

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES

PAR

JÉRÔME PLOURDE

B.SC

PRÉDATION PLANCTONIQUE DES DEUX PRINCIPAUX POISSONS FOURRAGES
PÉLAGIQUES DU LAC SAINT-JEAN : L'ÉPERLAN ARC-EN-CIEL ET L'OMISCO

JANVIER 2011

030161903

RÉSUMÉ

Le lac Saint-Jean est reconnu comme étant un endroit de prédilection pour la pêche sportive à la ouananiche. Cependant, ce poisson a connu des fluctuations importantes de son abondance. Ceci a poussé la communauté, et particulièrement les scientifiques à s'intéresser à la structure du réseau trophique de ce saumon d'eau douce. L'éperlan arc-en-ciel et l'omisco sont deux poissons fourrages en importance au lac Saint-Jean. Ces poissons sont susceptibles d'effectuer une prédation importante sur le zooplancton lors de leurs jeunes stades. Le but de cette étude était de décrire et quantifier cet impact. Pour ce faire, huit missions d'échantillonnage ont eu lieu en 2009 pour la récolte de poissons allant du stade larvaire au stade juvénile. Un total de 312 éperlans arc-en-ciel et 123 omiscos ont été examinés pour décrire le régime alimentaire. Par la suite, 78 éperlans arc-en-ciel et quatre taxons planctoniques ont été analysés pour mesurer leur teneur en mercure. En utilisant un modèle de bilan massique de mercure, des taux de consommation ont été calculés pour les éperlans de l'année et ceux âgés d'un an. Les résultats de cette étude ont démontré que le régime alimentaire de l'omisco et de l'éperlan était différent. L'omisco se nourrit principalement de proies zoobenthiques et de proies zooplanctoniques littorales. De l'autre côté, les jeunes éperlans arc-en-ciel de l'année se nourrissent exclusivement de zooplancton. Les éperlans arc-en-ciel âgés d'un an favorisent une alimentation de zooplancton. Ils peuvent également inclure à l'occasion des insectes dans leur alimentation. D'autre part, le taux de consommation de zooplancton par l'éperlan arc-en-ciel a varié en fonction du développement. Au début du stade larvaire, ce poisson ingère près de 70 % de son propre poids corporel alors que ce pourcentage décroît entre 11 et 25 % pour le reste de l'été. En automne, la consommation atteint moins de 5 %. À sa deuxième saison de croissance, la consommation de l'éperlan arc-en-ciel est à son maximum au début de l'été avec des taux de presque 30 % par rapport à son poids corporel. À l'automne, ce pourcentage décline pour atteindre entre 0 et 5 %. La consommation importante en début de saison est nécessaire pour la prise de poids et la bonne croissance. La biomasse du zooplancton qui est à son maximum durant l'été et basse durant l'automne pourrait expliquer les patrons saisonniers de consommation observés. Ces résultats combinés à l'abondance de poissons dans le lac Saint-Jean permettront de quantifier l'impact de ces poissons sur le zooplancton en vue d'une meilleure gestion des stocks.

REMERCIEMENTS

Le projet « Mercure » n'aurait pas pu aboutir sans l'aide de plusieurs personnes au Laboratoire des Sciences Aquatiques et ailleurs. D'abord, un merci énorme à mon directeur de maîtrise Pascal Sirois pour son ouverture d'esprit, sa confiance, ses idées et son efficacité à remettre quelqu'un sur le droit chemin de la motivation. Merci également à mon codirecteur Marc Trudel. J'ai vécu des moments uniques grâce à ce chercheur. Son accueil, sa générosité incommensurable, sa grandeur d'esprit, son sens critique, sa passion pour R ont rendu mon séjour à Nanaimo plus qu'agréable. Ce stage a été pour moi une expérience inoubliable, instructive personnellement et professionnellement. J'ai maintenant une icône et un idéal à atteindre en ce « savant fou ».

Je tiens également à remercier Olivier Morissette pour son aide autant sur le terrain qu'en labo. Il a considéré le traitement des estomacs comme une véritable quête et a su relever le défi impeccablement. On se prendra une petite consommation sur mon balcon ou n'importe où ailleurs, n'importe quand! Un gros merci aussi au capitaine du Boréal qui m'a appris la formule suivante : Patrick Nadeau + Échantillonnage = Resto Pub l'Amaretto. Merci également à Anne-Lise Fortin pour tous les impondérables et astuces incalculables. Merci également aux gens qui m'ont aidé de près ou de loin dans ma maîtrise soit Karolann Gilbert, Stéphanie Bergeron, Dominic Gauthier, Isabelle Poirier, Michel Legault et Sophie Chen. J'aimerais également remercier la personne qui, au quotidien, m'a aidé moralement et psychologiquement à garder le sourire, à rester concentré et à garder le focus. Merci Vanessa de m'encourager. Merci également à tous les gens que j'ai croisés durant mes

études qui ont sûrement participé indirectement à ma réussite. Merci particulier à mes parents qui ont sans doute maintenant mieux compris mon passage de génie informatique à biologie. Un clin d'œil également à Mario Vaillancourt, représentant officiel des pêcheurs.

Je n'aurais pu faire cette étude sans le financement des organismes suivants. Ceux-ci ont une place importante dans la réalisation de cette maîtrise. Je parle ici de la Corporation L'activité Pêche, le Fonds Québécois de Recherche sur la Nature et les Technologies, le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et Génie et Québec-Océan.

Merci à tout le monde qui prendra le temps de lire ce mémoire!

« De la baleine à la sardine et du poisson rouge à l'anchois, dans le fond de l'eau, chacun dîne d'un plus petit que soi... »

Francis Blanche

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	ii
REMERCIEMENTS	iii
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX	vii
LISTE DES FIGURES	viii
I-INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Objectifs.....	7
1.2 Structure du mémoire.....	7
II - RÉGIME ALIMENTAIRE DES JEUNES STADES DE VIE DE L'OMISCO (<i>PERCOPSIS OMISCOMAYCUS</i>) ET DE L'ÉPERLAN ARC-EN-CIEL (<i>OSMERUS MORDAX</i>) AU LAC SAINT-JEAN	9
2.1 Introduction.....	10
2.2 Matériel et méthodes.....	10
2.2.1 Échantillonnage.....	10
2.2.2 Détermination de l'âge	11
2.2.3 Analyse des contenus stomacaux.....	11
2.2.4 Analyse multivariée.....	15
2.3 Résultats et discussion	16
2.3.1 Croissance	16
2.3.2 Régime alimentaire : Abondance volumétrique	18
2.3.3 Régime alimentaire : Abondance relative.....	21
2.3.4 Comparaison du régime alimentaire	24
2.4 Conclusion.....	26

III - QUANTIFYING ZOOPLANKTON CONSUMPTION BY LARVAL AND JUVENILE RAINBOW SMELT (OSMERUS MORDAX) USING A MERCURY MASS BALANCE MODEL.....	28
3.1 Introduction.....	29
3.2 Materials and method.....	31
3.2.1 Study site.....	31
3.2.2 Sampling.....	32
3.2.3 Laboratory analysis	34
3.2.4 Mercury determination.....	35
3.2.5 Mercury mass balance model.....	36
3.3 Results.....	39
3.3.1 Methylmercury in prey	39
3.3.2 Methylmercury in fish	40
3.3.3 Fish growth.....	41
3.3.4 Food ingestion rates.....	42
3.3.5 Sensitivity analysis	45
3.4 Discussion	45
IV - CONCLUSION GÉNÉRALE	54
RÉFÉRENCES.....	58
ANNEXE.....	67

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Effectifs des poissons analysés qui contenaient au moins une proie en 2009. À moins d'une mention entre parenthèses, les chiffres représentent également le nombre de poissons analysés.	12
Tableau 2. Taxon et nombre d'organismes retrouvés dans les estomacs des éperlans arc-en-ciel (OSMO) et omisco (PEOM).....	15
Tableau 3. Résultats de l'ANOSIM des régimes alimentaires de l'éperlan arc-en-ciel et de l'omisco.	25
Tableau 4. Mean MeHg concentrations \pm standard error of four zooplankton taxa sampled in Lake Saint-Jean.	39
Tableau 5. Food ingestion rates for various fish species during early life stages.....	48

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Longueur totale pour l'éperlan arc-en-ciel a) 0+, b) 1+ et l'omisco c) 0+, d) 1+ au cours de la période s'étalant de juin à octobre 2009.	18
Figure 2. Proportion du volume estimé de l'estomac occupé par les proies zoobenthique et zooplanctonique pour l'éperlan arc-en-ciel a) 0+, b) 1+ et l'omisco c) 0+, d) 1+ pour les différentes dates d'échantillonnage en 2009.	21
Figure 3. Proportion des principaux groupes taxonomiques retrouvés dans l'estomac en terme d'abondance relative pour l'éperlan arc-en-ciel a)0+, b)1+ et l'omisco c)0+ et d)1+ pour les différentes campagnes d'échantillonnage de 2009.	24
Figure 4. Cadrage multidimensionnel non métrique de la composition en espèces du régime alimentaire de l'éperlan arc-en-ciel 0+, 1+ et l'omisco 0+, 1+.....	25
Figure 5. Location of the study lake.	32
Figure 6. Assimilation efficiency (%) of MeHg by fish.	38
Figure 7. MeHg concentration \pm standard error in fish throughout the sampling period for young-of-the-year and yearling rainbow smelt.....	41
Figure 8. Rainbow smelt growth as shown by a) mean standard length (mm) and b) mean wet weight (g) \pm standard error for each date.	42
Figure 9. Food ingestion rates for a) young-of-the-year and b) yearling rainbow smelt in percentage of their body wet weight.	43
Figure 10. Food ingestion rates for a) young-of-the-year and b) yearling rainbow smelt in gram (wet weight) per fish.....	44
Figure 11. Sensitivity analysis performed on young-of-the-year and yearling rainbow smelt.	45

CHAPITRE I
INTRODUCTION GÉNÉRALE

La pêche au saumon représente une activité récréotouristique qui a démontré toute son importance au cours du dernier siècle. Au Canada, les deux côtes de l'océan sont propices à ce genre d'activité qui attire les pêcheurs d'un peu partout sur le territoire. Selon Pêches et Océans Canada (2008), il n'y aurait pas moins de 900 rivières qui contiennent du saumon Atlantique anadrome dans l'est du Canada. Cette activité génère des retombées dans les secteurs économique, social et touristique. À titre d'exemple, la pêche récréative du saumon Atlantique en 2005 a apporté plus de 80 millions de dollars au niveau fédéral (Pêches et Océans Canada 2009). D'autre part, ce poisson est pêché par plus de 40 communautés des Premières nations et groupes autochtones à des fins alimentaires, sociales et rituelles (Pêches et Océans Canada 2009). L'importance de ce poisson n'est plus à contester et il fait partie du patrimoine culturel de tous les Canadiens. Ceci est également vrai pour les gens du Saguenay-Lac-Saint-Jean qui considèrent le saumon d'eau douce comme un véritable emblème régional.

Le lac Saint-Jean est situé au cœur de la région du Saguenay–Lac-Saint-Jean et il abrite une riche faune piscicole. Parmi les 28 espèces de poissons recensées dans le lac Saint-Jean, deux sont principalement recherchées par les pêcheurs sportifs et les Autochtones : le doré jaune (*Sander vitreus*) et la ouananiche (*Salmo salar ouananiche*). L'activité de la pêche sur ce lac contribue à l'essor économique et récréotouristique régional en générant des retombées socio-économiques importantes. Depuis 2003, la vente des autorisations de pêcher ne cesse d'augmenter et celle-ci a atteint un sommet en 2009 avec 16 974 autorisations achetées. Une part importante de 27 % des pêcheurs vient de l'extérieur de la région du Saguenay – Lac-Saint-Jean (CLAP 2010).

Dans le New York Times, on peut remonter aussi loin qu'en 1893 pour lire des histoires de pêche à propos du lac Saint-Jean. Ces quelques articles relatent le succès flamboyant, la vivacité et la fougue d'un batailleur, « the gamiest game fish » : la ouananiche. Ce saumon d'eau douce est effectivement très prisé pour sa chair et sa combativité. Cependant, depuis quelques décennies, des fluctuations importantes ont été observées dans les stocks de ce poisson. En effet, le patron d'abondance des populations a montré des sommets suivis de chutes considérables quelques années plus tard. La solution à priori a été de favoriser la reproduction du poisson en aménagement de nouveaux tronçons de rivière autrefois inaccessible à la ouananiche ou en protégeant les géniteurs par l'instauration de règlements de pêche sportive. Desensemencements de tacons de ouananiche ont également été effectués dans les années 1990 dans le but d'améliorer l'état des populations. Ceci n'a cependant pas donné les résultats escomptés, allant jusqu'à obliger les responsables à une fermeture complète de la pêche en 2003 (Remise à l'eau obligatoire). Contre toute attente, les stocks s'étaient effondrés. Un nouveau paradigme a donc été proposé pour expliquer le facteur limitant la ouananiche au lac Saint-Jean. La cause des déclin n'était vraisemblablement pas du côté de la reproduction, mais plutôt du côté de son alimentation. Les stocks de ouananiches s'étaient effondrés en raison d'une trop importante pression de prédation sur le niveau trophique inférieur, l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*).

Au cours des dernières années, il a été reconnu que la production de la ouananiche est limitée par l'abondance de sa proie préférentielle, l'éperlan arc-en-ciel (Tremblay 2004). Au lac Saint-Jean, le facteur essentiel qui influence la survie de la ouananiche lors

de son séjour en lac est l'abondance de l'éperlan arc-en-ciel (Fortin *et al.* 2009). Plus spécifiquement, la croissance, l'âge à la maturité et la survie en lac de la ouananiche varient en fonction de l'abondance de ce poisson fourrage (Fortin *et al.* 2009). Lorsque l'éperlan est en moins grande abondance, la ouananiche connaît une croissance moins importante, ce qui amène un retard dans la reproduction ainsi qu'une plus grande vulnérabilité à la mortalité avant sa reproduction. Le nombre d'œufs produits par une femelle étant fonction de sa masse, ceci se traduit par une baisse de la déposition d'œufs et du recrutement (Fortin *et al.* 2009).

