varied between sampling dates at all of the three sites (Fig. 11). However the same dominating species (e.g. *Achnanthydium minutissima* at south sites, *Cocconeis* spp. at north one) were found at each site over the entire sampling protocol, which indicates that the sampling period chosen (a month and a half, during summer) was probably too short to allow for diatom species succession. It also indicates that diatom species variations are not responsible for changes in the nutritional quality of algae between sampling dates at each station (which seem more related to algae groups abundances variations between sampling dates), but they may have induced variations in algae nutritional quality

between stations. It is likely that we found higher absolute abundances of *Achnantheidium minutissima* species at the south sites in reason of higher TN concentrations in water at these sites. This is consistent with Stelzer and Lamberti (2001) results. In Stelzer and Lamberti's (2001) study *Achnantheidium* was most abundant at higher N: P in water. In our study P in water did not vary, so we expect that the ratios N: P was highest at the south stations, where TN concentrations in water were higher.

The available information about the essential fatty acid content of some of the species found on our substrates comes mostly from experiments using cultured algae. Mansour *et al.* (2005) found high EPA (20:5 $\omega$ 3) concentrations in *Navicula jeffrey* and another *Navicula* species, relatively low DHA (22:6 $\omega$ 3) content, and no ALA (18:3 $\omega$ 3), with a high TAG (triacylglyceroles) proportion (57%). In Suba Rao *et al.* (2005), *Nitzshia frustula* had high EPA and lower DHA content. As for chlorophytes, *Scenedesmus acutus* species was shown to contain considerable amounts of ALA (short chain essential fatty acid) but low proportions of EPA and DHA (Ahlgren *et al.*, 1992; Müller-Navarra, 1995a). Cyanobacteria *Anabaena* was found to be rich in ALA (Vargas *et al.*, 1998; Li et Watanabe, 2001; Gugger *et al.*, 2002). Based on these studies we suggest that some of the algae identified in the periphyton from our stations (*Navicula*, *Nitzschia*, *Scenedesmus*, *Anabaena*) are rich in essential fatty acids (high EPA content in diatoms and high ALA content in chlorophytes and cyanobacteria), having high nutritional quality. For example, higher relative abundances of *Navicula* and *Nitzschia* at south downstream and north upstream stations than at the south upstream one (Fig. 11) could be interpreted as indicators of high EPA concentrations at south downstream and north upstream. We do not have information on the PUFA content for the other dominant diatom species on our substrates (e.g. *Achnantheidium*, *Cocconeis*) or chlorophyte and cyanobacteria (*Homoeothrix*) that would help us to complete this image on algae community structures PUFA content.



The effect of periphyton biomass and nutritional quality on the trophic transfer to a benthic consumer (*H. azteca*)

*H. azteca* fed with periphyton showed no significant differences in their instantaneous growth rates (RNA: DNA ratio) between stations, in spite of the biomass differences of their food. P content of *H. azteca* adult individuals was identified as 0.9% of their dry weight (Frost *et al.*, 2003), which is superior to the P% found in periphyton from Lac Saint-Pierre stations. Therefore, the lack of growth response could be explained by a P limitation for *H. azteca*. If we consider that the food quantity (0.6 mg of periphyton organic dry weight corresponding to the lowest periphyton biomass offered) available per individual of *H. azteca* in aquariums exceeds the food quantity required to encounter optimal feeding conditions (0.16 mg Tetra Min Fish Food per individual) we may assume that in fact these consumers were in presence of enough food. Which could eliminate the P limitation hypothesis, as it was possible for these herbivores to increase their quantity of food in order to supply the necessary of P in their diet.

Another explanation could be that we did not use the same young batch and that initial RNA: DNA ratios varied from one batch to another. Also, considering that the optimal response time for RNA: DNA ratio in *H. azteca* is shorter (4h-24h) than the response time allowed (19-21 days), one possibility is that we missed the optimal response time of this consumer.

Taking into account the fact that the proportion of cyanobacteria of all periphyton samples exceeds 20% we could also assume that in fact we did not feed *H. azteca* with food of different nutritional quality, therefore there were no differences in RNA: DNA ratios between sites.

An interesting approach would be the comparison of fatty acid content in *H. azteca* and in the periphyton (function of his specific composition) to reveal information on the fatty acids metabolic processes (e.g.: assimilation, stockage, glucides synthesis, etc.) of this consumer and better explain the nutritional quality criteria for *H. azteca*. In Hargrave's (1970) study, *H. azteca* assimilated the diatoms with significant higher efficiency (75%) than the green (45%-55%) and blue-green algae (5%-15%), despite of a rigid cellular wall structure of diatoms which could represent an important obstacle in their digestion by herbivores. This result could be explained by a necessity of a rich EPA food for this herbivore, which was supplied mostly by the diatoms. The cyanobacteria used in this study is a species rich in ALA, another important essential fatty acid, but it was the least preferred food. Algae used in Hargrave's (1970) study were also abundant (*Navicula* spp.) and present (*Mougeotia* spp., *Anabaena* spp.) on our substrates.

Park *et al.* (2002) studied the effects of algae PUFA versus P content on the growth rate of *Daphnia*, a planktonic herbivore with high P demands. The PUFA and the P acted independently on *Daphnia* growth rate, and algal PUFA content explained better the variation in *Daphnia* growth rate than did the P content (see also Müller-Navarra, 1995b). This is interesting as the crustaceans have a relatively high P content (0.94%) comparing to other invertebrates (Cross *et al.*, 2005; Frost *et al.*, 2003) which suggest that P may become limiting in crustaceans food.

The P content of the *H. azteca* individuals measured for the time course experiment is consistent with the P values presented by Frost *et al.* (2003) for this herbivore. P may follow different metabolic pathways such as RNA or phospholipid synthesis, etc. (Ahlgren *et al.*, 1997; 1998; Carrillo *et al.*, 1996). The predominance of one P metabolic pathway changes from one species to another depending for example on the proportion of the consumer biomass represented by RNA or by the phospholipids (Elser *et al.*, 2003). The P content in *H. azteca* decreased with RNA synthesis, which

is normally expected, giving the importance of P as element in the RNA synthesis (Elser *et al.*, 2003). This result is important as few studies are known to describe the RNA-P coupled variation for benthic organisms (Cross *et al.*, 2005). The response time we obtained for RNA concentration in *H. azteca* (4 h – 24 h) is slightly higher than the response time obtained by Vrede *et al.* (2002) for *Daphnia* (5h). This difference in the response time may be related to the difference in size of these two species (the larger organism, in this case *H. azteca*, has highest RNA concentrations).

## CONCLUSIONS

Temperate fluvial systems are generally characterized by important water level variations. The water level influences the nutrient inputs into these systems and the light availability in water for primary producer growth. The water level contributes to the transfer mechanism of energy and matter between aquatic habitats influencing the productivity of these habitats and of the entire fluvial system. In the context of global climate warming and human impacts on aquatic ecosystems, the water level is one environmental variable susceptible to change (Coops *et al.*, 2003; Nõges *et al.*, 2003).

However, little is known about the consequences of water level dynamics on trophic transfer and on the productivity of aquatic systems. In this study, both the water level (depth) and the environmental variables (light in water, nutrients) had an impact on periphyton biomass and community structure. This impact was more pronounced on the biomass. South stations had higher biomass than the north station. The nutritional quality inquiry is not elucidated, however this study highlights the importance of understanding the role of diatom absolute versus relative abundances in the process of the nutritional quality quantification.

This study highlights the importance of light and nutrient dynamics in this ecosystem, under water level fluctuations, for the development of algae and for the efficiency of trophic transfer to higher trophic levels. However, more intensive studies, using more stations and extended over a longer sampling period, are needed to describe the productivity mechanism in this aquatic system. Our periphyton sampling protocol only covered two months (July and August) during summer 2004, and was not possible to describe the real amplitude at high water level. However our study introduced a spatio-temporal approach of benthic trophic transfer in fluvial lakes with respect to the water level regime in the Lac Saint-Pierre. Further investigations of

benthic trophic transfer in this ecosystem, including aspects of the lake-wetland hydrological connectivity, are necessary.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We gratefully acknowledge U. W. Borgmann from National Water Research Institute (Burlington) and his research assistant W. Norwood for providing us the *Hyaella azteca* cultures used in this study. P. Lavallée, D. Pouliot, P. Thibeault, J.-F. LaPierre, M. Lefebvre, D. Deshaies, G. Blanchette, B. Kakou and G. Trudel provided helpful assistance in the field and in laboratory. This project was funded with grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to J.-J. Frenette and H. Glémet.

## REFERENCES

1. Ahlgren G., Gustafsson I.-B. & Boberg M. (1992) Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae. *Journal of Phycology*, **28**, 37-50.
2. Ahlgren G., Goedkoop W., Markensten H., Sonesten L. & Boberg M. (1997) Seasonal variations in food quality for pelagic and benthic invertebrates in Lake Erken – the role of fatty acids. *Freshwater Biology*, **38**, 555-570.
3. Ahlgren G., Zeipel K. & Gustafsson I.-B. (1998) Phosphorus limitation effects on the fatty acid content and nutritional quality of a green alga and a diatom. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **26**, 1659-1664.
4. Biggs B. J. F. & Hickey C.W. (1994) Periphyton responses to a hydraulic gradient in a regulated river, New Zealand. *Freshwater Biology*, **32**, 49-59.
5. Biggs B. J. F. (1995) The contribution of flood disturbance, catchment geology and land use to the habitat template of periphyton in stream ecosystems. *Freshwater Biology*, **33**, 419-438.
6. Borgmann U. & Borgmann A. I. (1997) Control of ammonia toxicity of *Hyalella azteca* by sodium, potassium and pH. *Environmental pollution*, **95**: 325-331.
7. Brett M. T. & Müller-Navarra D. C. (1997) The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food web processes. *Freshwater Biology*, **38** (3), 483-500.
8. Burton J. (1991) *Le Lac Saint-Pierre - Document d'intégration*. Centre Saint-Laurent Conservation et protection Environnement Canada.
9. Carrillo P., Reche I. & Cruz-Pizzaro L. (1996) Interspecific stoichiometric variability and the ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by zooplankton. *Freshwater Biology*, **36**, 363-374.

10. Coops H., Beklioglu M. & Crisman T. L. (2003) The role of water level fluctuations in shallow lake ecosystems – workshop conclusions. *Hydrobiologia*, **506-509**: 23-27.
11. Cross W. F., Benstead J. P., Frost P. C. & Thomas S. A. (2005) Ecological stoichiometry in freshwater benthic systems: recent progress and perspectives. *Freshwater Biology*, **50**: 1895 – 1912.
12. Cruz-Rivera E. & Hay M.E. (2000) Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding and fitness of marine mezograzers. *Ecology*, **81**: 201-219.
13. Cruz-Rivera E. & Hay M. E. (2001) Macroalgal traits and the feeding and fitness of an herbivore amphipod: the roles of selectivity, mixing and compensation. *Marine Ecology Progress Series*, **218**: 249-266.
14. DeMott W. R. & Pape B. J. (2005) Stoichiometry in an ecological context: testing for links between *Daphnia* P-content, growth rate and habitat preference. *Oecologia*, **142**: 20-27.
15. De Seve M. A. & Goldstein M. E. (1981) The structure and composition of epilithic diatom communities of the St. Lawrence and Ottawa rivers in the Montreal area. *Canadian Journal of Botany*, **59**: 377-387.
16. Dortch Q., Roberts T. L., Clayton J. J. R. & Ahmed S. I. (1983) RNA/DNA ratios and DNA concentrations as indicators of growth rate and biomass in planktonic marine organisms. *Marine Ecology Progress Series*, **13**: 61–71.
17. Dunstan G. A., Volkman J. K., Barrett S. M., Leroi J. M. & Jeffery S. W. (1994) Essential polyunsaturated fatty acids from fourteen species of diatoms (Bacillariophyceae). *Phytochemistry*, **35**: 155-161.
18. Elser J. J., Dobberfuhl D. R., MacKay N. A. & Schampel J. H. (1996) Organism size, life history, and N: P stoichiometry - Toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *Bioscience*, **46**: 674-684.
19. Elser J. J., Acharya K., Kyle M., Cotner J., Makino W., Markow T., Watts T., Hobbie S., Fagan W., Schade J., Hood J. & Sterner R.W. (2003) Growth rate – stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, **6**: 936-943.



20. Frenette J.-J., Arts M. T. & Morin J. (2003) Spectral gradients of downwelling light in a fluvial lake (Lac Saint-Pierre, St-Lawrence River). *Aquatic Ecology*, **37**: 77-85.
21. Frenette J.-J., Arts M. T., Morin J., Gratton D. & Martin C. (2006) Hydrodynamic control of the underwater light climate in fluvial Lac Saint-Pierre. *Limnology and Oceanography*, **51**: 2632–2645.
22. Frost P. C., Tank S. E., Turner M. A. & Elser J. J. (2003) Elemental composition of littoral invertebrates from oligotrophic and eutrophic Canadian lakes. *Journal of North American Benthological Society*, **22**: 51–62.
23. Goedkoop W., Sonesten L., Ahlgren G. & Boberg M. (2000) Fatty acids in profundal benthic invertebrates and their major food resources in Lake Erken, Sweden: seasonal variation and trophic indications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**: 2267-2279.
24. Gugger M., Lyra C., Suominen I., Tsitko I., Humbert J.-F., Salkinoja – Salonen M. S. & Sivonen K. (2002) Cellular fatty acids as chemotaxonomic markers of the genera *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Nostoc* and *Planktothrix* (cyanobacteria). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **52**: 1007-1015.
25. Hargrave B. T. (1970) The utilization of benthic microflora by *Hyalella azteca* (Amphipoda). *Journal of Animal Ecology*, **39**: 427-437.
26. Hemmi A. & Jormalainen V. (2002) Nutrient enhancement increases performance of a marine herbivore via quality of its food alga. *Ecology*, **83**: 1052-1064.
27. Hessen D. O. (1992) Nutrient element limitation of zooplankton production. *American Naturalist*, **140**: 799–814.
28. Hessen D. O., Ferovig P. J. & Andersen T. (2002) Light, nutrients, and P: C ratios in algae: grazer performance related to food quality and quantity. *Ecology*, **83**: 1886-1898.

29. Hillebrand H. & Sommer U. (1999) The nutrient stoichiometry of benthic microalgal growth: Redfield proportions are optimal. *Limnology and Oceanography*, **44**: 440-446.
30. Hemmi A. & Jormalainen V. (2002) Nutrient enhancement increases performance of a marine herbivore via quality of its food alga. *Ecology*, **83**: 1052-1064.
31. Hogg I. D., Larose C., 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.
32. Huggins K., Frenette J.-J. & Arts M. T. (2004) Nutritional quality of biofilms with respect to light regime in Lac Saint-Pierre (Québec, Canada). *Freshwater Biology*, **49**: 945-959.
33. Kyle M., Watts T., Schade J. & Elser J. (2003) A microfluorometric method for quantifying RNA and DNA in terrestrial insects. *Journal of Insect Science*, **3**: 1-7.
34. Kirk J. T. O. (1994) Light and photosynthesis in aquatic ecosystems, 2<sup>nd</sup> edn. (Cambridge University Press) New York, USA.
35. Li R. & Watanabe M. M. (2001) Fatty acid profiles and their chemotaxonomy in planktonic species of *Anabaena* (*Cyanobacteria*) with straight trichomes. *Phytochemistry*, **57**: 727-731.
36. Liboriussen L. & Jeppesen E. (2003) Temporal dynamics in epipelagic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and a turbid shallow lake. *Freshwater Biology*, **48**: 418-431.
37. Mansour M. P., Frampton D. M. F., Nichols P. D., Volkman J. K., Blackburn S. I. (2005) Lipid and fatty acid yield of nine stationary-phase microalgae: Applications and unusual C24-C28 polyunsaturated fatty acids. *Journal of Applied Phycology*, **17**: 287-300.

38. Mayzaud P., Claustre H. & Augier P. (1990) Effect of variable nutrient supply on fatty acid composition of phytoplankton grown in an enclosed experimental ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, **60**: 123-140.
39. Müller-Navarra D. C. (1995a) Biochemical versus mineral limitation in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, **40**: 1209-1214.
40. Müller-Navarra D. C. (1995b) Evidence that a highly unsaturated fatty acid limits *Daphnia* growth in nature. *Archiv für Hydrobiologie*, **132**: 297-307.
41. Mulholland P. J., Rosemond A. D. (1992) Periphyton response to longitudinal nutrient depletion in a woodland stream: evidence of upstream-downstream linkage. *Journal of North American Benthological Society*, **11**: 405-419.
42. Nöges T., Nöges P. & Reet L. (2003) Water level as the mediator between climate change and phytoplankton composition in a large shallow temperate lake. *Hydrobiologia*, **506-509**: 257-263.
43. Nusch E. A. (1980) Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigments determination. *Ergeb. Limnology*, **14**: 14-36.
44. Okomura T., Nagasawa T., Hayashi I. & Sato Y. (2002) Effects of starvation on RNA: DNA ratio, glycogen content, and C: N ratio in columellar muscle of the Japanese turban shell *Turbo (Batillus) cornutus* (Gastropoda). *Fisheries Science*, **68**: 306-312.
45. Park S., Brett M. T., Müller-Navarra D. C., Goldman C. R. (2002) Essential fatty acid content and the phosphorus to carbon ratio in cultured algae as indicators of food quality for *Daphnia*. *Freshwater Biology*, **47**: 1377-1390.
46. Park S., Brett M. T., Oshel E. T., Goldman C. R. (2003) Seston food quality and *Daphnia* production efficiencies in an oligo-mesotrophic Subalpine Lake. *Aquatic Ecology*, **37**: 123-136.
47. Shin K. H., Hama T., Yoshie N., Noriki S. & Tsugonai S. (2000) Dynamics of fatty acids in newly biosynthesized phytoplankton cells and seston during a

spring bloom off the west coast of Hokkaido Island, Japan. *Marine Chemistry*, **70**: 243-256.

48. Sommer U. (1997) Selectivity of *Idothea chelipes* (Crustacea: Isopoda) grazing on benthic microalgae. *Limnology and Oceanography*, **42**: 1622-1628.
49. Stelzer R. S. & Lamberti G. A. (2001) Effects of N: P ratio and total nutrient concentration on stream periphyton community structure, biomass, and elemental composition. *Limnology and Oceanography*, **46**: 356-367.
50. Stelzer R. S., Lamberti G. A. (2002) Ecological stoichiometry in running waters: periphyton chemical composition and snail growth. *Ecology*, **83**: 1039-1051.
51. Sterner R. W. & Hessen D. O. (1994) Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annual Reviews of Ecological Systems*, **25**: 1-29.
52. Sterner R. W. (1997) Modelling interactions of food quality and quantity in homeostatic consumers. *Freshwater Biology*, **38**: 473-481.
53. Sterner R. W., Elser J. J., Fee E. J., Guildford S. J. & Chrzanowski T. H. (1997) The light: nutrient ratio in lakes: The balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. *American Naturalist*, **150**: 663-684.
54. Stevenson R. J., Bothwell M. L. & Lowe R. L. (1996) *Algal Ecology – Freshwater Benthic Ecosystems*. (Academic Press), San Diego, USA.
55. Suba Rao D. V., Pan Y. & Al-Yamani F. (2005) *Chlamydomonas* and *Nitzschia* growth and photosynthetic rates. *Marine Ecology*, **26**: 63-71.
56. Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Makhutova O. N., Kalachova G. S., Kravchuk E. S. & Ivanova E. A. (2004) Associating particulate essential fatty acids of the  $\omega$ 3 family with phytoplankton species composition in a Siberian reservoir. *Freshwater Biology*, **49**: 1206-1219.

57. Tank S. E., Schindler D. W., Arts M. T. (2003) Direct and indirect effects of UV radiation on benthic communities: epilithic food quality and invertebrate growth in four montane lakes. *Oikos*, **103**: 651–667.
58. Tessier A. J. & Woodruff P. (2002) Trading off the ability to exploit rich versus poor food quality. *Ecology Letters*, **5**: 685-692.
59. Urabe J. & Sterner R. W. (1996) Regulation of herbivore growth by the balance of light and nutrients. (Proceedures of National Academy of Science), USA, **93**: 8465-8469.
60. Urabe J., Kyle M., Makino W., Yoshida T., Andersen T., Elser J. J. (2002) Reduced light increases herbivore production due to stoichiometric effects of light/ nutrient balance. *Ecology*, **83**: 619-627.
61. Vargas M. A., Rodriguez H., Moreno J., Olivares H., Del Campo J. A., Rivas J. & Guerrero M. J. (1998) Biochemical composition and fatty acid content of filamentous nitrogen – fixing cyanobacteria. *Journal of Phycology*, **34**: 812-817.
62. Viso A. C. & Marty J. C. (1993) Fatty acids from 28 marine microalgae. *Phytochemistry*, **34**: 1521-1533.
63. Von Elert E. & Stampfl P. (2000) Food quality for *Eudiaptomus gracilis*: the importance of particular highly unsaturated fatty acids. *Freshwater Biology*, **45**: 189-200.
64. Vrede T., Persson J. & Aronsen G. (2002) The influence of food quality (P: C ratio) on RNA: DNA ratio and somatic growth rate of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, **47**: 487-494.
65. Wacker A., Becher P. & Von Elert E. (2002) Food quality effects of unsaturated fatty acids on larvae of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Limnology and Oceanography*, **47**: 1242-1248.
66. Wetzel L. G. & Likens G.E. (1991) Limnological Analysis. Second Edition. Springer-Verlag. New York, 391p.
67. Wetzel L. G. & Likens G. E. (2000) Limnological Analysis (Springer).

68. Yongmanitchai W. & Ward O. P. (1991) Screening of algae for potential alternative sources of eicosapentaenois acid. *Phytochemistry*, **30**: 2963-2967.

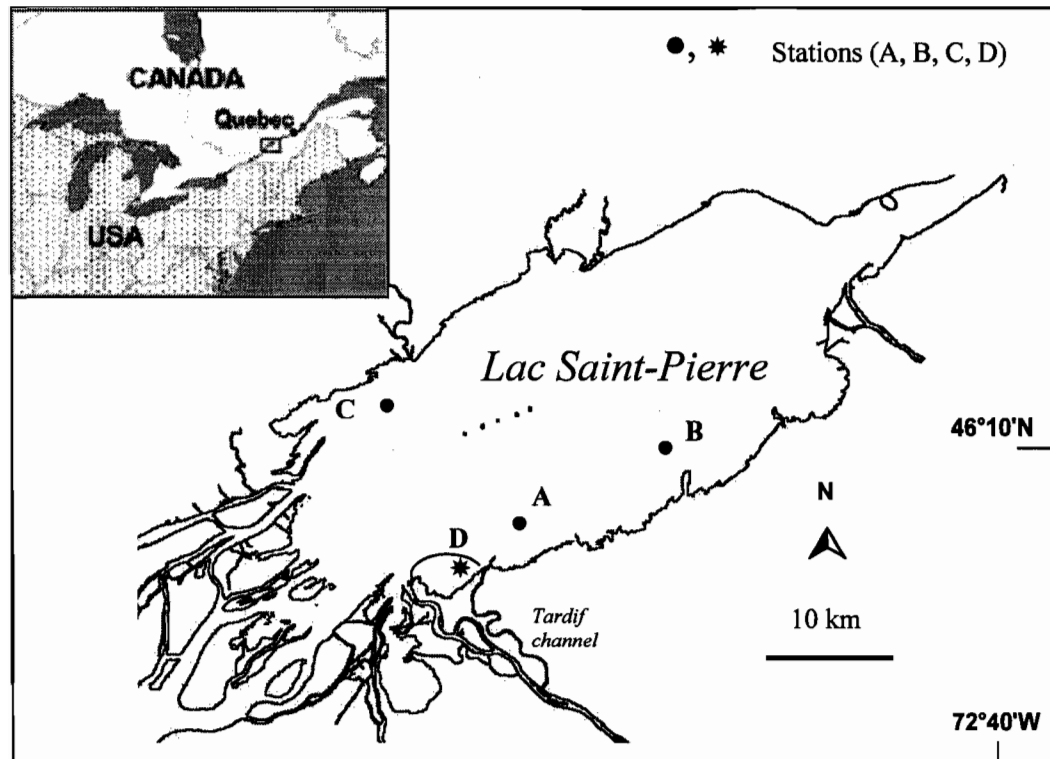


FIGURE 1.: Lac Saint-Pierre with station locations (A - South upstream, B - South downstream, C - North upstream, D - in a natural marsh).