L'éperlan arc-en-ciel semble très abondant comparativement aux autres espèces pélagiques dans le lac Saint-Jean. Le suivi annuel du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF) a montré qu'au cours des années, l'éperlan arc-en-ciel représentait en moyenne 60% des récoltes dans les filets depuis 1996 (Données non publiées). Ce poisson fraie peu après la fonte des glaces dans les rivières tributaires du lac et principalement au nord du lac Saint-Jean. Les principales rivières utilisées sont Péribonka, Mistassini et Ashuapmushuan (Gagnon 2005). L'éclosion a généralement lieu vers la fin du mois de mai (Fortin *et al.* 2009). Une fois rendues en lac, les larves qui mesurent entre 5 et 6 mm sont dispersées par les courants dans un gradient du nord au sud (Gagnon 2005). Lors des jeunes stades, les poissons ont des capacités natatoires relativement limitées. À ce moment, leur alimentation endogène leur évite la recherche de nourriture. Selon Cooper (1978), ils absorberaient leur sac vitellin en 3-5 jours lorsqu'ils atteignent la longueur approximative de 9,3 mm. À ce moment, ils passent à une alimentation exogène et amorcent leur prédation sur le zooplancton.

Une autre espèce a le potentiel de participer à la prédation sur le zooplancton pélagique par son abondance et son alimentation. L'omisco (*Percopis omiscomaycus*) est le deuxième poisson fourrage en importance dans le lac Saint-Jean. Les captures de ce poisson représentent en moyenne 35% des récoltes du suivi annuel du MRNF (Données non publiées). Malgré les connaissances limitées au sujet de l'omisco, les études suggèrent qu'il serait une proie du grand brochet (*Esox lucius*), du doré jaune, du touladi (*Salvelinus namaycush*), de la perchaude (*Perca flavescens*) et de la lotte (*Lota lota*) (Kinney 1950, Scott et Crossman 1974, Nelson et Dick 2002), cinq espèces présentes dans le lac. Aucune étude n'a été effectuée au lac Saint-Jean pour connaître son cycle de vie. Selon Magnuson et Smith (1963), ils absorberaient leur sac vitellin en 4-5 jours à la longueur de 6,2 mm. Ils commenceraient donc leur prédation sur le zooplancton à ce moment. À ces jeunes stades, ils se distinguent des perchaudes par la présence d'une séparation entre les nageoires dorsale et adipeuse (Baker et Wallus 2006). L'omisco se nourrirait principalement de zooplancton (Baker et Wallus 2006), mais pourrait également se nourrir d'éphéméroptères, de diptères, de plécoptères ou de trichoptères (Spafford 1999). Au lac Saint-Jean, une seule étude exploratoire a été réalisée à ce sujet (Bhérier 2006). Selon ces résultats, il semblerait que l'omisco se nourrit exclusivement de zooplancton.

Une des solutions envisagées pour limiter les fluctuations des ouananiches dans le lac est d'instaurer des incubateurs artificiels à éperlans pour augmenter le stock de proies disponibles. Conséquemment, il est raisonnable de penser que l'augmentation de nourriture (l'éperlan arc-en-ciel) pour la ouananiche augmentera sa productivité. Dans le but d'éviter que des « erreurs » d'ensemencements ne se reproduisent, les gestionnaires, les pêcheurs et

les chercheurs reconnaissent maintenant qu'il est important de bien connaître la capacité de support du lac Saint-Jean pour l'éperlan arc-en-ciel.

La capacité de support repose en grande partie sur le concept prédateur – proie ou plus simplement consommateur – ressource. En milieu aquatique, des études sur la consommation de nourriture dans les populations de poissons peuvent s'avérer utiles pour déterminer les relations trophiques qui régissent l'écosystème (Pauly 1986). En outre, la prédation, l'abondance des ressources ou encore sa qualité peuvent avoir d'importants effets sur la dynamique de la structure de la communauté (Vanni 1987). Par exemple, la présence d'un poisson piscivore réduit l'abondance des poissons planctivores provoquant par le fait même une cascade trophique qui peut favoriser des assemblages composés de zooplancton herbivore (Tronstad *et al.* 2010). En théorie, la biomasse de zooplancton, potentiellement disponible à l'alimentation des poissons planctivores est plus élevée dans les lacs dominés par la présence de poissons piscivores (Carpenter *et al.* 1987).

Au lac Saint-Jean, l'écosystème pourrait se résumer à quatre grands niveaux trophiques avec le phytoplancton, le zooplancton, le poisson planctivore (l'éperlan arc-en-ciel) et le poisson piscivore (la ouananiche). Ainsi, l'abondance de l'éperlan arc-en-ciel pourrait être régulée par l'abondance de son prédateur laissant suffisamment d'espace à l'augmentation des effectifs de l'éperlan arc-en-ciel. De l'autre côté, l'omisco est potentiellement sur le même niveau trophique que l'éperlan arc-en-ciel. Ainsi, sa présence et la complexité générale de l'écosystème font en sorte que l'abondance d'éperlan arc-en-ciel pourrait également être régulée par l'abondance de ses proies : le zooplancton. Tout cela considéré, il apparaît essentiel de faire la lumière sur la situation en évaluant la

production zooplanctonique et également la demande de la part des prédateurs planctoniques. Il est donc primordial de mieux connaître les habitudes alimentaires des deux espèces fourrages en importance pour s'assurer que le garde-manger planctonique est suffisant pour l'augmentation des effectifs de la population d'éperlan arc-en-ciel du lac Saint-Jean.

1.1 Objectifs

Le principal objectif de cette étude est de mesurer la pression de prédation des poissons fourrages pélagiques sur le zooplancton du lac Saint-Jean. Le premier objectif spécifique est de décrire le régime alimentaire des larves et des juvéniles de l'éperlan arc-en-ciel et de l'omisco au cours de la saison de croissance dans le lac Saint-Jean. Le deuxième objectif spécifique est de mesurer le taux de consommation des jeunes éperlans arc-en-ciel dans le même plan d'eau. La présente étude s'inscrit dans un programme de recherche visant à déterminer la capacité de support du lac Saint-Jean pour l'éperlan arc-en-ciel. Ce projet comporte un volet d'évaluation de la production zooplanctonique et un volet d'évaluation de la demande par les poissons pélagiques planctivores. Le deuxième volet fait l'objet de ce mémoire.

1.2 Structure du mémoire

Le présent mémoire comporte deux chapitres principaux (II et III) en plus d'une introduction et une conclusion générale. Le chapitre II est rédigé en français sous forme d'article scientifique et porte sur la description et comparaison du régime alimentaire des deux poissons pélagiques planctivores en importance au lac Saint-Jean. L'importance de

ces espèces au niveau des prédateurs planctivores y est discutée. Le chapitre III est rédigé en anglais sous forme d'article scientifique et porte sur la détermination de la consommation de zooplancton ingéré par les jeunes éperlans arc-en-ciel au lac Saint-Jean.

Le chapitre III est intitulé « Quantifying zooplankton consumption by larval and juvenile rainbow smelt (*Osmerus mordax*) using a mercury mass balance model » et a reçu le prix Sally Richardson pour la meilleure présentation orale faite lors de la 34^e *Annual Larval Fish Conference* qui s'est tenue à Santa Fe (Nouveau-Mexique) du 30 mai au 3 juin 2010. Le manuscrit sera soumis sous peu au périodique *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.

CHAPITRE II

RÉGIME ALIMENTAIRE DES JEUNES STADES DE VIE DE L'OMISCO
(*PERCOPSIS OMISCOMAYCUS*) ET DE L'ÉPERLAN ARC-EN-CIEL (*OSMERUS
MORDAX*) AU LAC SAINT-JEAN

2.1 Introduction

Le lac Saint-Jean est un plan d'eau poissonneux qui inclut notamment comme espèce sportive la ouananiche (*Salmo salar ouananiche*), le doré jaune (*Sander vitreus*), le grand brochet (*Esox lucius*) et la lotte (*Lota lota*). On retrouve également quelques espèces fourrages dont deux sont très abondantes, soit l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) et l'omisco (*Percopsis omiscomaycus*). Ces deux espèces constituent à elles seules près de 95% des récoltes lors du suivi pélagique annuel du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (Données non publiées). Le rôle que ces poissons ont sur la dynamique du zooplancton du lac n'est pour l'instant pas très bien compris. Selon plusieurs études, l'éperlan arc-en-ciel et l'omisco s'alimenteraient de zooplancton surtout lors des stades larvaire et juvénile (Kinney 1950, Fortin 2002, Stetter *et al.* 2005, Baker and Wallus 2006). Pour bien comprendre le rôle de ces poissons dans l'écosystème du lac Saint-Jean, il apparaît essentiel de documenter la prédation qu'ils exercent sur le niveau trophique inférieur, c'est-à-dire, le zooplancton. L'objectif de ce chapitre est donc de décrire et comparer le régime alimentaire des jeunes stades de vie de l'éperlan arc-en-ciel et de l'omisco en effectuant une analyse exhaustive des contenus stomacaux de ces deux espèces.

2.2 Matériel et méthodes

2.2.1 Échantillonnage

L'échantillonnage des poissons s'est déroulé à huit occasions en 2009 (9 juin, 16 juin, 7 juillet, 30 juillet, 18 août, 9 septembre, 28 septembre, 29 octobre) dans le secteur ouest du lac Saint-Jean. Cette zone a été sélectionnée en fonction de la grande abondance

de ces poissons lors d'échantillonnages précédents (MRNF, Données non publiées). Les poissons ont été récoltés peu après le coucher du soleil à l'aide de deux engins de pêche. Pour les quatre premières campagnes, un filet Tucker composé de mailles de 500 μm et d'une ouverture de 1 m^2 a été utilisé. Pour les quatre autres campagnes, un chalut pélagique d'ouverture de 4 m^2 a été utilisé (Maille décroissante de 19 mm à 1,6 mm). Les poissons ont été conservés soit sur glace ou dans l'éthanol. Une fois en laboratoire, chaque poisson a été mesuré à l'aide d'un oculaire millimétrique au dixième de millimètre près.

2.2.2 Détermination de l'âge

L'âge des poissons (en année) a été déterminé à partir des écailles. Brièvement, les écailles étaient prélevées d'un côté du poisson sous la ligne latérale et placées dans du NaOH 1% pour une période minimale d'une heure. Ceci était fait pour dissoudre la membrane attachée à l'écaille. Ensuite, les écailles étaient placées dans l'eau distillée jusqu'au montage sur lame. Finalement, un maximum de cinq écailles a été lu par spécimen. Pour environ 15 poissons, la lecture d'âge a été validée par un second lecteur. Les écailles ont pu être lues sur 83% des omiscos et 95% des éperlans. Pour les éperlans sans écailles, l'âge a été assigné selon la classe de longueur observée.

2.2.3 Analyse des contenus stomacaux

Le contenu de l'estomac a été analysé chez 123 omiscos et 312 éperlans arc-en-ciel répartis dans les huit campagnes d'échantillonnage réalisées de juin à octobre 2009 (Tableau 1). Un total de 122 omiscos et 149 éperlans contenaient au moins une proie.

Tableau 1. Effectifs des poissons analysés qui contenaient au moins une proie en 2009. À moins d’une mention entre parenthèses, les chiffres représentent également le nombre de poissons analysés.

Date	Éperlan arc-en-ciel		Omisco	
	0+	1+	0+	1+
9 juin	0 ⁽³¹⁾	12 ⁽¹⁵⁾		13
16 juin	0 ⁽⁴²⁾	13 ⁽¹⁵⁾		1
7 juillet	0 ⁽⁷⁴⁾	15		9
30 juillet	14 ⁽²¹⁾	10	17	12 ⁽¹³⁾
18 août	9 ⁽¹⁰⁾	14 ⁽¹⁵⁾	10	
9 septembre	9 ⁽¹⁰⁾	12	13	1
28 septembre	10	10 ⁽¹¹⁾	17	6
29 octobre	10	11	14	9
Total	52 ⁽²⁰⁸⁾	97 ⁽¹⁰⁴⁾	71 ⁽⁷¹⁾	51 ⁽⁵²⁾

Chaque proie planctonique a été identifiée à l’espèce ou à la plus basse résolution taxonomique possible à l’aide du guide d’Edmondson (1959). Dans le cas des proies zoobenthiques en bon état, elles ont été attribuées à un des groupes taxonomiques suivants à l’aide du guide de Moisan (2006) : Oligochète, insecte, bivalve, mite, nématode et sangsue (Tableau 2).

Pour chaque date d’échantillonnage, le régime alimentaire en termes d’abondance volumétrique a été déterminé. Ceci permet de relativiser l’apport de chaque proie au régime alimentaire du poisson. Ainsi, une petite proie abondamment consommée pourrait avoir le même poids qu’une grosse proie peu consommée. Ceci reflète mieux la contribution de chacune des proies au régime alimentaire du poisson. Chacun des groupes taxonomiques zooplanctoniques a été assigné à une catégorie de volumes en se basant sur des tests de volumes en laboratoire et selon une revue de littérature sur les volumes et poids de

crustacés planctoniques des lacs tempérés de l'Amérique du Nord (Malley *et al.* 1989). Les tests de volumes en laboratoire ont été effectués en plaçant un amoncellement d'une quantité connue d'un taxon spécifique (Par exemple, 25 *Epischura lacustris*) sur un film de paraffine. Par la suite, cet amoncellement a été comparé à des volumes connus (1, 2, 5 et 10 μL) préalablement mesurés avec une micropipette. Le volume par organisme a été obtenu en divisant le volume approximatif correspondant par le nombre d'organismes présent dans l'amoncellement. Ainsi, les volumes des copépodes *Mesocyclops edax*, *Epischura lacustris*, *Limnocalanus macrurus*, d'un groupe de calanoïdes mélangés, des cladocères *Daphnia* sp. et *Bosmina* sp. ont pu être comparés aux volumes obtenus dans la revue de littérature (Malley *et al.* 1989). Dans le cas où aucune comparaison n'a pu être effectuée, des taxons similaires ont été utilisés pour attribuer un volume individuel. À titre d'exemple, les copépodes calanoïde *Leptodiptomus aschlandi* et cyclopoïde *Diacyclops bicuspidatus thomasi* ont été considérés comme ayant des tailles similaires.

Quatre catégories de volumes approximatifs ont été retenues pour les analyses : A : taille de nauplius, B : taille de copépodite ou de petit cladocère, C : taille de petit copépode, D : taille de gros copépode ou de gros cladocère. La taille A (0,0002 μL) est basé sur des mesures de volume de différentes espèces de copépodes calanoïdes et cyclopoïdes pour des stades de *nauplii* allant de 1 à 5 (Malley *et al.* 1989). La taille B (0,02 μL) est basée sur les tests de mesures en laboratoire avec *Bosmina* sp. et les mesures de volumes des copépodites calanoïde *Leptodiptomus minutus* et cyclopoïde *Diacyclops bicuspidatus thomasi*, et des cladocères du genre *Chydoridae* sp. *Diaphanosoma* sp. et *Bosmina* sp. dans Malley *et al.* (1989). La taille C (0,05 μL) est basée sur les tests de mesures en laboratoire avec des

copépodes calanoïdes et les mesures de volumes des copépodes cyclopoïdes *Acanthocyclops vernalis*, *Diacyclops bicuspidatus thomasi* et du copépode calanoïde *Leptodiaptomidae* sp. dans Malley *et al.* (1989). La taille D (0,2 µL) est basée sur les tests de mesures en laboratoire avec le copépode calanoïde *Epischura lacustris*, le copépode cyclopoïde *Mesocyclops edax* et le cladocère *Daphnia* sp. ainsi que ces mêmes espèces dans Malley *et al.* (1989) en plus du cladocère *Holopedium gibberum*.