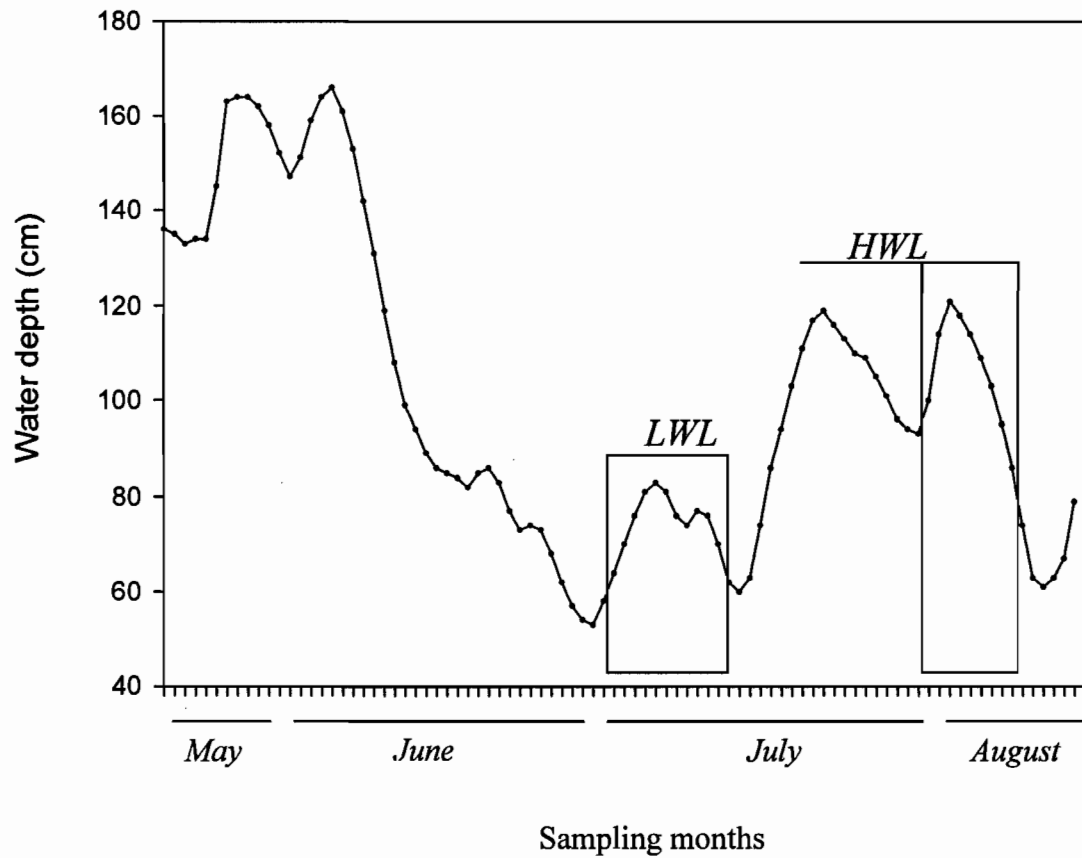


FIGURE 2: Daily average water levels (depths) for north and south water masses for Lac Saint-Pierre (Fisheries and Oceans Canada/ Marine Environmental Data Services) from 19 May to 14 August 2004 (LWL – low water level, and HWL – high water level). Quadrates indicate the periphyton sampling periods.



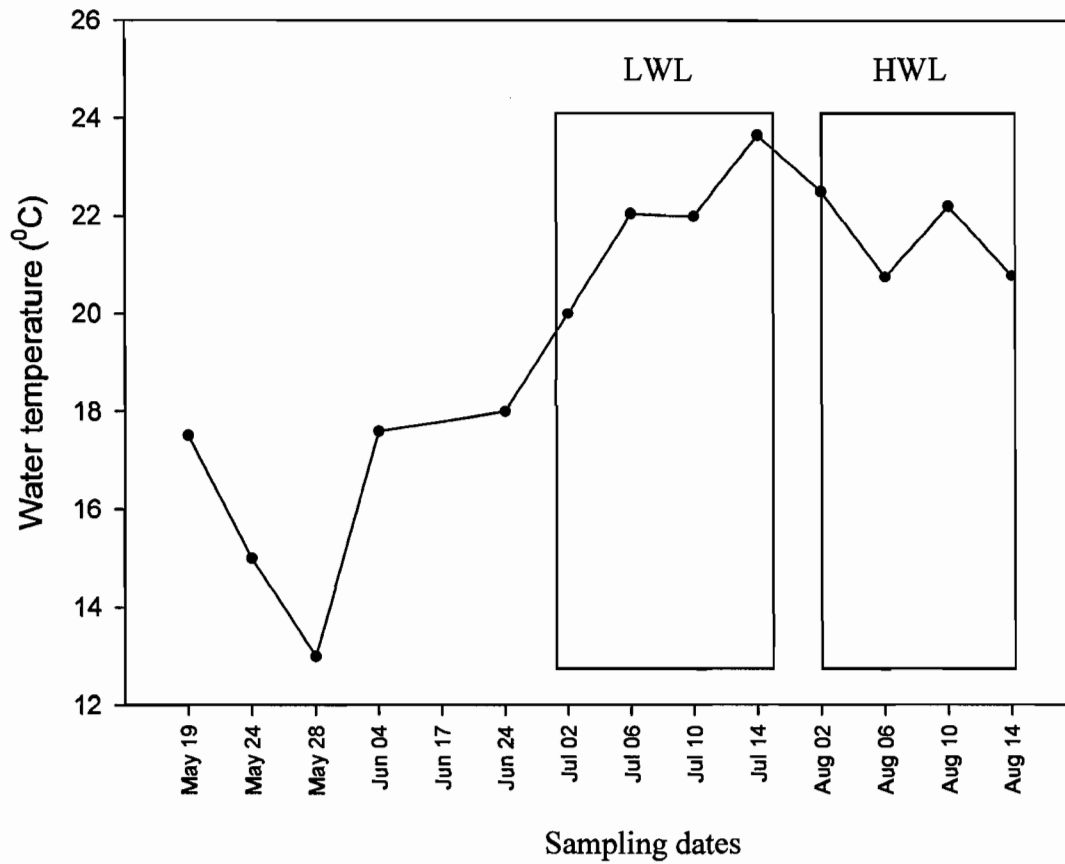


FIGURE 3: Water temperature in Lac Saint-Pierre from the time of installation of artificial substrates (May) to the time of their removal (July and August). Quadrates indicate the periphyton sampling periods (LWL – low water level, and HWL – high water level).

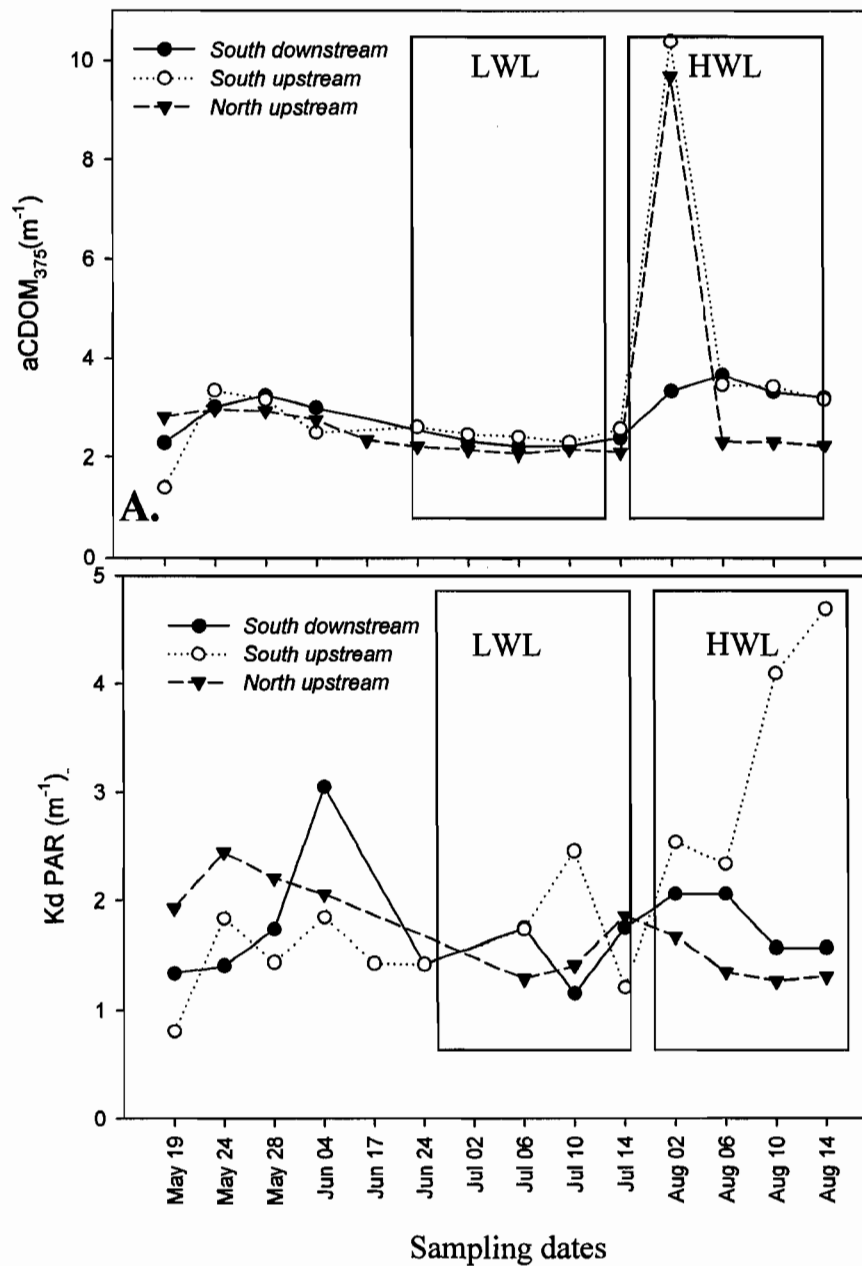


FIGURE 4: Light in water as CDOM (A.) and Kd PAR (B.) values at the three stations in Lac Saint-Pierre from May (the artificial substrates installation) to August 2004. Quadrates indicate the periphyton sampling periods (LWL – low water level, and HWL – high water level).