Le volume de la plupart des proies zoobenthiques a été obtenu avec l'aide des mesures effectuées selon deux axes soit l'axe latéral et l'axe antéropostérieur. Ces mesures ont été transformées pour obtenir un volume cylindrique ou sphérique dépendamment de la forme de l'organisme (Voir tableau 2). Dans le cas des proies dénombrées mais non mesurées en raison de l'état de dégradation avancé (n=350), le volume individuel de chaque proie a été estimé à partir de la moyenne tronquée à 90% de toutes les proies mesurées. Cette moyenne a été utilisée pour éviter d'avoir les valeurs extrêmes représentées par des proies rares volumineuses. Ainsi, pour les proies zoobenthiques mesurées dans les omiscos, le volume moyen est $0,53 \pm 0,55 \mu\text{L}$ (n=343) par organisme alors qu'il est $2,34 \pm 1,32 \mu\text{L}$ (n=11) pour ceux mesurés dans les estomacs des éperlans arc-en-ciel.

En plus du volume, pour chaque date, le nombre total d'organismes de chaque taxon a été divisé par le nombre total d'organismes dans le régime alimentaire pour obtenir la contribution relative de chaque taxon au régime alimentaire.

Tableau 2. Taxon et nombre d'organismes retrouvés dans les estomacs des éperlans arc-en-ciel (OSMO) et omisco (PEOM). Les lettres en exposant représentent les volumes utilisés (voir texte pour plus de détails) : ^ATaille A, ^BTaille B, ^CTaille C, ^DTaille D, ^Evolume cylindrique, ^Fvolume sphérique.

Zooplancton	OSMO	PEOM		OSMO	PEOM
Cladocère					
<i>Bosmina</i> sp. ^D	7513	1896	<i>Polyphemus pediculus</i> ^D	23	1
<i>Daphnia</i> sp. ^D	6943	781	<i>Latona setifera</i> ^D	1	19
<i>Holopedium gibberum</i> ^D	1962	322	Cladocera ^D	14	1
<i>Ilyocryptus acutifrons</i> ^B	3	424	<i>Eurycercus lamellatus</i> ^D	0	3
Chydoridae ^B	15	215	<i>Alona</i> sp. ^D	0	3
<i>Leptodora kindti</i> ^D	85	96	<i>Acroperus harpae</i> ^B	0	5
<i>Sida crystallina</i> ^B	2	3			
Copépode					
Nauplii ^A	6	1	Copepoda ^C	404	22
Calanoïde					
<i>Epischura lacustris</i> ^D	3354	12	<i>Leptodiptomus ashlandi</i> ^C	416	6
Calanoida ^C	2704	126	<i>Limnocalanus macrurus</i> ^D	95	3
<i>Leptodiptomus</i> sp ^C	2719	13	Copépodite ^B	61	2
Cyclopoïde					
Cyclopoida ^C	759	436	<i>Paracyclops canadensis</i> ^C	0	9
Copépodite ^B	719	18	<i>Cyclops scutifer</i> ^D	3	0
<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i> ^C	380	19	<i>Acanthocyclops capillatus</i> ^D	0	1
<i>Mesocyclops edax</i> ^D	320	4	<i>Macrocyclus ater</i> ^D	1	0
<i>Acanthocyclops vernalis</i> ^C	15	2			
Harpacticoïde					
Harpacticoida ^B	0	1075			
Zoobenthos					
Insecta ^E	26	427	Nematoda ^E	0	16
Oligochaeta ^E	0	152	Huridinea ^E	0	1
Bivalvia (Moule) ^F	0	16	Hydracarina ^F	1	0

2.2.4 Analyse multivariée

Les analyses multivariées ont été réalisées avec le logiciel PRIMER (Clarke et Gorley 2006). Toutes les missions ont été groupées pour obtenir une représentation de la diète estivale et éliminer la variabilité associée à chaque mission. Les données ont été transformées en présence/absence pour éviter tout biais potentiel dû aux fortes abondances d'organismes retrouvées dans certains gros poissons. Finalement, les proies qui ne comptaient qu'une seule occurrence ont été omises des analyses (Clarke et Gorley 2006).

L'indice de dissimilarité utilisé est celui de Bray-Curtis. Cet indice est adéquat pour les données d'abondance (Quinn et Keough 2002). Une analyse de similitude (ANOSIM) a été réalisée pour détecter les différences significatives entre les différents groupes analysés. Les groupes analysés ont été les éperlans arc-en-ciel de l'année (OSMO0), les éperlans arc-en-ciel d'un an (OSMO1), les omiscos de l'année (PEOM0) et les omiscos d'un an (PEOM1). Finalement, une analyse des pourcentages de similarité (SIMPER) a été utilisée pour révéler les proies responsables des différences détectées par l'ANOSIM.

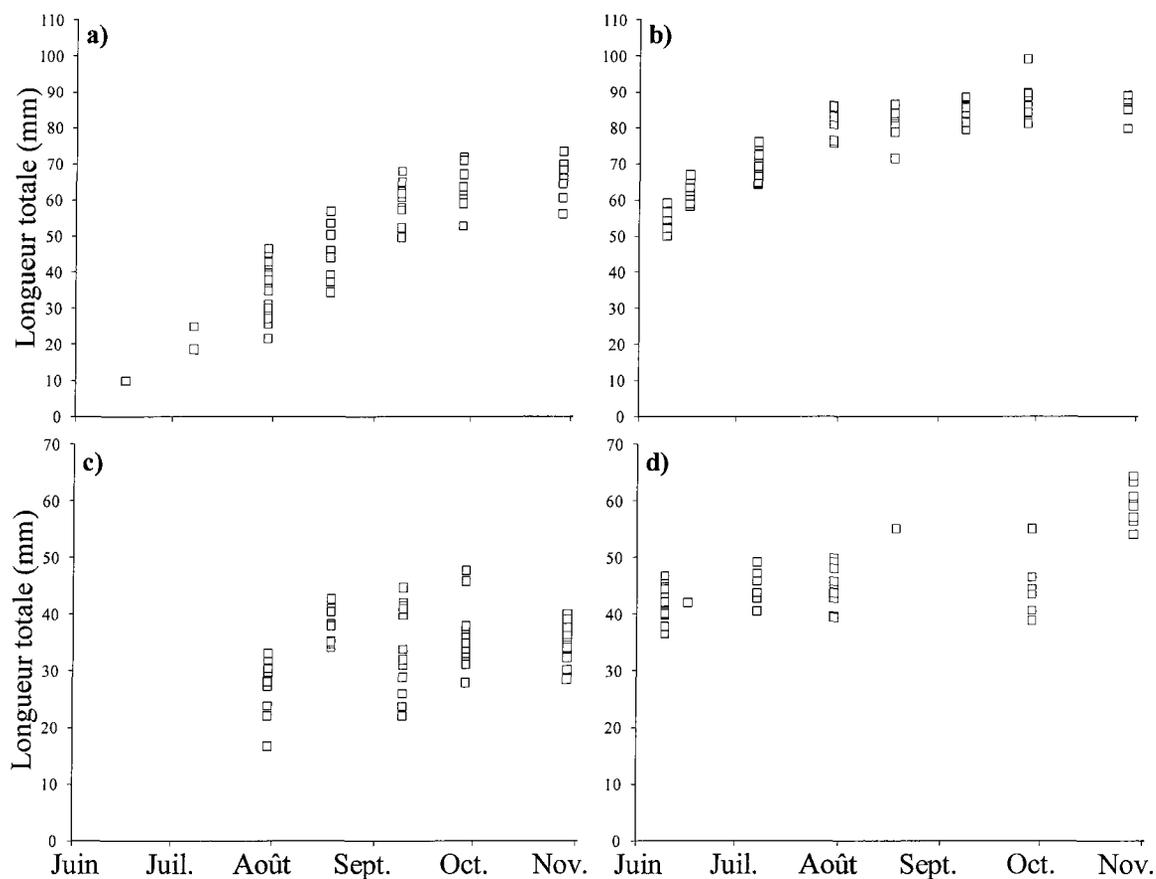
2.3 Résultats et discussion

2.3.1 Croissance

Au cours de sa première année de vie, l'éperlan arc-en-ciel a crû de façon linéaire de juin à septembre (Figure 1a). Par la suite, jusqu'à octobre, peu de croissance a été observée. Pour les poissons d'un an (Figure 1b), la période de croissance de l'éperlan arc-en-ciel a été relativement courte, s'échelonnant de juin à août. Par la suite, le poisson n'a plus eu de croissance en longueur. L'éperlan arc-en-ciel n'a pas semblé croître durant l'hiver. En effet, malgré le fait qu'il ne s'agit pas de la même cohorte, les longueurs observées des éperlans de l'année à l'automne ont été pratiquement les mêmes que celles observées chez les poissons d'un an au début de l'année suivante. La méthode d'échantillonnage n'étant pas la même pour ces deux missions (Filet Tucker vs chalut pélagique), il serait important de confirmer cette hypothèse en effectuant un échantillonnage permettant de suivre la même cohorte.

Aucun omisco de l'année n'a été récolté avant le 30 juillet suggérant que l'éclosion des larves a lieu au cours du mois de juillet. La première période de reproduction a donc probablement eu lieu au cours du mois de juin. De plus, la distribution des tailles suggère également que les omiscos ont connu plus d'une période de reproduction (Figure 1c). En effet, des tailles similaires à juillet ont été observées aussi tard qu'en septembre pour les omiscos de l'année. Il y a donc eu un mélange entre des individus à éclosion tardive et hâtive dans les échantillons des différentes campagnes. Selon Scott et Crossman (1974), les omiscos qui fraient en lac le font sur une longue période qui peut s'étendre de mai à août avec un pic vers la fin juin – début juillet. Ceci a été observé au lac Michigan (House et Wells 1973) et au Minnesota (Magnuson et Smith 1963) avec des périodes qui s'étalaient jusqu'en septembre. Pour ce qui est des omiscos d'un an (Figure 1d), ils ont connu une légère croissance, mais étant donné que plusieurs cohortes sont probablement présentes, il a été difficile de discerner un patron distinct.

Figure 1. Longueur totale pour l'éperlan arc-en-ciel a) 0+, b) 1+ et l'omisco c) 0+, d) 1+ au cours de la période s'étalant de juin à octobre 2009.



2.3.2 Régime alimentaire : Abondance volumétrique

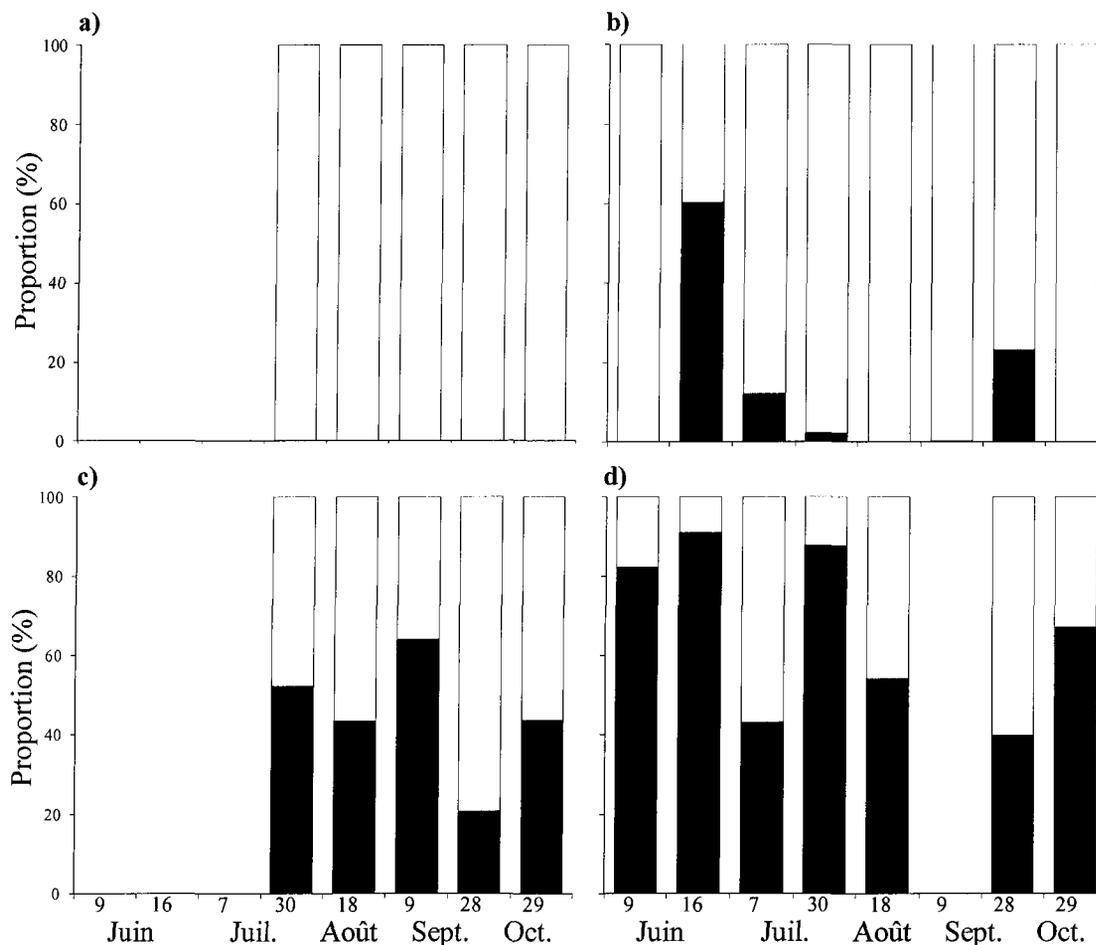
Le régime alimentaire des éperlans arc-en-ciel de l'année était composé à 100 % d'organismes zooplanctoniques et ce, pour toutes les campagnes d'échantillonnage (Figure 2a). Ceci a également été observé dans l'étude de Fortin (2002) sur le régime alimentaire des jeunes éperlans arc-en-ciel du lac Saint-Jean et par Urban et Brandt (1993) dans les Grands Lacs. D'autres études sur l'éperlan européen (*Osmerus eperlanus*) ont également démontré la même tendance chez les jeunes de l'année (Vinni *et al.* 2004, Salujõe *et al.*

2008). Pour les éperlans arc-en-ciel d'un an, aucune étude n'avait été faite au lac Saint-Jean. Le contenu des estomacs était composé en majorité de zooplancton avec quelques mentions d'insectes (Figure 2b). Les proportions supérieures à 10 % observées pour trois campagnes d'échantillonnage sont dues à un seul poisson par date qui possédait un régime alimentaire dominé par les insectes. Malgré quelques captures exceptionnelles de grosses larves d'insectes, ce poisson a inclus essentiellement du zooplancton dans son alimentation au lac Saint-Jean. L'étude de Stetter *et al.* (2005) a montré que l'éperlan arc-en-ciel d'un an au lac Érié s'était nourri principalement de copépodes et de cladocères avec une petite fraction sur le benthos. Ce poisson s'était adonné également au cannibalisme sur les jeunes de l'année (Stetter *et al.* 2007). Dans la présente étude, aucune trace de cannibalisme n'a été observée sur près de 100 spécimens analysés.

Pour les jeunes omiscos de l'année, le volume de l'estomac était composé d'une proportion variable de proies zoobenthiques (21-64%) et de proies zooplanctoniques tout au cours de la période échantillonnée (Figure 2c). Le zoobenthos comprenait les larves d'insectes (principalement des chironomidés) ou les oligochètes. En automne, le volume de l'estomac des jeunes omiscos de l'année était majoritairement composé de proies zooplanctoniques à 60-80 %. Ceci est probablement associé à la faible abondance d'insectes en stades larvaires que l'on peut retrouver durant cette période de l'année contrairement à l'été. Les omiscos se tourneraient alors vers une consommation plutôt planctonique pour compenser l'absence d'organismes zoobenthiques. Pour ce qui est des omiscos d'un an, le volume de l'estomac durant la période estivale était majoritairement composé de proies zoobenthiques (Figure 2d). Durant l'analyse des contenus stomacaux,

des restes d'oligochètes impossibles à mesurer ni quantifier en raison de l'état de dégradation avancé ont été observés dans l'estomac. Conséquemment, la fraction reliée à la portion zoobenthique du régime alimentaire est fort probablement sous-estimée. Les pourcentages pourraient vraisemblablement être supérieurs en faveur d'une alimentation zoobenthique, en particulier chez les poissons 1+. Celui-ci privilégie une telle alimentation à cause de la forme de sa bouche située en position ventrale qui lui permet de s'alimenter efficacement sur le fond benthique (Scott and Crossman 1974). Selon quelques études (Nelson and Paetz 1992, Nelson and Dick 2002, Nelson et al. 2010), l'alimentation des omiscos est composée d'insectes et de crustacés. Plus précisément, quelques études (Nurnberger 1930, Kinney 1950) font mention d'une alimentation planctonique par les jeunes omiscos qui devient moins importante comparativement aux stades plus âgés qui se nourrissent de chironomidés et d'autres larves d'insectes. Ceci correspond à ce qui a été observé au lac Saint-Jean avec les omiscos de l'année et ceux d'un an.

Figure 2. Proportion du volume estimé de l'estomac occupé par les proies zoobenthique et zooplanctonique pour l'éperlan arc-en-ciel a) 0+, b) 1+ et l'omisco c) 0+, d) 1+ pour les différentes dates d'échantillonnage en 2009. Les barres noires (■) représentent les proies zoobenthiques telles que les insectes et les oligochètes alors que les barres blanches (□) représentent les proies zooplanctoniques (copépodes et cladocères).



2.3.3 Régime alimentaire : Abondance relative

Chez l'éperlan arc-en-ciel, les résultats en terme d'abondance relative d'espèces ont montré que les jeunes de l'année se sont nourris de copépodes calanoïdes jusqu'à 59 % en abondance (Figure 3a). Les copépodes calanoïdes ont été principalement des espèces du

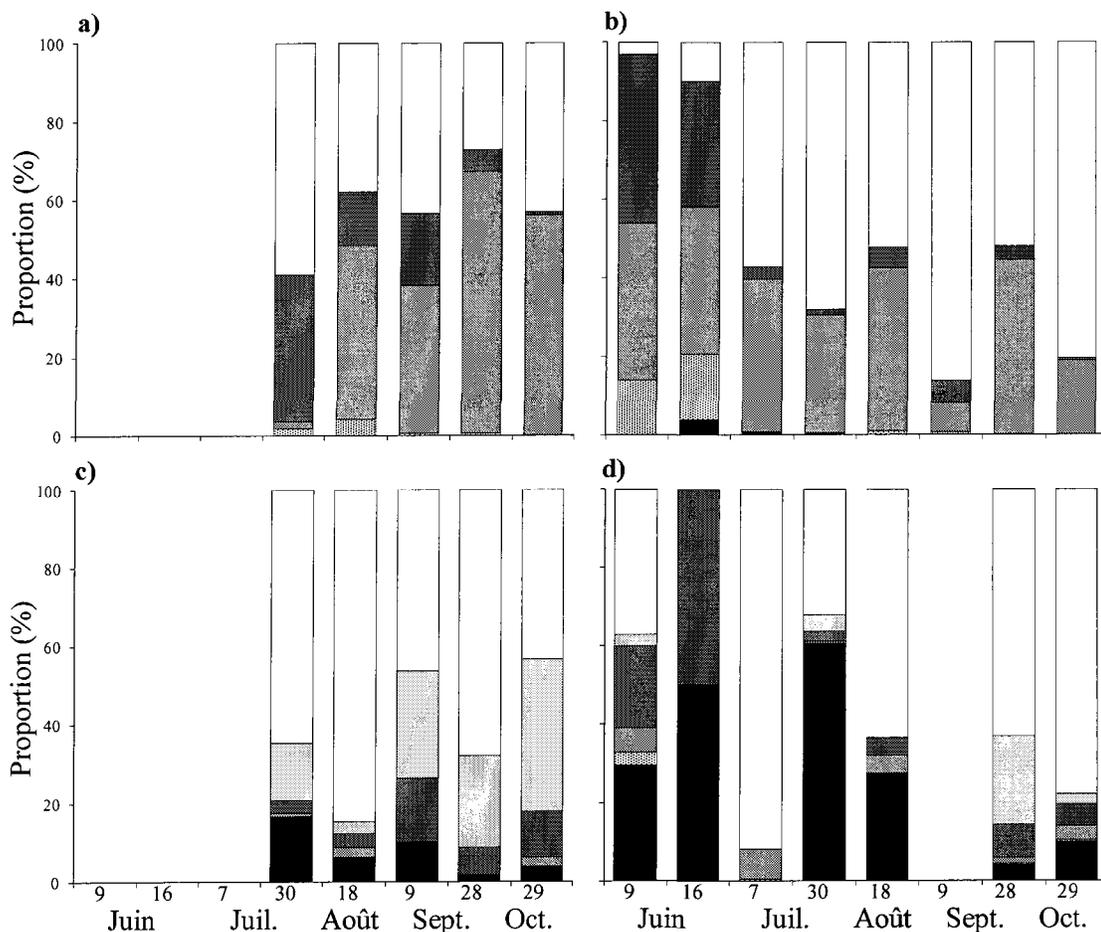
genre *Leptodiptomidae*, un groupe taxonomique qui compose généralement le zooplancton pélagique (Balcer *et al.* 1984). Le cladocère *Bosmina* sp. a représenté jusqu'à 51 % alors que le cladocère *Daphnia* sp. a représenté jusqu'à 25 % d'occurrence dans l'estomac pour certaines dates. La présence de ces espèces suggère également une alimentation plutôt pélagique.

Les éperlans d'un an se sont nourris principalement des mêmes espèces en plus d'inclure dans leur régime alimentaire le gros copépode calanoïde *Epischura lacustris* (jusqu'à 38 %) (Figure 3b). Ces espèces retrouvées dans l'estomac soutiennent également l'hypothèse comme quoi l'éperlan arc-en-ciel est préférentiellement pélagique (Scott and Crossman 1974). Très peu d'individus retrouvés dans l'estomac appartenaient à des taxons reconnus pour vivre essentiellement en milieu littoral comme ce fut le cas chez l'omisco.

Pour les omiscos de l'année et ceux d'un an, le zooplancton ingéré était principalement composé de cladocères (Figure 3c, d). Les cladocères ingérés étaient notamment composés, à des proportions variables selon la date d'échantillonnage, de trois principaux taxons. Le cladocère *Bosmina* sp. a représenté jusqu'à 71 % des organismes retrouvés dans l'estomac par date. Les espèces de *Bosminidae* sont généralement reconnues pour habiter les zones littorales (Balcer *et al.* 1984), mais peuvent également prédominer dans les zones pélagiques (Warner 1990). Le cladocère *Daphnia* sp. a représenté jusqu'à 28 % par date. Les espèces du genre *Daphnidae* sont retrouvées dans une variété d'habitats incluant la zone littorale et pélagique des lacs (Balcer *et al.* 1984, Warner 1990). Finalement, le cladocère macrothricidé *Ilyocryptus acutifrons* habite particulièrement le fond des lacs dans la couche supérieure de boue et la végétation littorale (Kotov and Stifter

2006). Celui-ci a représenté jusqu'à 29 % du contenu de l'estomac. Les copépodes harpacticoïdes ont également été retrouvés à une proportion relativement importante en ce qui concerne l'abondance (jusqu'à 39 %). Ceux-ci ont représenté la majorité des espèces de copépodes ingérés chez les omiscos de l'année. Ces organismes se retrouvent dans les débris en profondeur des milieux littoraux benthiques (Balcer *et al.* 1984). D'autres taxons retrouvés à moindre fréquence dans l'estomac des omiscos ont des habitats similaires. En effet, les cladocères *Latona setifera*, *Sida crystallina*, *Chydoridae* sp., *Eurycercus lamellatus*, *Alona* sp. et *Acroperus harpae* sont reconnus pour habiter la zone benthique des lacs dans la végétation, les roches, le sable ou la boue (Warner 1990). L'occurrence de toutes ces espèces dans le régime alimentaire de l'omisco suggère que celui-ci s'est alimenté d'organismes majoritairement littoraux et également benthiques. L'importance dans le régime alimentaire en termes de volume des larves d'insectes et oligochètes soutient également cette hypothèse. L'omisco doit donc se déplacer dans ses habitats pour se nourrir de ces proies. Bien qu'aucune validation n'ait pu être effectuée sur le terrain, les omiscos seraient probablement des prédateurs visuels qui s'alimenteraient de jour. Ceci pourrait donc être une des raisons qui fait qu'on ne les retrouve pas dans les estomacs de ouananiche (voir Nadon 1991 et Tremblay 2004). Leur alimentation benthique suggère également que ces poissons se tiennent sur le fond du lac, diminuant également l'impact de prédation qu'il pourrait subir de la part de la ouananiche plutôt pélagique. Les omiscos, en se retrouvant en milieu pélagique durant la nuit, pourrait éviter ou du moins augmenter leur chance d'éviter la prédation de la part du doré jaune, une espèce qui s'alimente efficacement à la noirceur à de faibles profondeurs (Scott et Crossman 1974).

Figure 3. Proportion des principaux groupes taxonomiques retrouvés dans l'estomac en terme d'abondance relative pour l'éperlan arc-en-ciel a)0+, b)1+ et l'omisco c)0+ et d)1+ pour les différentes campagnes d'échantillonnage de 2009. Les différentes catégories sont les proies zoobenthiques (■), les copépodes non identifiés (▨), les copépodes calanoïdes (▩), les copépodes cyclopoïdes (▧), les harpacticoïdes (▪) et les cladocères (□).



2.3.4 Comparaison du régime alimentaire

L'analyse multivariée a permis de comparer les espèces qui sont ingérées par les deux poissons selon les deux différentes classes d'âge. Le cadrage multidimensionnel non métrique (Figure 4) révèle une différenciation des régimes alimentaires qui s'est avérée

significative avec l'ANOSIM (Tableau 3). L'analyse montre que l'éperlan arc-en-ciel n'a pas ingéré les mêmes proies que l'omisco. De plus, les résultats montrent que les éperlans arc-en-ciel n'ont pas ingéré le même type de proies, qu'il soit dans leur première ou leur deuxième année de vie.

Figure 4. Cadrage multidimensionnel non métrique de la composition en espèces du régime alimentaire de l'éperlan arc-en-ciel 0+ (■), 1+ (▲) et l'omisco 0+ (□), 1+ (△).

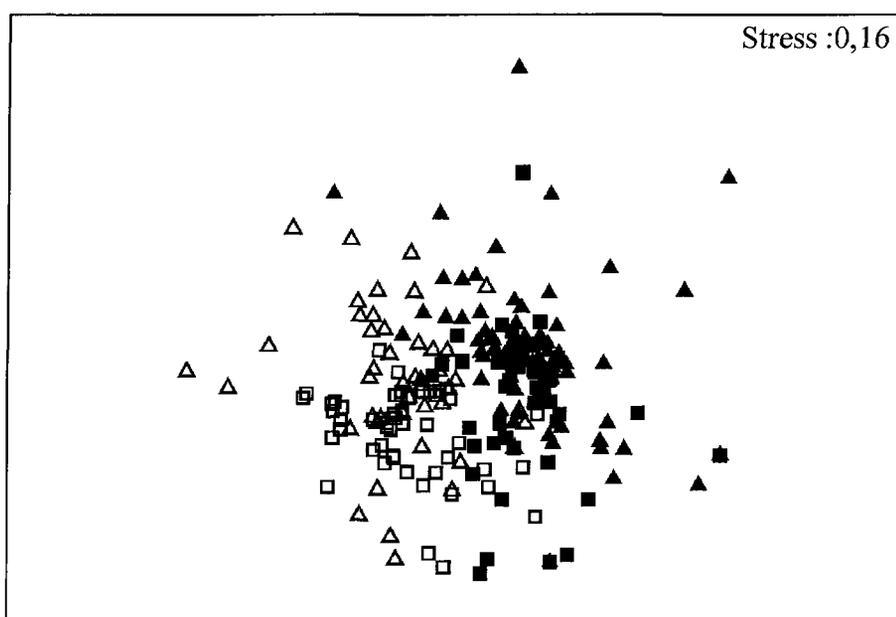


Tableau 3. Résultats de l'ANOSIM des régimes alimentaires de l'éperlan arc-en-ciel et de l'omisco. 999 permutations ont été effectuées pour chacune des comparaisons.