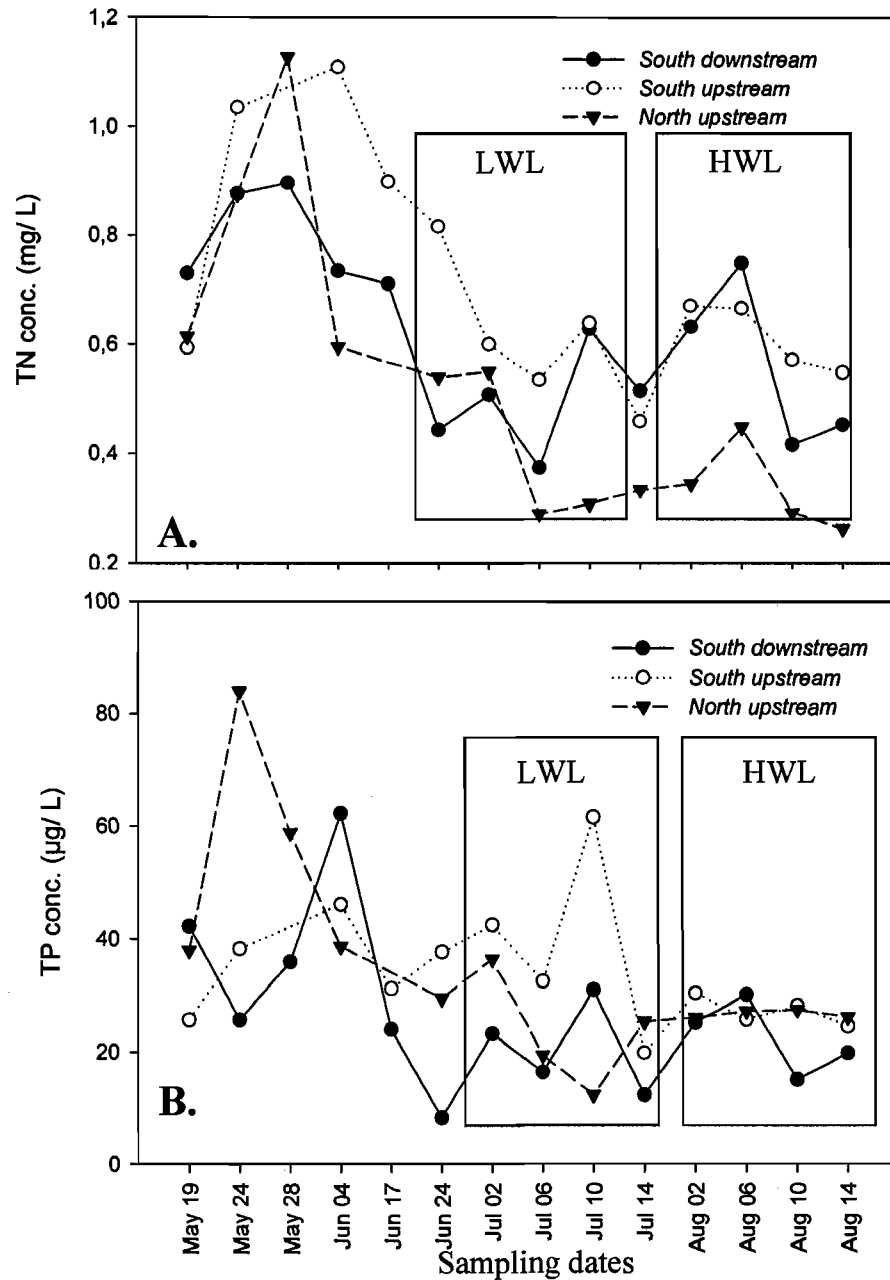


FIGURE 5: The concentrations of total nitrogen (A.) and of total phosphorus (B.) in lake water at the three sites during the sampling period (of water and periphyton). Quadrates indicate the periphyton sampling periods (LWL – low water level, and HWL – high water level).

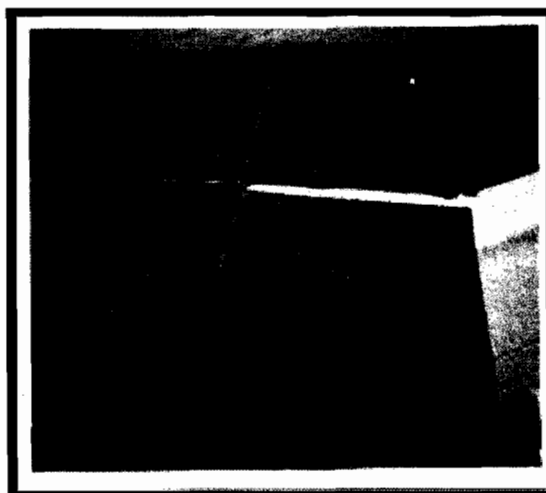


FIGURE 6: An artificial substrate with four tiles to be colonized by the periphyton after placement at each station in Lac Saint-Pierre.

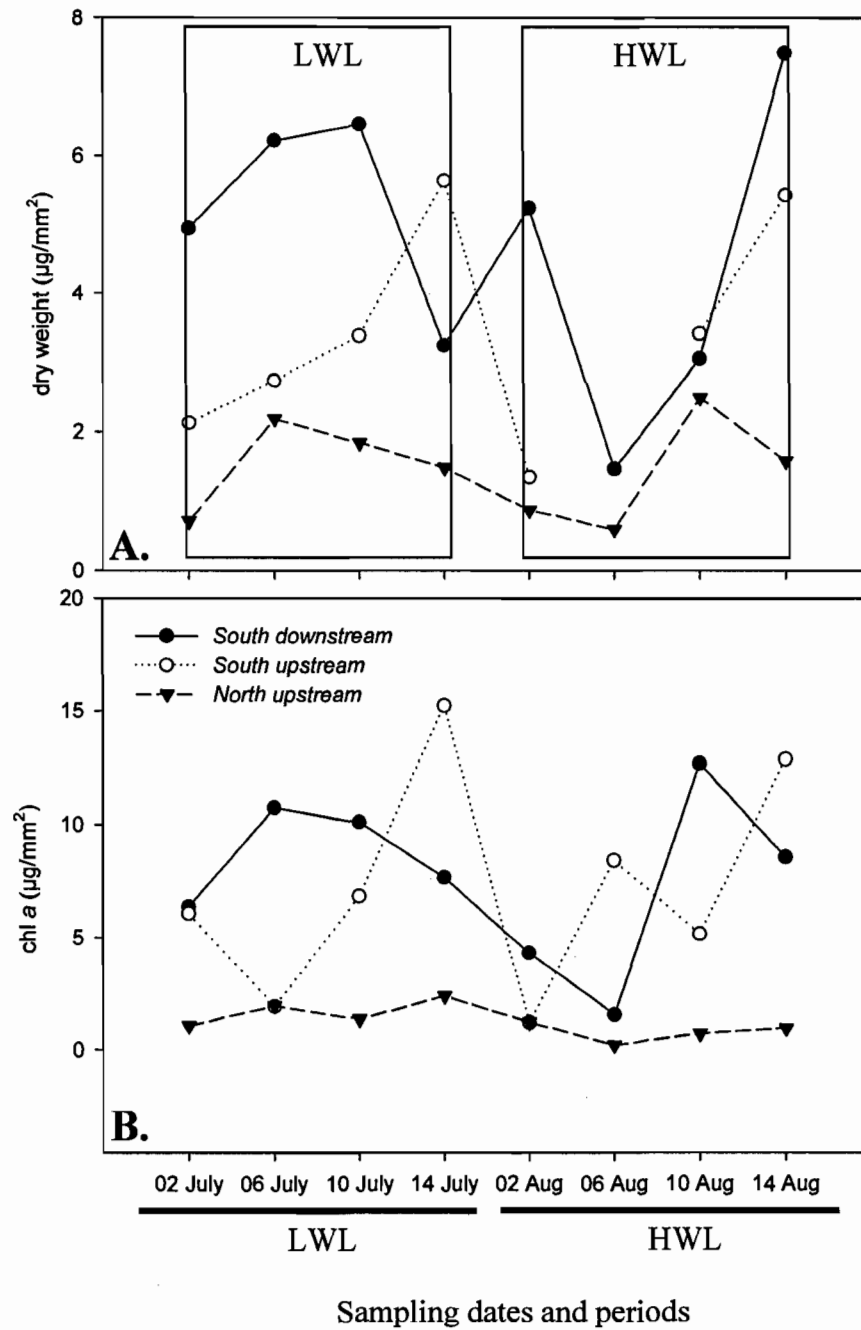


FIGURE 6: Periphyton organic dry weight (A.) and chlorophyll *a* (B.) at the three sites in Lac Saint-Pierre from July (low water level period - LWL) to August (high water level period - HWL).

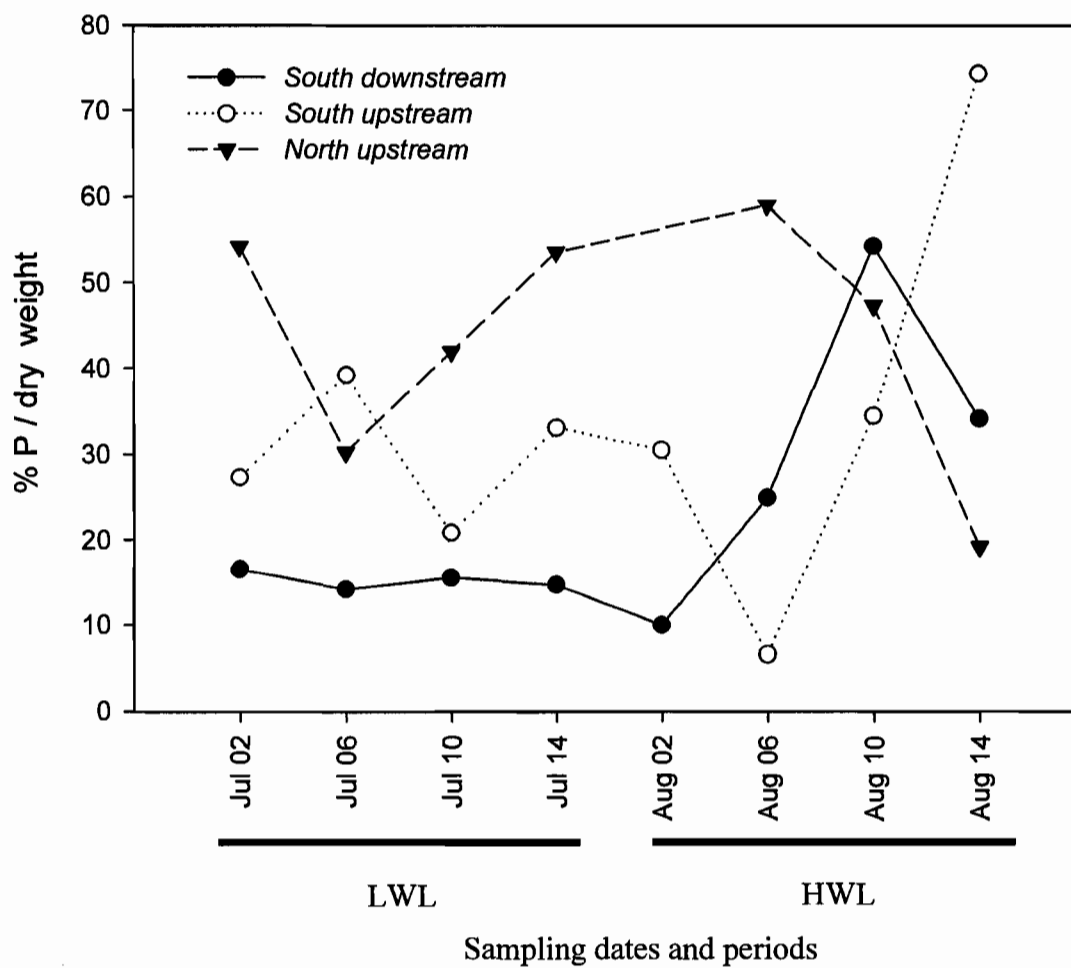


FIGURE 7: Phosphorus content of periphyton from the three stations in Lac Saint-Pierre in July (low water level period - LWL) and August (high water level period - HWL).