Groupe	Stat. R	Probabilité
OSMO0, OSMO1	0,031	0,158
OSMO0, PEOM0	0,518	0,001
OSMO0, PEOM1	0,306	0,001
OSMO1, PEOM0	0,529	0,001
OSMO1, PEOM1	0,371	0,001
PEOM0, PEOM1	0,178	0,001

L'analyse des pourcentages de similarité (SIMPER) a révélé que quatre taxons principaux expliquaient les différences observées entre les groupes d'éperlans arc-en-ciel et ceux d'omisco. En effet, les résultats montrent que les copépodes harpacticoïdes et le cladocère *Ilyocryptus acutifrons* fortement retrouvés dans les estomacs d'omisco et le copépode calanoïde *Epischura lacustris* fortement retrouvé dans l'éperlan arc-en-ciel sont les taxons qui ont contribué le plus à la dissimilarité des groupes d'éperlans avec celui de l'omisco de l'année. Du côté des omiscos d'un an, les insectes et le cladocère *Ilyocryptus acutifrons* ont été plus présents dans son régime alimentaire comparativement au copépode calanoïde *Epischura lacustris* qui s'est retrouvé plus fréquemment dans le régime alimentaire des éperlans. Ces taxons ont participé le plus à la dissimilarité du régime alimentaire des éperlans. Finalement, la différence entre les groupes d'omiscos est due aux copépodes harpacticoïdes qui ont été plus présents dans le régime alimentaire des jeunes de l'année. De plus, les copépodes calanoïdes du genre *Leptodiptomidae* et les insectes ont été légèrement plus abondants dans le régime alimentaire des omiscos d'un an. Il s'agit des mêmes espèces qui ont été trouvées en abondance dans les estomacs des poissons tels que décrits dans la section précédente. Ces groupes taxonomiques sont associés à des habitats différents et expliquent les différences dans l'alimentation des deux poissons.

2.4 Conclusion

La comparaison du régime alimentaire a révélé que les deux espèces de poissons occupaient des niches alimentaires différentes. L'éperlan s'est nourri d'organismes planctoniques en majorité provenant de la zone pélagique alors que l'omisco a basé son

régime alimentaire à priori sur des espèces littorales benthiques. Les résultats démontrent que l'éperlan arc-en-ciel dépend du zooplancton à 100 % dans sa première année de vie. À sa deuxième année, l'éperlan s'est nourri presque exclusivement de zooplancton, exerçant de ce fait une pression potentiellement forte sur ce niveau trophique inférieur. De l'autre côté, l'omisco au lac Saint-Jean n'a pas semblé occuper une place importante dans la catégorie des prédateurs planctoniques pélagiques. En effet, le contenu en volume des estomacs a révélé une grande proportion associée aux proies zoobenthiques. Ces proies suggèrent que l'omisco exploite le fond en milieu littoral où ses proies préférentielles sont en plus grande abondance. Il semble que l'omisco ne puisse donc pas être considéré comme un poisson qui a une influence importante sur la dynamique du zooplancton pélagique au lac Saint-Jean contrairement à l'éperlan arc-en-ciel. L'abondance de ces deux espèces fourrages indique également que la pression de prédation sur le zooplancton viendrait majoritairement de l'éperlan arc-en-ciel. Ainsi, la détermination de la consommation journalière permettra d'apporter une estimation de cette pression de prédation par l'éperlan arc-en-ciel sur le zooplancton. Finalement, la distinction des niches alimentaires des deux espèces suggère que la compétition interspécifique est faible. Une augmentation des stocks d'éperlan arc-en-ciel ne semblerait donc pas avoir d'impact significatif sur l'omisco.

CHAPITRE III

QUANTIFYING ZOOPLANKTON CONSUMPTION BY LARVAL AND JUVENILE RAINBOW SMELT (*OSMERUS MORDAX*) USING A MERCURY MASS BALANCE MODEL

3.1 Introduction

Food ingestion rates have been assessed during early life history of fishes to study nutritional status (Garcia-Ortega *et al.* 2010), energy allocation (Post 1990, Keckeis and Schiemer 1992, Arrhenius 1998, Worischka and Mehner 1998, Maciejewska *et al.* 2001), or feeding ecology (Houde and Schekter 1980, Lagardere 1987, Arrhenius and Hansson 1993, Mehner 1996, Maciejewska and Opalinski 2010). Bioenergetics models (Kitchell *et al.* 1977, Hewett and Stewart 1989) are widely used to assess food ingestion rates in fishes. This method requires laboratory experiments that can be tedious and can often over- or underestimate parameters such as fish activity costs (Trudel and Boisclair 1996). On the other hand, field-based methods to assess food ingestion rates include those based on stomach or gut evacuation rate (Eggers 1977, Elliot and Persson 1978). Those methods require a quantitative analysis of stomach or gut content that are generally time-consuming for early life stages of fishes. Moreover, the evacuation rate-based method give the ingestion rate for only one day, and this estimate cannot be used for generalization if food ingestion varies between days (Forseth *et al.* 1992). Other field-based methods are the mass balance contaminant models that provide food ingestion rates almost identical to those derived from stomach contents (Forseth *et al.* 1992), with considerably less sampling effort (Trudel *et al.* 2000). Those models do not estimate food ingestion rate during a single day but for a time interval that may vary from days to months. Contaminants such as polychlorinated biphenyls (PCB), radioactive cesium or mercury (Hg) have been used to quantify consumption rate of adult fish (Borgmann and Whittle 1992, Forseth *et al.* 1992, Tucker and Rasmussen 1999, Trudel *et al.* 2000) but never during early life stages.

Bioaccumulation of Hg is probably the contaminant that has been the most extensively studied in aquatic ecosystems. Hg has been found in measurable quantities in most aquatic environments, derived from a combination of natural and anthropogenic sources (Post *et al.* 1996). Because Hg is transported on hemispheric or global scales via the atmosphere, contamination is not limited to locations in the vicinity of emission sources and includes remote ecosystems (Munthe *et al.* 2007) such as the Canadian boreal zone. Biomagnification of Hg in aquatic food chains is mainly due to its organic form, methylmercury (MeHg) (Tsui and Wang 2004, Munthe *et al.* 2007). This form can be efficiently taken up by aquatic organisms and transferred to higher trophic levels (Watras and Bloom 1992) due to the high solubility in lipids and its low elimination rate from organism (Tuzen *et al.* 2009). The amount of MeHg present in fish is the net result of uptake (from diet and water) and elimination rates (Norstrom *et al.* 1976).

Estimations of food ingestion in the field during fish early life stages are scarce. However, assessing the food ingestion rate of early life stages may be as important as adult stages. Subadult stages may even potentially have a larger impact on zooplankton than adults (Hewett and Stewart 1989). For instance, larvae, young-of-the-year and yearling alewife in lake Michigan together ingested almost 80% of the total population's consumption of zooplankton (Hewett and Stewart 1989). Since bioenergetics models developed for adult fish are not applicable to early life stages (Karjalainen *et al.* 1997) and given that it is difficult to assess directly food ingestion rate by larvae and juvenile planktivorous fish because they feed on small particles (Wuenschel and Werner 2004),

mass balance models appear to be an appropriate method to assess food ingestion rates during early life stages of fishes.

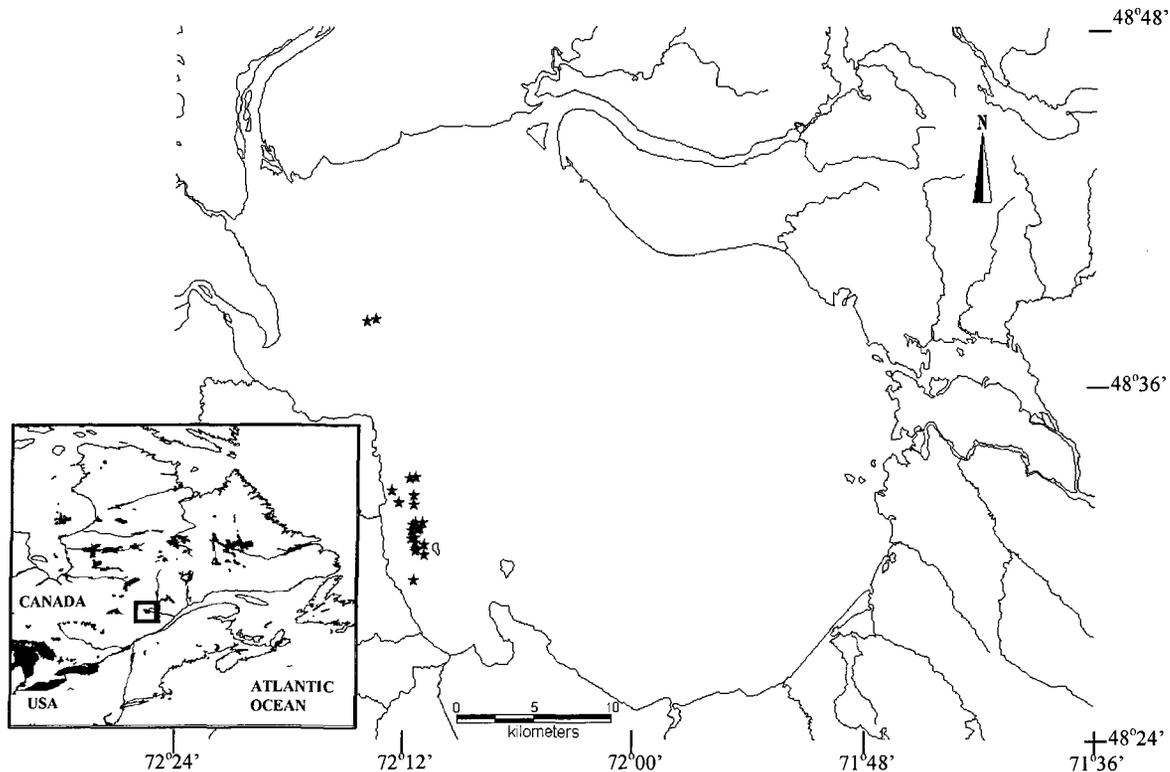
The aim of this study is to assess food ingestion rates of young rainbow smelt (*Osmerus mordax*) by using a mass balance model with mercury. Rainbow smelt is an important prey for piscivore species in many lakes (Lantry and Stewart 2000) including Lake Saint-Jean. The key role of rainbow smelt as a forage species for landlocked Atlantic salmon populations is well known during summer (Scott and Crossman 1974, Nadon 1991, Kirn and LaBar 1996, Lefebvre 2003) and winter months (Sayers *et al.* 1989). Growth and fecundity of landlocked Atlantic salmon is greatly influenced by rainbow smelt abundance in several lakes in Maine (Kircheis and Stanley 1981) as well as in Lake Saint-Jean (Tremblay 2004).

3.2 Materials and method

3.2.1 Study site

Lake Saint-Jean (48° 36'N, 72° 06'W, Québec, Canada, Figure 5) is located in the Canadian boreal zone approximately 200 km north of Quebec City. It is 32 km wide and 43 km long with a mean depth of 11 m and a maximum depth of 63 m. During summer, surface water temperature can reach up to 21 °C in the pelagic zone (Ouellet and Jones 1988).

Figure 5. Location of the study lake. Black stars showing sampling sites for all dates.



Lake Saint-Jean is a reservoir and inhabits 28 freshwater species including walleye (*Sander vitreum*), northern pike (*Esox lucius*) and the most important fish for sports fisheries in this region, landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* ouananiche). In Lake Saint-Jean, landlocked Atlantic salmon production is closely linked to rainbow smelt abundance (Tremblay 2004).

3.2.2 Sampling

Rainbow smelts were collected during the ice-free season on seven occasions in 2009 (June 16, July 7, July 30, August 18, September 9, September 28 and October 29). Sampling was conducted one hour after dusk at different stations located on the west side

of the lake (Figure 5), where rainbow smelt are historically abundant (unpublished data, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec). For the first three dates, fish were sampled using a Tucker trawl of 1 m X 1 m opening and mesh size of 500 μm . For the remaining dates, a pelagic trawl of 2 m X 2 m opening and decreasing mesh size from 76 mm to 19 mm was used. Both devices were equipped with a Minilog VEMCOTM thermograph to measure depth and water temperature and were deployed by double-oblique hauls from surface to 1 m over the bottom. Sampling time varied between 10 and 20 minutes. Rainbow smelts were placed individually in clean ZiplocTM bags except on June 16 and July 7 where whole samples were put in plastic bags and fish larvae were sorted in the laboratory.

Zooplankton samples were collected on June 16 and July 7 with a 150- μm mesh plankton net of 1-m diameter opening. This device was deployed by double-oblique hauls from surface to 1 m over the bottom. Sampling time varied between 15 and 20 minutes. Zooplankton samples were transferred from PVC cod end to a clean homemade PVC and Nylon sieve (150- μm mesh size). After removing most of the water, zooplankton samples were transferred to clean ZiplocTM freezer bags using a clean plastic spoon and Milli-Q water.

Special care was taken to avoid contamination during the collection, storage and sorting of the samples. After the haul, clean nitrile medical examination gloves were worn throughout the collection and handling of samples. To prevent contamination, all glass and plastic ware in contact with sample were soaked in 10% HNO_3 and thoroughly rinsed with Milli-Q water according to Allen *et al.* (2005). Clean gloves, ZiplocTM bags and plastics

wares were double-bagged. All fish and zooplankton samples were immediately stored on crushed ice and returned to the laboratory within four hours and either immediately processed or frozen at minus 20 °C for later processing.

3.2.3 Laboratory analysis

For MeHg determination, larval smelt (< 35 mm) were measured for standard length with an ocular micrometer under the stereomicroscope to the nearest 0.01 mm. A pooled sample was used to estimate their mean mass. Larger fish were measured to the nearest 0.01 mm using a caliper. Fish were weighed frozen individually to the nearest 0.01 g. All fish were processed using acid-cleaned Teflon or ceramic coated forceps. The gut content was removed and the stomach content was kept for diet analysis. For some yearling rainbow smelt, age was verified using scales whereas age of young-of-the-year was undoubtedly determined according to their length. Fish samples were rapidly placed either in a clean EppendorfTM tube or in a clean FalconTM tube depending on their size and kept frozen at minus 20 °C until MeHg determination.

All zooplankton samples were hand sorted under a stereomicroscope using acid-cleaned Teflon or ceramic coated forceps. Main taxa were sorted, counted, pooled and placed in a clean Eppendorf tube to reach about 2 mg. Between 750 to 1050 individuals for Copepoda sp., *Epischura lacustris* and *Daphnia* sp. were pooled per sample and three samples per taxa were analyzed. About 250 *Leptodora kindtii* individuals were pooled per sample. Zooplankton samples were kept frozen at -20 °C until MeHg determination.

Based on our own measurements, dry weight:wet weight ratios were 0.15 for young-of-the-year smelt, 0.2 for yearling smelt and 0.1 for zooplankton.

3.2.4 Mercury determination

Preliminary test showed that most of the Hg was MeHg (%MeHg : 48-84%) but the proportion was variable and not over 95% (see Bloom 1992). Hence, MeHg concentration was measured instead of total mercury. Samples were analyzed using Bloom's (1989) method modified by Pichet *et al.* (1999) at the GEOTOP Laboratory of the Université du Québec à Montréal (UQAM). Briefly, samples were freeze-dried, and then ground to powder using a mortar and pestle made in agate. Digestion of about 3 mg of sample (dry weight) was performed in a KOH/MeOH (3 mg·0.5 mL⁻¹) solution during 6 h at 68 °C. MeHg was then ethylated with sodium tetraethylborate (1%) and 30 mL NANOpure® water at pH 4.7. Ethylated MeHg was then trapped in a Tenax® column, separated by gas chromatography, and quantified by cold vapor atomic fluorescence spectrophotometry (CVAFS). The method was validated by the analysis of a certified marine biological reference material, TORT-2 (lobster hepato-pancreas), from the National Research Council of Canada. Validation yielded a mean value ± standard deviation of 156 ± 8 ng·g⁻¹ as compared with the certified value of 153 ± 13 ng·g⁻¹. MeHg determination was performed on five young-of-the-year and five yearling rainbow smelt for each sampling date except for June 16 and July 7 where 340 and 71 smelt larvae were pooled in 3 and 5 replicates, respectively. All MeHg concentration data are presented in ng·g⁻¹ on a wet weight basis.

3.2.5 Mercury mass balance model

The concentration of Hg in fish (C , $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$) can be expressed by the Hg mass balance model as (Thomann 1981, Trudel *et al.* 2000):

$$(1) \quad \frac{dC}{dt} = kC_w + (\alpha \cdot C_d \cdot I) - (E + G + K)C$$

where dC/dt represents the change of Hg concentration in the fish with time, kC_w represents the direct uptake of Hg from water by fish, α is the assimilation efficiency of Hg from food, C_d is the concentration of Hg in the prey ($\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$), I is the food ingestion rate ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ or day^{-1}), E is the elimination rate of Hg by the fish (day^{-1}), G is the specific growth rate (day^{-1}), and K is the loss rate of Hg due to spawning ($\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ or day^{-1}). Rainbow smelt reach maturity at 2 years of age (Scott and Crossman 1974, Saint-Laurent *et al.* 2003). For this reason, K was ignored in the current mass balance model equation. Moreover, fish exposed to Hg-contaminated food and water accumulates about 1000 times more Hg than fish only exposed to Hg-contaminated water (Trudel and Rasmussen 2006). Food is the dominant pathway of MeHg uptake by planktivorous fish at natural concentrations of MeHg (Hall *et al.* 1997). Thus, without these two variables, the differential equation was integrated and solved to assess food ingestion rate (I) as:

$$(2) \quad I = \frac{C_{t+\Delta t} - C_t \cdot e^{-(E+G)\Delta t}}{\alpha \cdot C_d \left[1 - e^{-(E+G)\Delta t} \right]} (E + G)$$

where C_t and $C_{t+\Delta t}$ are the concentration of Hg in fish at time t and $t + \Delta t$ ($\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$), respectively, and Δt is the time interval (days) between sampling dates. Specific growth rate (G) was estimated using the observed weight in the field as (Ricker 1979):

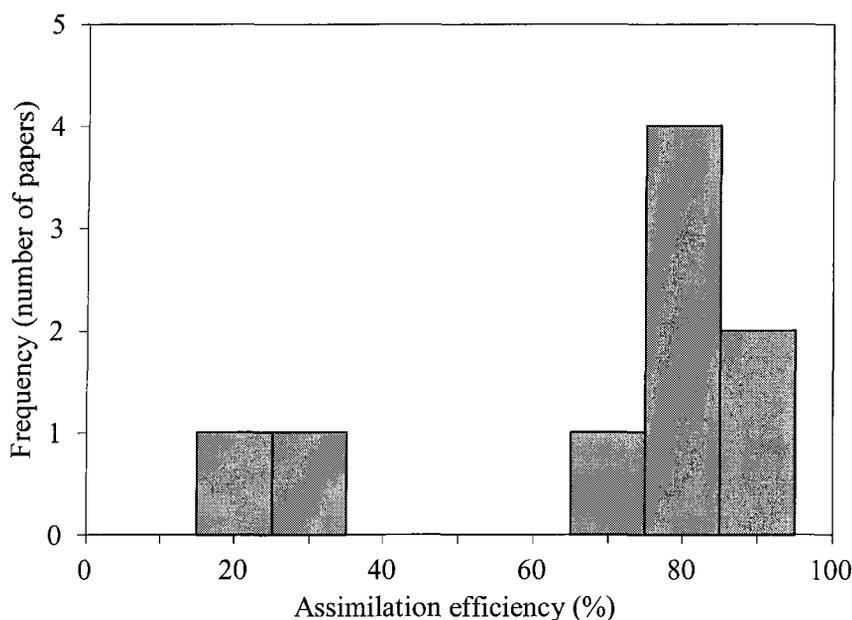
$$(3) \quad G = \frac{1}{\Delta t} \ln\left(\frac{W_{t+\Delta t}}{W_t}\right)$$

where W_t and $W_{t+\Delta t}$ are fish wet weight at time t and $t + \Delta t$ (grams). Elimination rate (E) can be expressed as a first-order kinetics equation. Trudel and Rasmussen (1997) developed a daily model elimination of mercury as a function of fish size (W) and temperature (T) in degrees Celsius for chronic and acute exposure. A recent study (Van Walleggem *et al.* 2007) has shown that the model for acute exposure could be more appropriate in natural lakes and for small-bodied fish. This equation was used to model the elimination of mercury:

$$(4) \quad E = \phi W^\beta e^{\gamma T}$$

where $\phi = 0.001416$, $\beta = -0.2$ and $\gamma = 0.066$. The assimilation efficiency (α) from the diet was assigned 0.8 based on different values from the literature that typically ranged from 0.65 to 0.95 with a modal value around 0.80 as shown in Figure 6. This is in agreement with Trudel and Rasmussen (2006).

Figure 6. Assimilation efficiency (%) of MeHg by fish (See appendix for a complete list of papers used). To be included in this graph, experiments should be conducted with naturally contaminated prey or prey directly exposed to MeHg.



Because young-of-the-year smelt are more present in the surface layer, mean temperature from 0-4 m was used for the mass balance model of young-of-the-year. Yearling smelt are more present in the deep water, usually at the thermocline. Mean temperature from 5 m to the bottom was used for the model. Between sampling dates, a linear interpolation was made to get daily temperature values.

Monte Carlo simulations (10 000) were run to assess the confidence interval associated with the estimation of food ingestion rates with the Hg mass balance model. Random values were generated with sample variance. Sensitivity analysis was performed on each model parameter according to Trudel *et al.* (2000) using a $\pm 20\%$ variation.

3.3 Results

3.3.1 Methylmercury in prey

Significant differences were observed between the four zooplankton groups (ANOVA, $P = 0.011$) (Table 4). Multiple comparisons (Tukey test) revealed that MeHg concentration in *Leptodora kindtii* was higher than in Copepoda sp. and *Epischura lacustris*. Copepoda sp. represents a pooled sample with roughly 50% calanoids (*Leptodiaptomus aschlandi* and *L. minutus*) and 50% cyclopoids (*Diacyclops bicuspidatus thomasi* and *Acanthocyclops vernalis*).

Table 4. Mean MeHg concentrations \pm standard error of four zooplankton taxa sampled in Lake Saint-Jean. Different letters indicate statistical differences according to the Tukey test.

Taxa	Sample date	N	[MeHg]
<i>Copepoda</i> sp.	June 16	3	8.3 ± 1.2^B
<i>Daphnia</i> sp.	July 7	3	9.3 ± 1.0^{AB}
<i>Epischura lacustris</i>	July 7	3	7.8 ± 0.4^B
<i>Leptodora kindtii</i>	July 7	3	13.5 ± 1.0^A

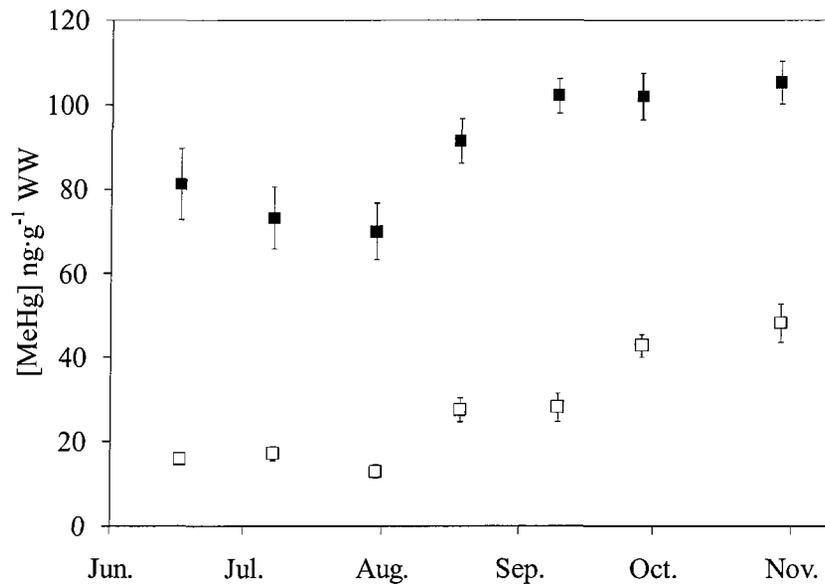
According to stomach content analysis (see chapter 2), young rainbow smelt fed almost exclusively on planktonic preys. More specifically, they fed mainly on three groups: *Bosmina* sp., *Daphnia* sp. and calanoid copepods (mainly *Epischura lacustris*). Since *Leptodora kindtii* was not important in the rainbow smelt diet, we used the grand mean of the three other taxa as C_d in the Hg mass balance model ($8.4 \pm 0.9 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$). Moreover, the

mean concentration of Hg in *Copepoda* sp., *Daphnia* sp. and *Epishura lacustris* was homogenous according to the Tukey test.

3.3.2 Methylmercury in fish

MeHg concentrations in fish increased during the ice-free season in the two age classes (Figure 7). In young-of-the-year, MeHg concentration was $16.0 \pm 1.2 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ in early summer and stayed nearly constant until the end of July ($13.0 \pm 1.6 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$). MeHg concentration then increased until the end of October and was three times higher ($48.2 \pm 4.6 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$) than in mid-June. Yearling MeHg concentration was $81.2 \pm 8.5 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ in early summer and reached $105.2 \pm 5.1 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ by the end of October. MeHg concentrations were between 2 to 5 fold higher in yearling than in young-of-the-year.

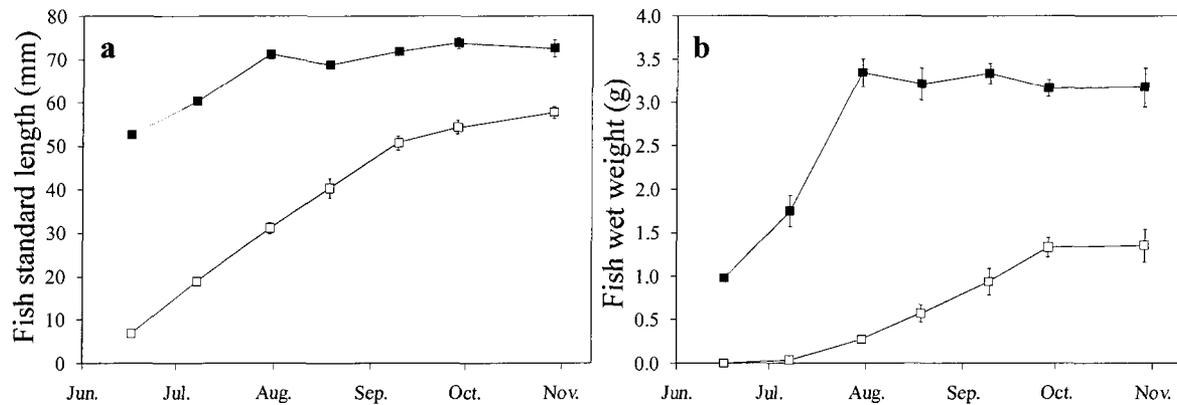
Figure 7. MeHg concentration \pm standard error in fish throughout the sampling period for young-of-the-year (\square) and yearling (\blacksquare) rainbow smelt.



3.3.3 Fish growth

Young-of-the-year smelt grew from June to September. Growth rate started to decline in September and October as shown by growth curves in length or in weight (Figure 8). At the end of October, length and weight were almost the same as the yearling in the beginning of summer. Yearling smelts maximum growth was observed between June and July. Thereafter, length and weight remained nearly constant.

Figure 8. Rainbow smelt growth as shown by a) mean standard length (mm) and b) mean wet weight (g) \pm standard error for each date. Symbols represent young-of-the-year (\square) and yearling (\blacksquare) rainbow smelt.



3.3.4 Food ingestion rates

Food ingestion rate was expressed as body weight percentage (Figure 9). In early summer, young-of-the-year smelt ingested nearly 70% of their body weight per day and then this value decreased to reach between 11 and 25 % per day for the rest of the season. In fall, ingestion rate was at its lowest with less than 5% of body weight per day. On the other hand, yearling consumption was at its highest in early summer with nearly 30% of body weight per day, and declined until the end of October to reach between 0 and 5% of body weight per day. Low consumption in grams per day was observed in early summer for young-of-the-year, because of their small size, but their consumption increased as the growing season progressed (Figure 10a). The highest daily ingestion rate was in September and then dropped in October. At the end of October, no growth was observed and only a small consumption was observed. For yearling (Figure 10b), the highest amount of food

eaten was in July and then decreased in fall. Growth was at its highest early in summer in June and July when consumption was the most important.

Figure 9. Food ingestion rates for a) young-of-the-year and b) yearling rainbow smelt in percentage of their body wet weight. Each point represents the mean of the interval. Error bar represents the 95% confidence interval obtained with Monte Carlo simulations.