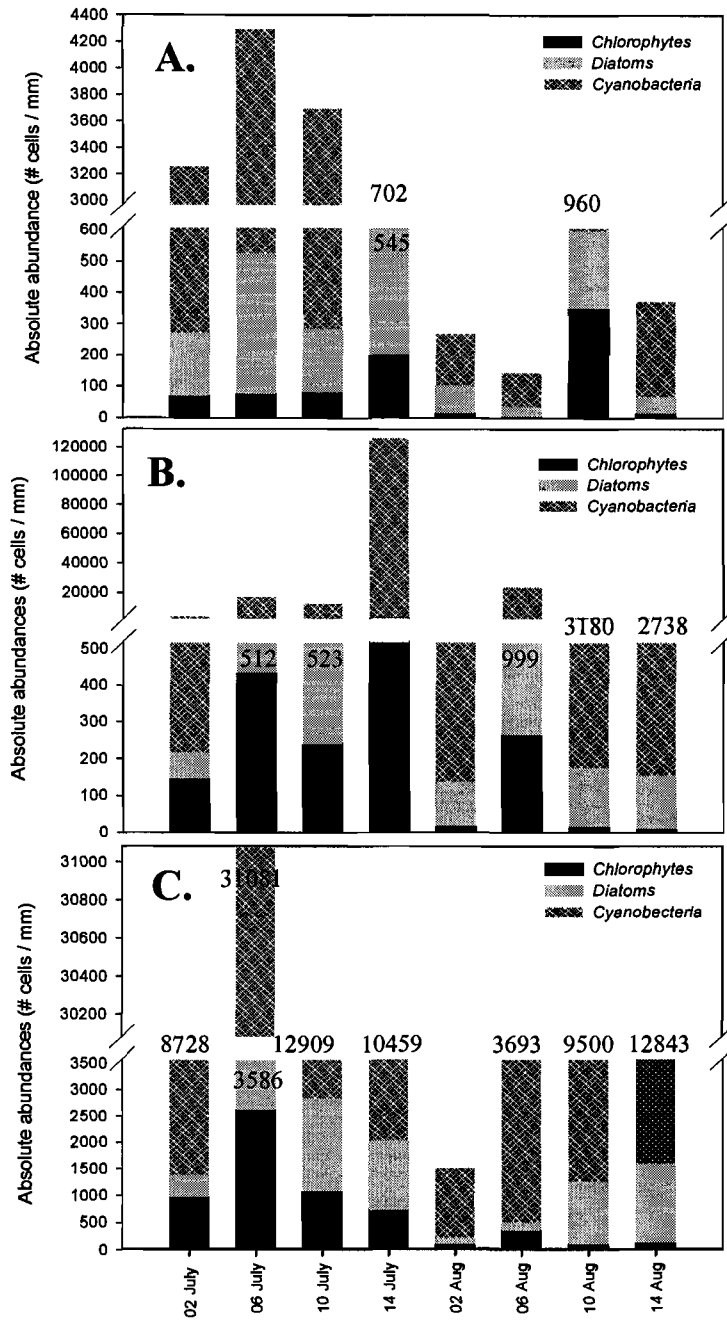


FIGURE 8: Absolute abundances of algae groups of periphyton from north upstream (A.), south upstream (B.), and south downstream (C.) in Lac Saint-Pierre during July (low water level period) and August (high water level period).

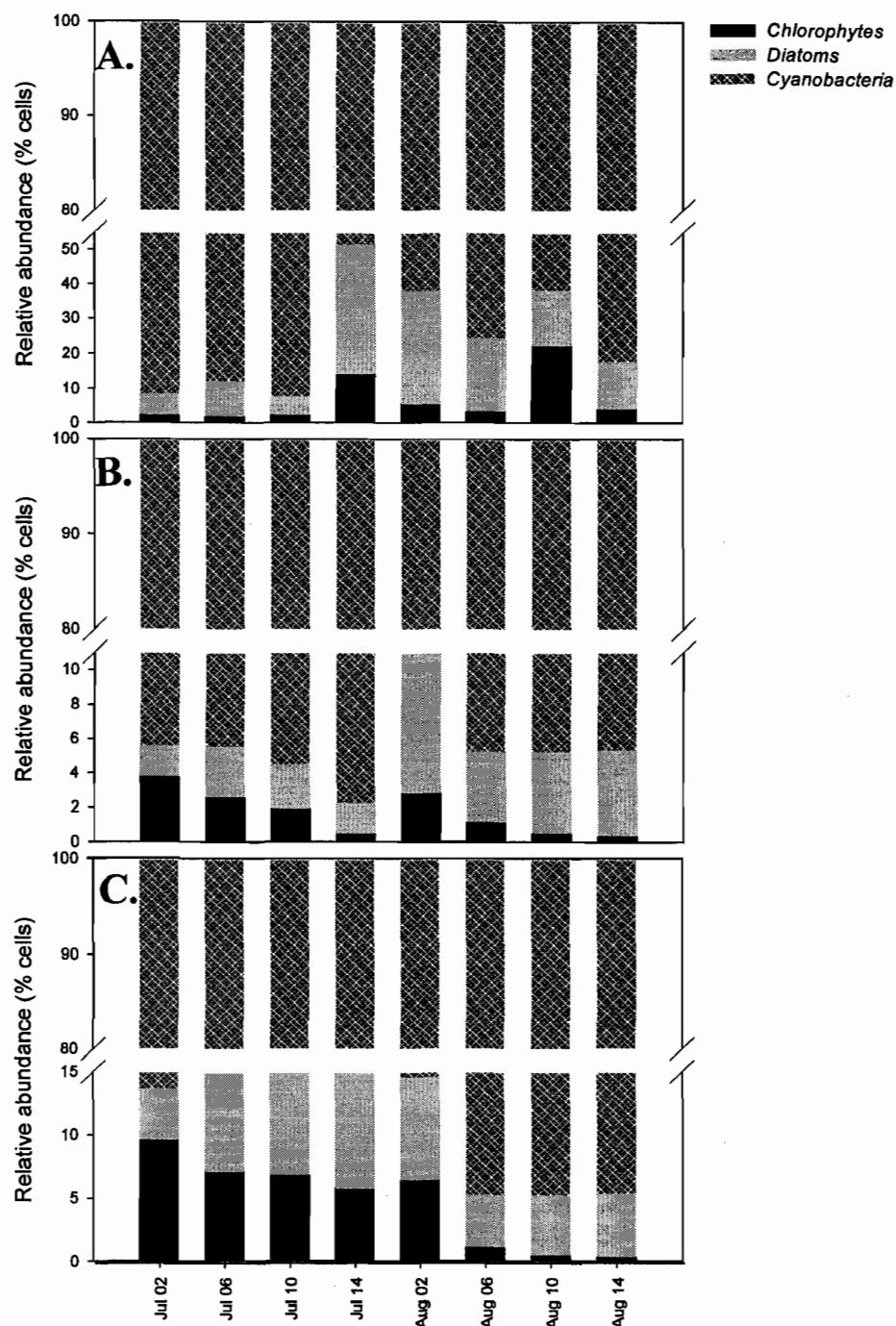
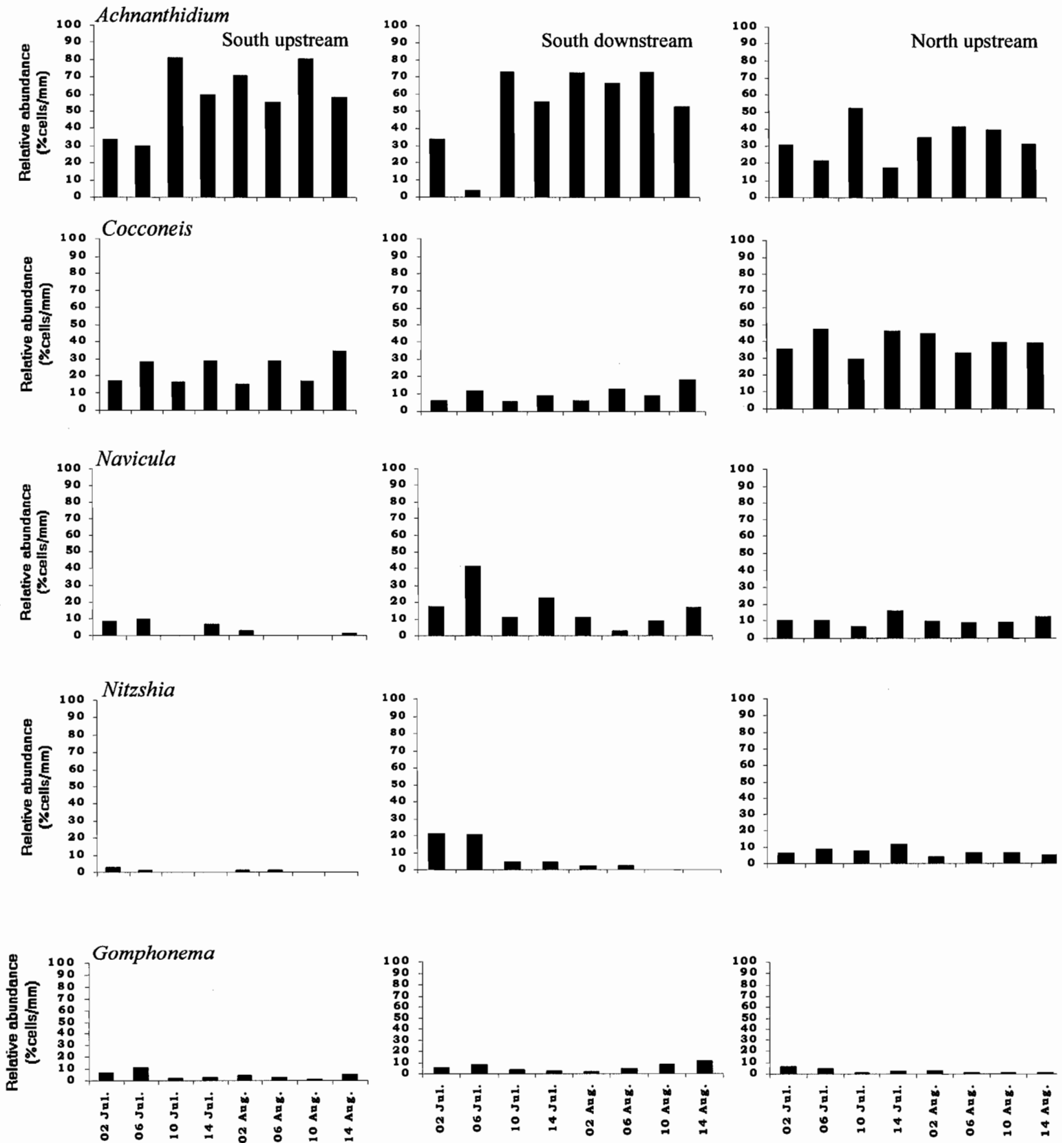


FIGURE 9: Relative abundances of algae groups of periphyton from north upstream (A.), south upstream (B.), and south downstream (C.) in Lac Saint-Pierre during July (low water level period) and August (high water level period).