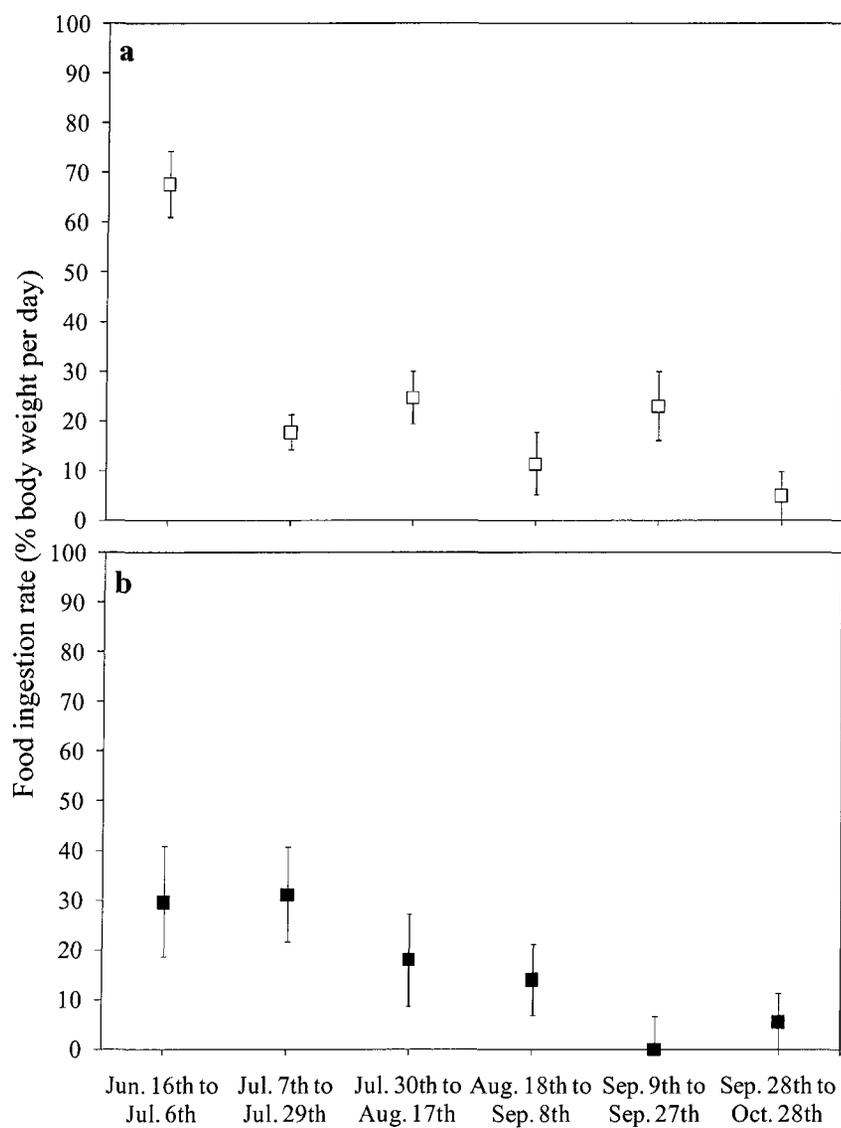
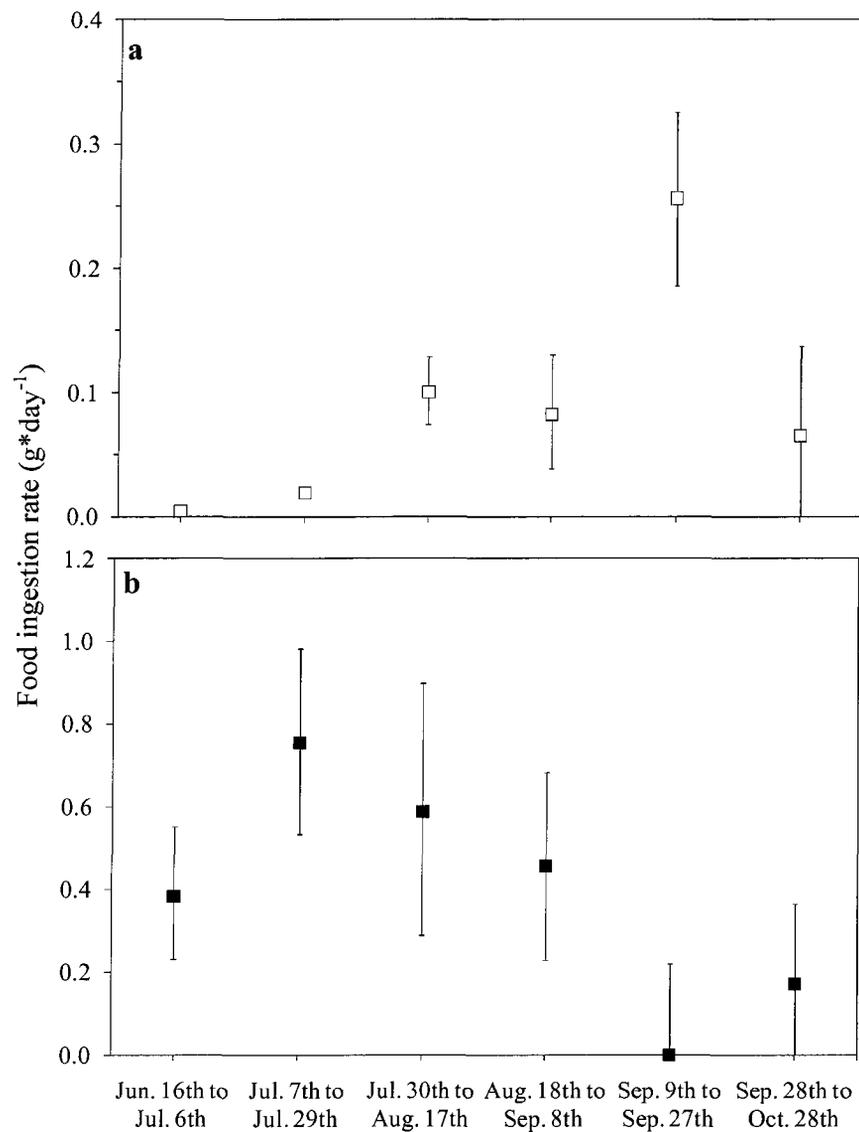


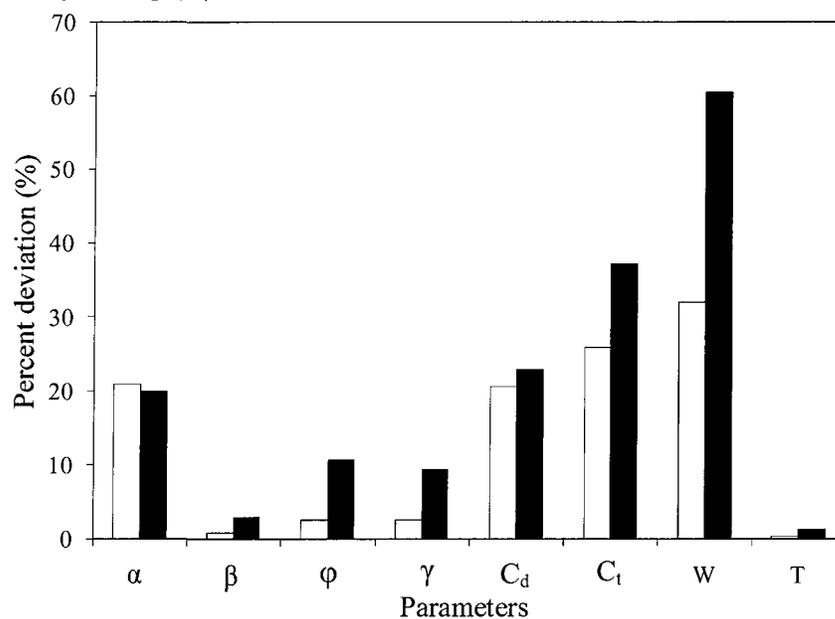
Figure 10. Food ingestion rates for a) young-of-the-year and b) yearling rainbow smelt in gram (wet weight) per fish. Each point represents the mean of the interval. Error bar represents the 95% confidence interval obtained with Monte Carlo simulations.



3.3.5 Sensitivity analysis

Different scenarios were tested to evaluate which parameters were the most sensitive in the mass balance model equation. Sensitivity analysis revealed that the model was sensitive to four parameters. These parameters are the MeHg concentration in prey, the MeHg concentration in fish, the weight of the fish and the assimilation efficiency (Figure 11). Except for the weight of the fish, parameters used for elimination rate (E) are very robust to a 20% variation.

Figure 11. Sensitivity analysis performed on young-of-the-year (□) and yearling (■) rainbow smelt.



3.4 Discussion

Food ingestion rates were assessed for early life stages of rainbow smelt using a Hg mass balance model. These fish fed almost exclusively on pelagic zooplankton. Food

ingestion rates were closely linked with growth and were variable depending of the age of the fish and the time of the season. Yearling fish had higher consumption than young-of-the-year in terms of amount of food eaten per individual per day but compared to their body weight, young-of-the-year ingested a higher proportion. Food ingestion rate as percentage of their body weight was at the highest during the larval stage. The same pattern was observed in laboratory experiments on larval spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus* (Wuenschel and Werner 2004), on larval African catfish, *Clarias gariepinus* (Garcia-Ortega *et al.* 2010), and on young yellow perch, *Perca flavescens* (Post 1990). In fish larvae, after yolk sac absorption and during the first days of exogenous feeding, high food ingestion rates are expected to support the high growth rates the fish achieve during this stage of development (Garcia-Ortega *et al.* 2010). Our results suggest that young-of-the-year rainbow smelt have high energetic demand during their larval stage. During the rest of the summer and in fall, food ingestion rate declined and remained nearly constant. The same pattern was observed for young-of-the-year yellow perch beginning with a high consumption in early summer and declining to roughly 20% of their body weight per day later in the season (Post 1990). Laboratory experiments on ingestion rates by planktivorous species such as *Coregonus lavaretus* measured by Troschel and Rosch (1991) and *Leuciscus leuciscus*, *Rutilus rutilus*, *Abramis abramis*, and *Alburnus alburnus* by Marmulla and Rosch (1990) also showed high consumption in younger stage followed by a decline of food eaten by young fish relative to their body weight.

Yearling rainbow smelt food ingestion rate in Lake Saint-Jean was at its highest in June and July. This generally coincides with zooplankton peak abundance in the lake.

Water and air temperature and daylight duration are at maximum during these two months. Hence, zooplankton egg development time decrease and new cohort can be produced quickly. With high zooplankton abundance, less energy is consumed to search for prey. Rainbow smelt can achieve faster growth in early summer than in fall.

Estimations of food ingestion rate during fish early life stages are limited (Table 5).

Table 5. Food ingestion rates for various fish species during early life stages. When only dry weight was given we assumed a dry weight:wet weight ratio of 0.2. Temperature (T°), ingestion rates as a body weight percentage per day (%BW), wet weight (WW) and total length (TL) are given for each study. YOY: young-of-the-year summer consumption, YG: yearling summer consumption.

	Species	T°	% BW	WW (mg)	TL (mm)	References
Literature review	22 fish spp	7-28	14-116			(Houde and Zastrow 1993)
Bioenergetic model	<i>Osmerus mordax</i>	13-15	4-12	60	-	(Lantry and Stewart 1993)
	<i>Osmerus eperlanus</i>	15-18	50-53	70-90	-	(Maciejewska <i>et al.</i> 2001)
	<i>Clupea harengus</i>	-	20-40	40-1500	12-28	(Mehner 1996)
	<i>Theragra chalcogramma</i>	6-11	6-15	950-4290	49-85	(Ciannelli <i>et al.</i> 1998)
	3 esocidae spp	-	1-5	11000-45000	145-208	(Wahl and Stein 1991)
	<i>Perca flavescens</i>	16-24	20-60	20-1950	-	(Post 1990)
Lab –based model	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	10-11	24-40	3500-5500	80-90	(Godin 1981)
	<i>Coregonus lavaretus</i>	10-16	25-65	40-5200	21-44	(Troschel and Rosch 1991)
	<i>Cynoscion nebulosus</i>	24-32	100-160	0.5-50	4-19	(Wuenschel and Werner 2004)
	<i>Clarias gariepinus</i>	28	28-54	4-36	-	(Garcia-Ortega <i>et al.</i> 2010)
	<i>Clarias gariepinus</i>	28	48-54	3-25	-	(Conceicao <i>et al.</i> 1998)
	3 cyprinidae spp	20	30-100	2-850	8-49	(Keckeis and Schiemer 1992)
	<i>Menidia beryllina</i>	21-28	20-60	1-20	6-13	(Letcher and Bengtson 1993)
	<i>Eugraulis mordax</i>	15.5	31-86	0.1-0.5	4-7	(Theilacker 1987)
Field –based model	<i>Perca flavescens</i>	16-24	22-65	20-1950	-	(Post 1990)
	2 percidae spp	-	21-40	7-15	8-15	(Worischka and Mehner 1998)
	<i>Sander vitreum</i>	19-20	26-39	80	-	(Fox 1991)
	<i>Clupea harengus</i>	11-19	2-17	40-1500	27-82	(Arrhenius and Hansson 1993)
	<i>Sprattus sprattus</i>	6-14	2-11	210-590	35-84	(Arrhenius 1998)
	<i>Solea vulgaris</i>	20	7	5000-10000	80-150	(Lagardere 1987)
	<i>Osmerus mordax</i>	20	23-37	4-15	16-25	(Sirois and Dodson 2000)
	3 esocidae spp	-	1-5	11000-45000	145-208	(Wahl and Stein 1991)
Mass balance model (Field)	<i>Osmerus mordax</i> (YOY)	15-20	11-68	4-1400	7-58	Present study
	<i>Osmerus mordax</i> (YG)	14-20	14-31	1000-3000	53-73	

Food ingestion rates of young fish species are very variable but range generally between 20 to 60% of their body weight per day depending on size of fish (Table 5). This is in close agreement with estimation obtained for young-of-the-year and yearling rainbow smelt with the Hg mass balance model. Other studies dealing with rainbow smelt obtain results in the same order of magnitude as in the case of Sirois and Dodson (2000) in the field, in the St. Lawrence Estuary. However, with a bioenergetic model, Lantry and Stewart (1993) in the Laurentian Great Lakes obtained results slightly lower than those of this study. They used parameters from a model developed on adult rainbow smelt and bioenergetics models developed for adult fish are not adequate for larval fish (Karjalainen *et al.* 1997). Actually, early life stages probably do not have the same metabolic expenditures due to the high growth observed at the beginning of their life.

In order to use the mass balance model to generate food ingestion rates, the different parameters used in the model must be set correctly. Sensitivity analysis revealed that the model was sensitive to four parameters. Trudel *et al.* (2000) showed that the most sensitive parameters for their model were the weight of the fish, the MeHg concentration in fish and in the prey and the assimilation efficiency. The same parameters were the most sensitive to a change of value in the present study on rainbow smelt. Weight of the fish is probably reflecting rainbow smelt population mean weight because standard errors are low. This is also true for MeHg concentration in fish.