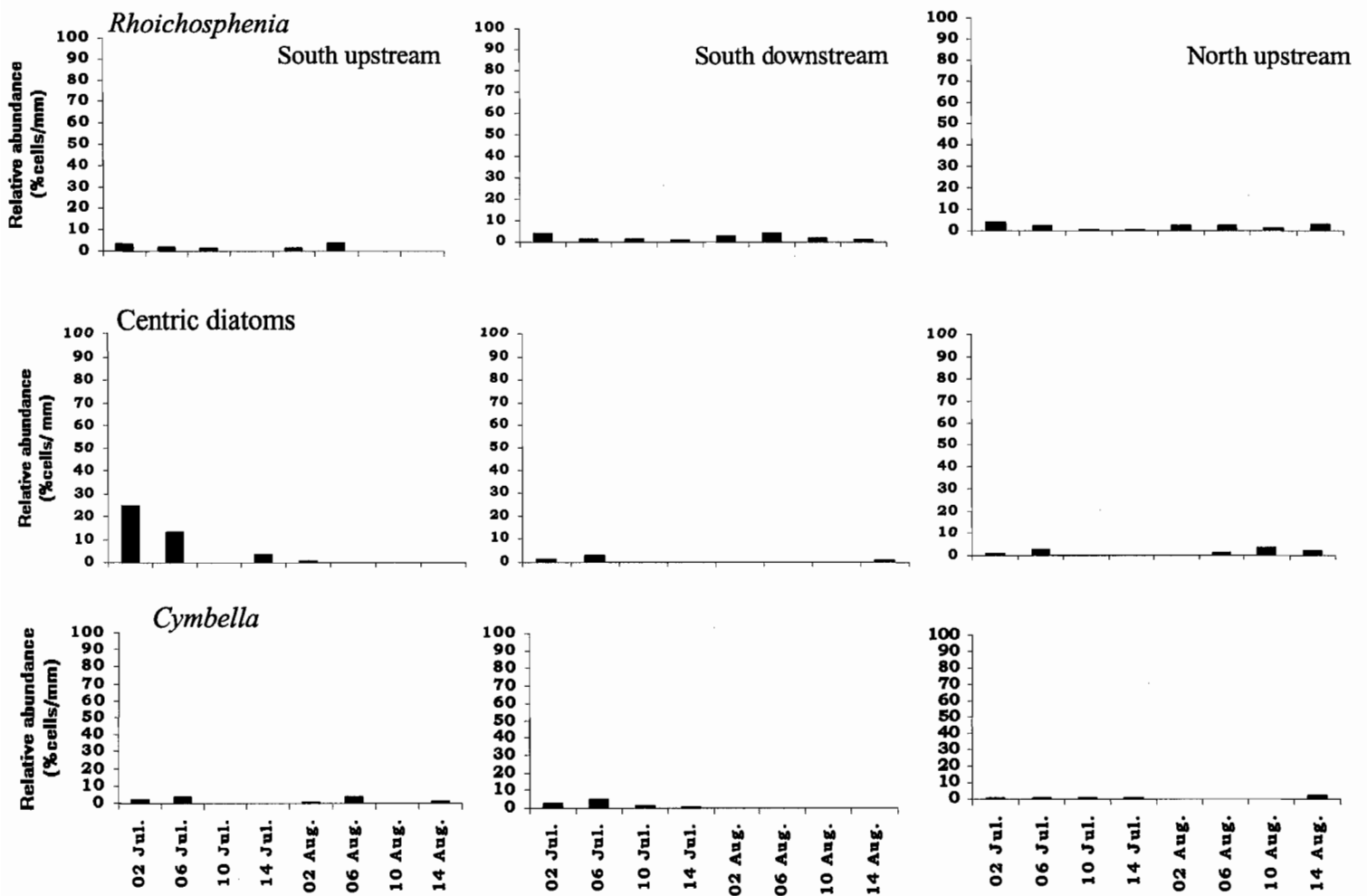
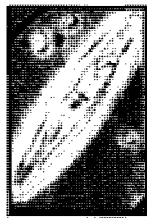
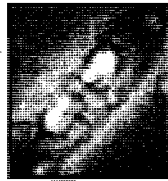


FIGURE 10: Relative abundances (expressed as % of cells/ mm of artificial substrate) for the dominant species of diatoms found on the substrates at the three stations in Lac Saint-Pierre during July (low water level period) and August (high water level period).



400x

*Navicula* (20  $\mu\text{m}$ )

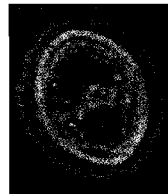
400x

*Nitzshia* (20  $\mu\text{m}$ )

400x

*Achmanhtidium* (10  $\mu\text{m}$ )

400x

*Gomphonema* (20  $\mu\text{m}$ )

400x

*Cocconeis* (30  $\mu\text{m}$ )

200x

*Rhoichosphenia* (12  $\mu\text{m}$ )

FIGURE 12: Diatoms species found on the artificial substrates.

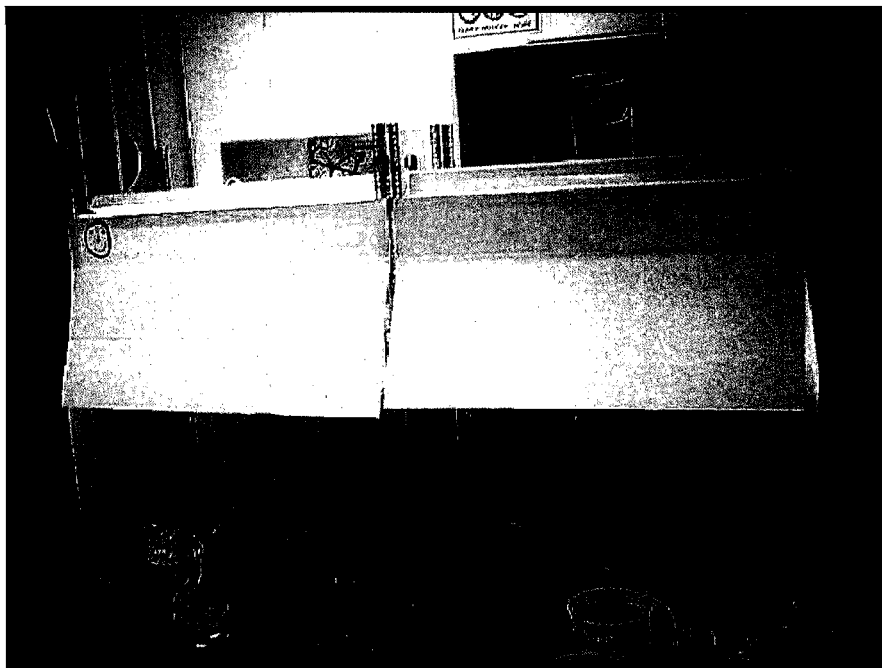


FIGURE 13: The incubation system used for *Hyaella* feeding experiments

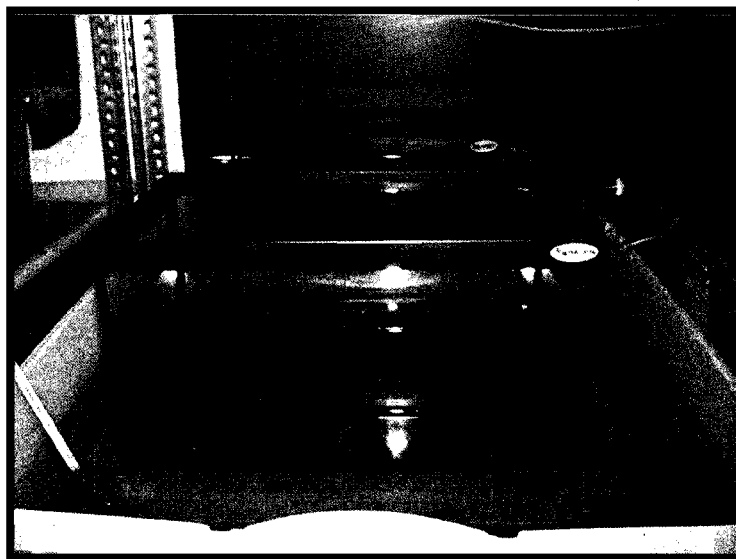


FIGURE 14: Inside the thermostatic bath, the aquariums with lake water and tiles colonized with periphyton.

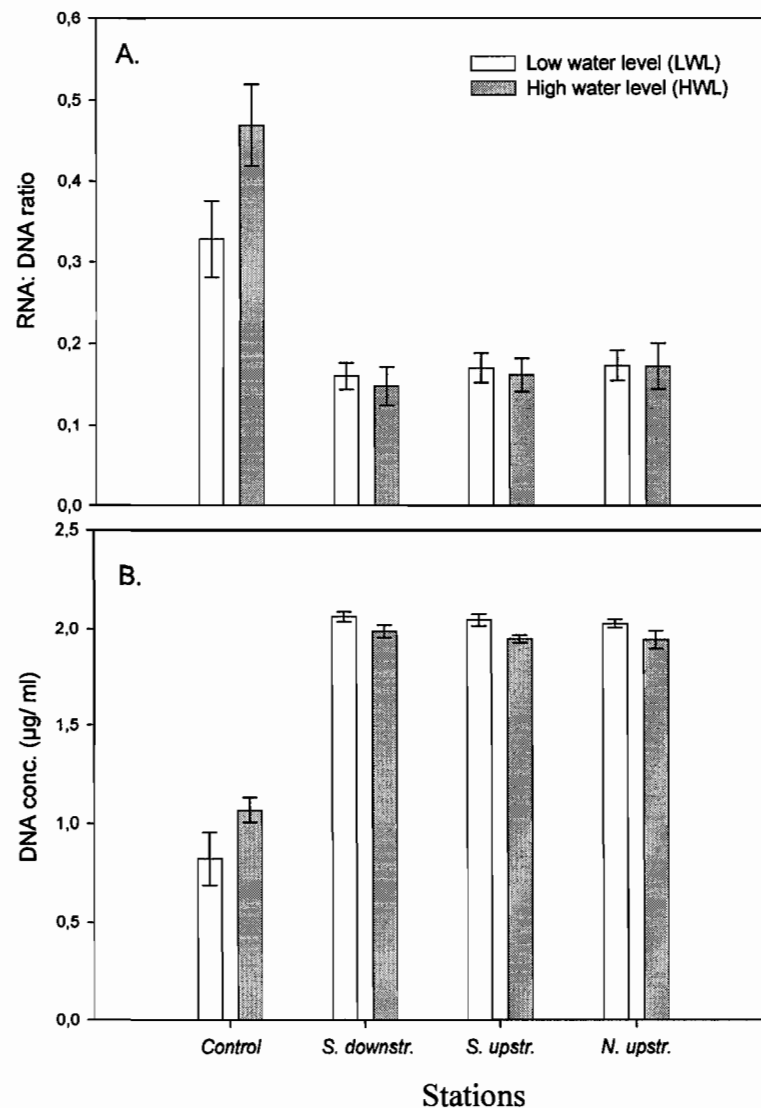


FIGURE 11: Instantaneous growth (RNA: DNA ratio) (A.) and biomass (DNA concentration) (B.) of *Hyalella* individuals fed for twenty days with periphyton sampled in July (LWL) and August (HWL) 2004 at three stations in Lac Saint-Pierre. Values are presented as means  $\pm$  SE, n varies between 3-14; 10-15, for LWL and HWL respectively. Control represents RNA: DNA ratios and DNA concentration for young *Hyalella* individuals before the start of experiment (8 days old, fed Tetra Min Fish Food). S. downstr. – South downstream, S. upstr. – South upstream, N. upstr. – North upstream.

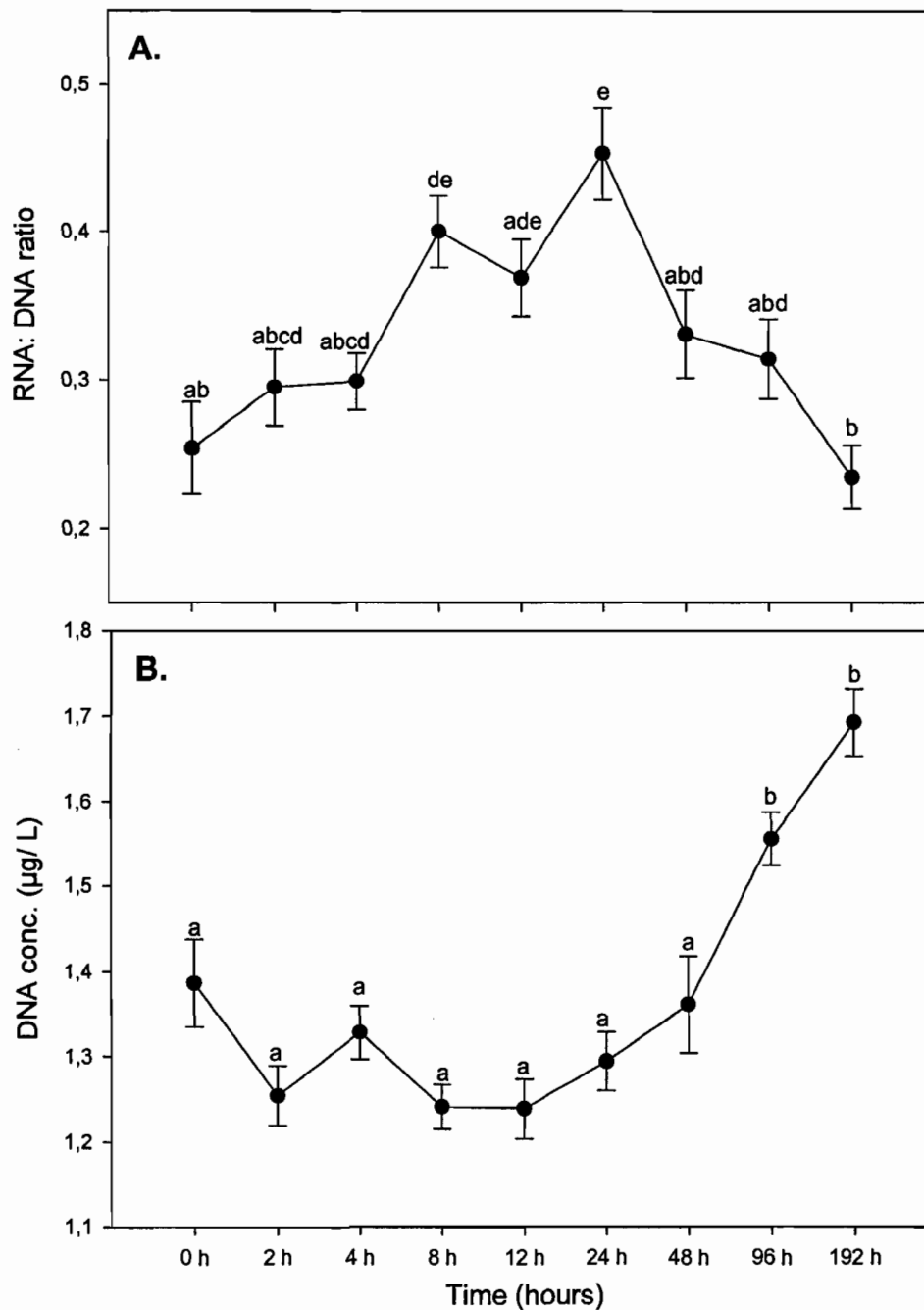


FIGURE 12: RNA: DNA ratios (A.) and DNA concentration (B.) during the 8 day time course where *Hyalella* was fed periphyton grown in a natural marsh of Lac Saint-Pierre. Values are presented as means  $\pm$  SE,  $n = 20$ . Those values with no common letters are significantly different (one-way ANOVA's, Tukey's test,  $p < 0.05$ )

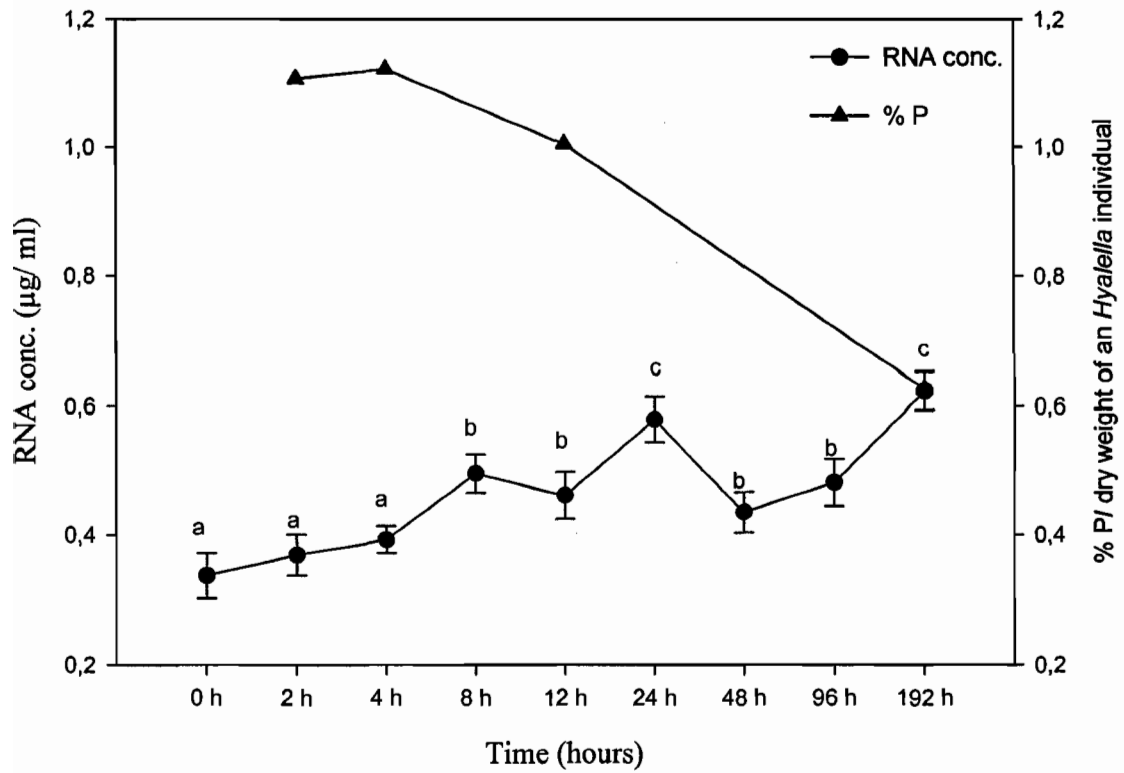


FIGURE 13: The relationship between %P of *Hyalella* individuals and RNA concentration during the 8 day time course. RNA values are presented as means  $\pm$  SE,  $n=13-30$ . Those RNA values with no common letter are significantly different.

TABLE 1.: Comparison of  $K_d$  PAR in water values for all stations and sampling periods (two-way ANOVA)

N: 24 Multiple R: 0,608 Squared multiple R: 0,370

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Stations	2	0,285	1,240	0,313
Sampling periods	1	1,511	6,568	0,020
Sampling periods x Stations	2	0,176	0,763	0,481
Error	18	0,230		

TABLE 2: Comparison of CDOM concentrations in water for all stations and sampling periods (two-way ANOVA).

N: 24 Multiple R: 0,517 Squared multiple R: 0,267

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Stations	2	1,851	0,425	0,660
Sampling periods	1	22,282	5,118	0,036
Sampling periods x Stations	2	1,267	0,291	0,751
Error	18	4,354		



**TABLE 3: Comparison of TN concentrations in water for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA).**

N: 24 Multiple R: 0,716 Squared multiple R: 0,512

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Sampling periods	1	0,007	0,616	0,443
Stations	2	0,103	8,609	0,002
Sampling periods x Stations	2	0,006	0,530	0,597
Error	18	0,012		

**TABLE 4: Comparison of TP concentrations in water for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA).**

TN: 24 Multiple R: 0,582 Squared multiple R: 0,338

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Sampling periods	1	0,051	0,068	0,797
Stations	2	2,377	3,170	0,066
Sampling periods x Stations	2	1,048	1,397	0,273
Error	18	0,750		

TABLE 5: Comparison of periphyton chlorophyll *a* concentrations for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA).

N: 24 Multiple R: 0,756 Squared multiple R: 0,572

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Sampling periods	1	0,738	1,282	0,272
Stations	2	6,467	11,237	0,001
Sampling periods x Stations	2	0,076	0,131	0,878
Error	18	0,575		

TABLE 6: Comparison of periphyton ash free dry weight for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA).

N: 24 Multiple R: 0,671 Squared multiple R: 0,450

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Sampling periods	1	0,027	0,135	0,717
Stations	2	1,354	6,716	0,007
Sampling periods x Stations	2	0,115	0,569	0,576
Error	18	0,202		

TABLE 7: Environmental variable predicting the variations in the periphyton chlorophyll *a* concentration for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression).

Dep var: chl *a*; N: 24; Multiple R: 0,455; Squared multiple R : 0,207; Standard error of estimate : 0,934

Effect	Coefficient	Std Error	Std Coef	Tolerance	t	P(2 Tail)
Constant	14,722	5,278	0,000	.	2,789	0,011
Depth	-5,779	2,413	-0,455	1,000	-2,394	0,026

Analysis of variance

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Regression	1	4,999	5,733	0,026
Residual	22	0,872		

TABLE 8: Environmental variables predicting the variations in the periphyton ash free dry weight for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression).

Dep var: DW; N: 24; Multiple R: 0,587; Squared multiple R : 0,344; Standard error of estimate : 0,465

Effect	Coefficient	Std Error	Std Coef	Tolerance	t	P(2 Tail)
Constant	7,559	2,657	0,000	.	2,845	0,010
Depth	-2,728	1,236	-0,411	0,946	-2,207	0,039
K <sub>d</sub> PAR	0,358	0,190	0,357	0,909	1,881	0,075
aCDOM	-0,088	0,047	-0,355	0,926	-1,881	0,074

Analysis of variance

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Regression	3	0,756	3,496	0,035
Residual	20	0,216		

TABLE 9: Comparison of periphyton chlorophyte absolute abundancies for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA).

N: 24 Multiple R: 0,820 Squared multiple R: 0,672

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Sampling periods	1	4,357	19,502	< 0,001
Stations	2	1,839	8,232	0,003
Sampling periods x Stations	2	0,103	0,462	0,637
Error	18	0,223		

TABLE 10: Comparison of periphyton diatom absolute abundancies for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA).

N: 24 Multiple R: 0,686 Squared multiple R: 0,470

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Sampling periods	1	1,236	5,972	0,025
Stations	2	0,958	4,628	0,024
Sampling periods x Stations	2	0,075	0,365	0,699
Error	18	0,207		

TABLE 11: Comparison of periphyton cyanobacteria absolute abundancies for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA).

N: 24 Multiple R: 0,831 Squared multiple R: 0,691

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Sampling periods	1	2,760	13,051	0,002
Stations	2	2,753	13,019	< 0,001
Sampling periods x Stations	2	0,114	0,537	0,593
Error	18	0,211		

TABLE 12: Comparison of periphyton chlorophyte relative abundancies for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA).

N: 24 Multiple R: 0,648 Squared multiple R: 0,421

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Sampling periods	1	0,314	0,397	0,537
Stations	2	3,660	4,623	0,024
Sampling periods x Stations	2	1,354	1,710	0,209
Error	18	0,792		

TABLE 13: Comparison of periphyton diatom relative abundancies for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA).

N: 24 Multiple R: 0,828 Squared multiple R: 0,686

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Sampling periods	1	1,421	5,297	0,034
Stations	2	4,027	15,012	< 0,001
Sampling periods x Stations	2	0,544	2,028	0,161
Error	18	0,268		

TABLE 14: Comparison of periphyton cyanobacteria relative abundancies for all the stations and for both 2004 sampling periods (July and August) (two-way ANOVA).

N: 24 Multiple R: 0,701 Squared multiple R: 0,491

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Sampling periods	1	50,115	0,520	0,480
Stations	2	720,117	7,478	0,004
Sampling periods x Stations	2	90,945	0,944	0,407
Error	18	96,297		

TABLE 15: Environmental variables predicting the variations in periphyton chlorophytes absolute abundancies ( $ab_{abs} \text{ chlo}$ ) for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression backward stepwise).

Dep var:  $ab_{abs} \text{ chlo}$ ; N: 24; Multiple R: 0,455; Squared multiple R : 0,207; Standard error of estimate : 0,934

Effect	Coefficient	Std Error	Std Coef	Tolerance	t	P(2 Tail)
Constant	-10,752	9,250	0,000	.	-1,162	0,260
Depth	-2,482	1,576	-0,274	0,930	-1,575	0,133
aCDOM	-0,141	0,061	-0,416	0,882	-2,329	0,032
Temp	6,107	2,683	0,443	0,743	2,276	0,035
TN	1,816	0,961	0,344	0,852	1,890	0,075
$K_d \text{ PAR}$	-0,460	0,265	-0,337	0,748	-1,735	0,100

Analysis of variance

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Regression	1	4,999	5,733	0,026
Residual	22	0,872		

TABLE 16: Environmental variable predicting the variations in periphyton diatoms absolute abundancies ( $ab_{abs}$  diat) for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression forward stepwise).

Dep var:  $ab_{abs}$  diat; N: 24; Multiple R: 0,488; Squared multiple R : 0,238; Standard error of estimate : 0,505

Effect	Coefficient	Std Error	Std Coef	Tolerance	t	P(2 Tail)
Constant	8,040	2,861	0,000	.	2,810	0,010
Depth	-2,053	1,317	-0,300	0,983	-1,559	0,134
TP	-0,204	0,113	0,113	0,983	-1,809	0,085

Analysis of variance

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Regression	2	0,836	3,278	0,05
Residual	21	0,255		



TABLE 17: Environmental variables predicting the variations in periphyton cyanobacteria absolute abundancies ( $ab_{abs}$  cyan) for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression backward stepwise).

Dep var:  $ab_{abs}$  cyan; N: 24; Multiple R: 0,571; Squared multiple R : 0,327;  
Standard error of estimate : 0,644

Effect	Coefficient	Std Error	Std Coef	Tolerance	t	P(2 Tail)
Constant	4,765	0,768	0,000	.	6,200	< 0,001
aCDOM	-0,145	0,064	-0,429	0,961	-2,291	0,033
TN	-0,282	0,165	-0,363	0,745	-1,708	0,103
TP	2,727	1,144	0,516	0,720	2,384	0,027

Analysis of variance

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Regression	3	1,339	3,232	0,044
Residual	20	0,414		

TABLE 18: Environmental variables predicting the variations in periphyton diatoms relative abundancies ( $ab_{rel}$  diat) for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression backward stepwise).

Dep var:  $ab_{rel}$  diat; N: 24; Multiple R: 0,640; Squared multiple R : 0,409; Standard error of estimate : 0,658

Effect	Coefficient	Std Error	Std Coef	Tolerance	t	P(2 Tail)
Constant	2,448	0,332	0,000	.	7,377	< 0,001
aCDOM	0,145	0,065	0,382	0,963	2,233	0,037
TN	-3,504	1,012	-0,592	0,963	-3,464	0,002

Analysis of variance

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Regression	2	3,149	7,270	0,004
Residual	21	0,433		

TABLE 19: Environmental variables predicting the variations in periphyton cyanobacteria relative abundancies ( $ab_{rel}$  cyan) for all stations and during both 2004 sampling periods (July and August) (Multiple regression backward stepwise).

Dep var:  $ab_{rel}$  cyan; N: 24; Multiple R: 0,570; Squared multiple R : 0,325; Standard error of estimate : 10,461

Effect	Coefficient	Std Error	Std Coef	Tolerance	t	P(2 Tail)
Constant	313,468	131,684	0,000	.	2,380	0,027
Temp	-77,069	42,413	-0,336	0,941	-1,817	0,083
TN	34,021	16,266	0,387	0,941	2,092	0,049

Analysis of variance

Source	df	Mean-square	F-ratio	P
Regression	2	553,801	5,061	0,016
Residual	21	109,428		

## ANNEXE

### AUTHOR GUIDELINES FOR FRESHWATER BIOLOGY JOURNAL

#### SUBMISSION GUIDELINES

A single file should be prepared containing the title page, summary, text, acknowledgements, references and tables (see guidelines below). Additional files may be created for each figure. DOS or Windows operating system and Word Perfect or Word for Windows word-processing packages should be used to prepare the text file.

- Please leave the right-hand margin unjustified.
- Turn the hyphenation option off.
- Use tabs, not spaces to separate data in tables.

(a) *Title page.* This should include the title, list of authors names, institute or laboratory of origin, name, postal address and email address of the author to whom proofs should be sent, an abbreviated title for use as a running head line and five keywords, which should be relevant for literature searching and each normally comprising not more than two words.

(b) *Summary.* All papers should include a summary, in short numbered paragraphs, limited to about 3% of the length of the text, and in any case to not more than 500 words. This should provide a concise statement of the scope of the work and its principal findings and be fully intelligible without reference to the main text.

(c) *Introduction.* This should contain a clear statement of the reason for doing the work, outlining essential background information but should not include either the results or conclusions.

(d) *Methods.* This should be concise but provide sufficient details to allow the work to be repeated. **Product and manufacturer names:** Where specific named materials/products are mentioned or named equipment used (including software packages), these should be identified by their manufacturer, followed by the

manufacturer's location (e.g. town, state, country), or a source reference should be given if a standard or replicated procedure is being followed or uses.

(e) *Results*. This should not include material appropriate to the Discussion.

(f) *Discussion*. This should highlight the significance of the results and place them in the context of other work.

(g) *Acknowledgments*.

(h) *References*.

(i) *Tables*.

(j) *Figure legends*.

(k) *Illustrations*. The original drawings should not be sent until the Editor requests them.

Please see section on Tables, Figures and Illustrations for further information on electronic submission of artwork.

## **SUBMISSION**

Freshwater Biology Manuscript Central will require Authors to confirm the following:

(i) that the work as submitted has not been published or accepted for publication, nor is being considered for publication elsewhere, either in whole or substantial part.

(ii) that the work conforms to the legal requirements of the country in which it was carried out, including those relating to conservation and welfare, and to the journals policy on these matters (see above).

(iii) that all authors and relevant institutions have read the submitted version of the manuscript and approve its submission.

(iv) that all persons entitled to authorship have been so included.

Manuscripts must be in English and spelling should conform to the *Concise Oxford Dictionary of Current English*. Editors reserve the right to modify manuscripts that do not conform to scientific, technical, stylistic or grammatical standards, and minor alterations of this nature will normally be seen by authors only at the proof stage.

## SCIENTIFIC NAMES

The complete scientific name (genus, species and authority) should be cited for every organism when first mentioned except that the authority should not be given in the title or summary. Tables are often useful in collating specific names and, if used in this way, should be referred to early in the text. Subsequent to its first appearance in the text, the generic name may be abbreviated to an initial except where intervening references to other genera would cause confusion. Common names of organisms, if used, must be accompanied by the correct scientific name on first mention. Latin names should be italicized.

## ABBREVIATIONS AND UNITS

Full names with uncommon abbreviations must be given with the first mention; new abbreviations should be coined only for unwieldy names and should not be used at all unless the names occur frequently. In the title and summary unusual abbreviations should be identified, in the introduction and discussion they should be used sparingly. SI units are preferred. Contributors should consult the Royal Society pamphlet *Quantities, Units and Symbols* (1975) and the IBP pamphlet *Quantities Units and Symbols for IBP Synthesis* (1975).

## TABLES, FIGURES AND ILLUSTRATIONS

Tables should be numbered consecutively with Arabic numerals with a fully informative caption as a heading. Column headings should be brief, with units of measurement in parentheses. Vertical lines should not be used to separate columns. Electronic tables should be provided in an editable format (.rtf or .doc). All illustrations (including photographs) are classified as figures and should be numbered consecutively.

Authors should submit artwork electronically. **Photographs** should be saved at 300 d.p.i. in TIF format, or in JPG format with low compression. **Line figures** should

preferably be submitted in vector graphics format, and either embedded as such in a Word document or saved in PDF or EPS format). If this is not possible, they should be saved separately as pixel-based graphics at 600 d.p.i. (at the required print size) and saved in TIF (not JPG) format, or embedded as such in a Word document. **Combination figures** (e.g. with photographic and line/text content) should be prepared as for line figures. For help in preparing your figures please go to our Electronic Artwork Information page [here](#).

In the full-text online edition of the journal, figure legends may be truncated in abbreviated links to the full screen version. Therefore the first 100 characters of any legend should inform the reader of key aspects of the figure.

## COLOUR ILLUSTRATIONS

It is the policy of Freshwater Biology for authors to pay the full cost for the reproduction of their colour artwork. The cost of colour printing in this Journal has recently gone down, with the first figure costing 150 GBP and all subsequent figures 50 GBP each. Therefore, please note that if there is colour artwork in your manuscript when it is accepted for publication, Blackwell Publishing require you to complete and return a colour work agreement form before your paper can be published. This form can be downloaded as a PDF\* [here](#). If you are unable to download the form, please contact the Production Editor (Freshwater Biology, Blackwell Publishing Services Singapore PTE Ltd, 600 North Bridge Road, #05-01 Parkview Square, (S) 188 778, Singapore; e-mail: [fwb@oxon.blackwellpublishing.com](mailto:fwb@oxon.blackwellpublishing.com)) and you will be emailed or faxed a form. Once completed, please return the form to the Production Editor at the above address.

Any article received by Blackwell Publishing with colour work will not be published until the form has been returned.

\* To read PDF files, you must have Acrobat Reader installed on your computer. If you do not have this program, it is available as a free download from the following web address:

<http://www.adobe.com/products/acrobat/readstep2.html>

## REFERENCES

**References in articles** - We recommend the use of a tool such as EndNote or Reference Manager for reference management and formatting.

EndNote reference styles can be searched for here:

<http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>

Reference Manager reference styles can be searched for here:

<http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>

References should be made by giving the authors name with the year of publication in parentheses. When reference is made to a work by three authors all names should be given when cited for the first time and thereafter using only the first name and adding *et al.*; for four or more authors the first name followed by *et al.* should be used on all occasions. If several papers by the same author and from the same year are cited, a, b, c, etc., should be put after the year of publication. References should be listed in alphabetical order at the end of the paper in the following standard form:

Avise J.C. (1994a) *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman & Hall, New York.

Avise J.C. (1994b) *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. PhD Thesis, Chapman University, New York.

Brittain J.E. & Lillehammer A. (1987) Variability in the rate of egg development of the stonefly, *Nemoura cinerea* (Plecoptera). *Freshwater Biology*, **17**, 565-568.

Simon C. (1991) Molecular systematics at the species boundary. In: *Molecular Techniques in Taxonomy* (Eds G.M. Hewwitt, A.W.B. Johnston & J.P.W. Young), pp. 33-71. NATO ASI Series, Vol. 57. Springer-Verlag, Berlin.

Simon C. (1992) Molecular systematics. In: *Proceedings of First International Symposium on Molecular Techniques in Taxonomy* (Ed. J.C. Avise), pp. 23-34. Denton, Texas, 4-6 November 1992. Springer, Berlin.



Titles of journals should not be abbreviated. Unpublished material, except for PhD theses, should not be included among the references, but should be cited as 'X. Xxxxx, unpubl. data' in the text.