It is difficult to compare MeHg concentration in prey with previous studies, as many studies used bulk samples that contained several size fractions. In the present study, MeHg concentrations were determined in specific taxonomic groups in order to reduce the bias

due to variability in Hg concentration in different zooplankton species, especially in taxa absent from the diet. For example, the Hg concentration in *Leptodora kindtii* was higher than in other zooplankton species and could have led to an overestimation of MeHg in preys of rainbow smelt. The present study is one of the few that measured species-specific mercury contamination in zooplankton. In a study on 15 lakes, Watras *et al.* (1998) observed large variations of MeHg among specific taxa such as *Daphnia*, *Holopedium*, *Bosmina*, *Diaptomus*, and *Cyclopoida* from one lake to another (9-184 ng·g⁻¹). Variability in pH, water color, drainage ratio, and the percent wetland in the catchment can have an impact on MeHg concentration in a lake (Westcott and Kalff 1996, Tremblay *et al.* 1998). Nonetheless, the mean values for these taxa are in the same order of magnitude than what we obtained for the same taxa in Lake Saint-Jean. Moreover, we can be confident with MeHg concentration obtained in our study because concentrations obtained for zooplankton are similar to other boreal lakes studies. For example, Tremblay *et al.* (1998) reported MeHg concentration ranging from 18 ng·g⁻¹ to 82 ng·g⁻¹ (dry weight) in five boreal lakes. Moreover, because we did not look at MeHg concentration in *Bosmina* sp, *Holopedium gibberum*, or other *Cladocera* we assumed that level of mercury were the same among *Cladocera* taxa. Westcott and Kalff (1996) showed that the taxonomic composition of the zooplankton did not contribute to the variability in MeHg levels in *Cladocera*. In the present study, only *Leptodora kindtii* showed higher MeHg concentration. This can be attributed to their predatory behavior. This cladoceran is often considered as the top zooplankton predator of a lake and can thus bioaccumulate mercury faster than other herbivorous species like *Daphnia* sp. Finally, in this study, MeHg was only determined

early in the summer and we made assumptions that this concentration was the same throughout the summer. Garcia *et al.* (2007) showed that in boreal lakes some seasonal variation can occur and MeHg concentration can increase by 48% from May to July and then decrease nearly to the same level observed in May at the end of summer. The sensitivity of this parameter probably represents the main disadvantage of the Hg mass balance model (Trudel *et al.* 2000) and may be the less reliable parameter in this study. However, our consumption rates estimations are in close agreement with other studies and because we used specific taxa, we can be confident that MeHg determination was accurate and represents the portion that is assimilated from the prey.

Fish accumulate most of the Hg through feeding (Hall *et al.* 1997). During the summer and fall, fish fed on zooplankton that is contaminated with mercury. As summer progresses, rainbow smelt accumulate MeHg in their tissue because of the slow elimination process. The present study also suggested that during winter, feeding have to be very low. In fact, level of mercury at the end of the growing season of young-of-the-year rainbow smelt is almost at the same level that mercury concentration of yearling rainbow smelt at the beginning of the season. Despite the fact that we didn't follow the same cohort, no accumulation seems to occur during the ice-season. The Hg concentrations measured in rainbow smelt suggested that accumulation during winter was equal to depuration and elimination of mercury. During the growing season, MeHg concentration in rainbow smelt is in the same order of magnitude than in other boreal lakes on small species. For example, total Hg concentrations in a small cyprinid were generally stable over the summer during the 5 years of observation ranging from 100 to 200 ng·g⁻¹ (wet weight) (Bodaly and Fudge

1999). In brook stickleback (*Culaea inconstans*), a planktivore/benthivore species, MeHg concentration was $110 \pm 26 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ (dry weight) in four lakes (Allen *et al.* 2005). In yellow perch and cisco (*Coregonus artedi*), levels of mercury were between 50-180 $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$ (wet weight) (Bodaly *et al.* 1993). Swanson *et al.* (2006) determine that the mean mercury concentration from 24 boreal lakes ranged between 130-470 $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$ (dry weight) in adult rainbow smelt.

Finally, for the assimilation efficiency of mercury by fish, a literature review was made in 2006 by Trudel and Rasmussen (2006) using four papers. Their conclusion was that the modal value was around 80%. We made the same exercises using 9 different papers dealing on assimilation of mercury by fish (Figure 6). More than half of the estimations were over 70% with a modal value around 80-90%. Moreover, estimations lower than 30% were obtained with fish fed with contaminated small fish (Jernelov 1968, Phillips and Gregory 1979). However, in the present study, setting assimilation efficiency to 80% is probably conservative given that some values can reach 95% in some recent papers dealing with small fish fed with zooplankton (Wang and Wong 2003, Pickhardt *et al.* 2006, Mathews and Fisher 2008).

In conclusion, a mass balance model using mercury as a contaminant provided food ingestion rates for larval and juvenile rainbow smelt in agreement with previous studies. Despite the analytical cost, this procedure is less time-consuming than other field-based methods such as Elliot and Persson (1978) that implies 24 hour sampling and stomach or gut content analysis. Finally, contrary to bioenergetics models, the Hg mass balance model does not require estimation of ambiguous parameter in the laboratory such as activity. This

parameter, not included in mercury mass balance model, is probably the less reliable assumption in fish bioenergetics models.

CHAPITRE IV

CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans le but de mieux comprendre la capacité de support du lac Saint-Jean pour l'éperlan arc-en-ciel, il s'est avéré essentiel de documenter l'alimentation de ce dernier en plus de l'omisco, un poisson fourrage abondant et potentiellement au même niveau trophique que l'éperlan arc-en-ciel. En outre, l'objectif de ce projet était d'apporter de nouvelles connaissances concernant l'impact de la prédation de ces deux poissons fourrages en importance au lac Saint-Jean. D'abord, l'éperlan arc-en-ciel représente un maillon important du réseau trophique. À priori, ce poisson a démontré toute son importance pour la ouananiche. A fortiori, ce poisson démontre également son importance pour le zooplancton. En effet, ce poisson se nourrit exclusivement de zooplancton durant sa première année de vie et presque exclusivement durant sa deuxième année. De plus, la taxonomie des proies ingérées suggère une alimentation pélagique. De l'autre côté, l'omisco n'a pas la même alimentation que l'éperlan arc-en-ciel. Conséquemment, ces deux espèces ne sont pas sur le même niveau trophique. L'alimentation de l'omisco inclut une plus grande proportion de zoobenthos pour la première année de vie et la deuxième année. Celui-ci s'alimente également de proies planctoniques typiques des milieux littoraux et des fonds benthiques. Donc, l'espèce qui a le plus le potentiel d'avoir un impact important sur le zooplancton est l'éperlan arc-en-ciel et dans une bien moindre mesure, l'omisco. De plus, l'abondance de l'éperlan arc-en-ciel accentue son impact potentiel sur le zooplancton.

Dans le but de quantifier la consommation de zooplancton des jeunes éperlans arc-en-ciel, la méthode de bilan massique du mercure a été utilisée pour déterminer les taux de consommation. Cette méthode est basée sur certaines prémisses qui ont été vérifiées dans la littérature. Il serait pertinent qu'une étude en laboratoire puisse confirmer certains

paramètres liés à la cinétique du mercure chez les jeunes stades de poissons Il pourrait également s'avérer pertinent de comparer les taux de consommation avec d'autres populations d'éperlans arc-en-ciel au Québec. Cependant, bien que l'étude se soit déroulée sur une seule année, les taux de consommation obtenus sont fiables et concordent avec d'autres études effectuées chez les jeunes stades de poisson. Les patrons de consommation ont montré que durant le stade larvaire, la consommation de nourriture est à son maximum et diminue considérablement par la suite à mesure que la saison avance. La consommation représente au cours du premier été de l'éperlan environ 10 à 30 % de son propre poids par jour. En terme de milligramme par jour, ceci représente quelques milligrammes par individu au début de l'été, mais peut atteindre entre 100 et 250 mg à la fin de l'été. Lors de sa deuxième année, alors qu'il est toujours en stade juvénile, l'éperlan arc-en-ciel continue de s'alimenter de proies zooplanctoniques en incluant à de rares occasions quelques insectes. La consommation en terme de pourcentage de son propre poids est à son maximum au début de l'été et diminue graduellement à mesure que les mois passent et que la fin de l'automne approche. En terme de milligramme par jour, ceci représente entre 400 et 750 milligrammes par individu au courant de l'été. Ce taux descend sous la barre des 200 milligrammes par jour par individu en automne.

Les résultats des taux de consommation tirés de ce travail de maîtrise ont été obtenus à l'échelle de l'individu. Cependant, ces résultats ont le potentiel de s'appliquer à l'ensemble de la population d'éperlan arc-en-ciel du lac Saint-Jean. Entre autres, ces résultats pourraient s'avérer pertinents pour les gestionnaires préoccupés par la demande de zooplancton du lac. Ainsi, des scénarios d'ensemencements pourront être envisagés avec

une connaissance accrue de l'impact de ces poissons sur les niveaux trophiques inférieurs. À la lueur des résultats obtenus, l'importante consommation de zooplancton mesurée chez l'éperlan arc-en-ciel laisse croire qu'il y a peu de place à l'augmentation des populations. Cependant, une analyse plus poussée de la production secondaire est nécessaire avant de porter un diagnostic sur la capacité de support de l'écosystème. Ainsi, une gestion avec de solides connaissances pourrait s'avérer plus durable et plus saine pour l'écosystème qu'est le lac Saint-Jean.

RÉFÉRENCES

- Allen, E.W., Prepas, E.E., Gabos, S., Strachan, W.M.J., and Zhang, W.P. 2005. Methyl mercury concentrations in macroinvertebrates and fish from burned and undisturbed lakes on the Boreal Plain. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62(9): 1963-1977.
- Arrhenius, F. 1998. Food intake and seasonal changes in energy content of young Baltic Sea sprat (*Sprattus sprattus* L.). *ICES J. Mar. Sci.* 55(2): 319-324.
- Arrhenius, F., and Hansson, S. 1993. Food consumption of larval, young and adult herring and sprat in the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 96(2): 125-137.
- Baker, J.M., and Wallus, R. 2006. Family Percopsidae, Trout-Perches. CRC Press.
- Balcer, M.D., Korda, N.L., and Dodson, S.I. 1984. Zooplankton of the Great Lakes: a guide to the identification and ecology of the common crustacean species. Madison University of Wisconsin Press, Wisconsin.
- Bh  rer, Y. 2006. Comp  tition pour les ressources alimentaires entre l'omisco et l'  perlan arc-en-ciel du lac Saint-Jean. Rapport pr  sent   dans le cadre du cours diffusion des r  sultats de recherche (1GBI126), Universit   du Qu  bec    Chicoutimi, Chicoutimi. 30 p.
- Bloom, N.S. 1989. Determination of picogram levels of methylmercury by aqueous phase ethylation, followed by cryogenic gas-chromatography with cold vapor atomic fluorescence detection. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46(7): 1131-1140.
- Bloom, N.S. 1992. On the chemical form of mercury in edible fish and marine invertebrate tissue. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49(5): 1010-1017.
- Bodaly, R.A., and Fudge, R.J.P. 1999. Uptake of mercury by fish in an experimental boreal reservoir. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 37(1): 103-109.
- Bodaly, R.A., Rudd, J.W.M., Fudge, R.J.P., and Kelly, C.A. 1993. Mercury concentrations in fish related to size of remote Canadian Shield lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50(5): 980-987.
- Borgmann, U., and Whittle, D.M. 1992. Bioenergetics and PCB, DDE, and mercury dynamics in Lake Ontario lake trout (*Salvelinus namaycush*): a model based on surveillance data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49(6): 1086-1096.

- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R., Cochran, P.A., Elser, J.J., Elser, M.M., Lodge, D.M., Kretchmer, D., He, X., and Vonende, C.N. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68(6): 1863-1876.
- Ciannelli, L., Brodeur, R.D., and Buckley, T.W. 1998. Development and application of a bioenergetics model for juvenile walleye pollock. *J. Fish Biol.* 52(5): 879-898.
- CLAP. 2010. La pêche sportive dans l'AFC du lac Saint-Jean - Rapport annuel 2009, Corporation de l'Activité Pêche Lac Saint-Jean. 28 p.
- Clarke, K.R., and Gorley, R.N. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Conceicao, L.E.C., Dersjant-Li, Y., and Verreth, J.A.J. 1998. Cost of growth in larval and juvenile African catfish (*Clarias gariepinus*) in relation to growth rate, food intake and oxygen consumption. *Aquaculture* 161(1-4): 95-106.
- Cooper, J.E. 1978. Identification of eggs, larvae, and juveniles of the rainbow smelt, *Osmerus mordax*, with comparisons to larval alewife, *Alosa pseudoharengus*, and gizzard shad, *Dorosoma cepedianum*. *Trans. Am. Fish. Soc.* 107(1): 56-62.
- Edmondson, W.T. 1959. Fresh-water biology. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Eggers, D.M. 1977. Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. *J Fish. Res. Board. Can.* 34(2): 290-294.
- Elliot, J.M., and Persson, L. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Anim. Ecol.* 47(3): 977-991.
- Forseth, T., Jonsson, B., Naeumann, R., and Ugedal, O. 1992. Radioisotope method for estimating food consumption by brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49(7): 1328-1335.
- Fortin, A.-L. 2002. Régime alimentaire et principaux facteurs influençant l'alimentation des jeunes éperlans arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) du lac Saint-Jean. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Qc.
- Fortin, A.-L., Sirois, P., and Legault, M. 2009. Synthèse des connaissances sur la ouananiche et l'éperlan arc-en-ciel au lac Saint-Jean. Université du Québec à Chicoutimi, laboratoire d'Écologie aquatique et Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche sur la faune, Québec. xiii + 132 p.

- Fox, M.G. 1991. Food consumption and bioenergetics of young-of-the-year walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*): model predictions and population density effects. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48(3): 434-441.
- Gagnon, K. 2005. Distribution et abondance des larves d'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) au lac Saint-Jean. Mémoire présenté à l'UQAC comme exigence partielle de la maîtrise en ressources renouvelables, Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi.
- Garcia, E., Carignan, R., and Lean, D.R.S. 2007. Seasonal and inter-annual variations in methyl mercury concentrations in zooplankton from boreal lakes impacted by deforestation or natural forest fires. *Environ. Monit. Assess.* 131(1-3): 1-11.
- Garcia-Ortega, A., Verreth, J., Vermis, K., Nelis, H.J., Sorgeloos, P., and Verstegen, M. 2010. Laboratory investigation of daily food intake and gut evacuation in larvae of African catfish *Clarias gariepinus* under different feeding conditions. *Aquacult. Int.* 18(2): 119-134.
- Godin, J.G.J. 1981. Effect of hunger on the daily pattern of feeding rates in juvenile pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum. *J. Fish Biol.* 19(1): 63-71.
- Hall, B.D., Bodaly, R.A., Fudge, R.J.P., Rudd, J.W.M., and Rosenberg, D.M. 1997. Food as the dominant pathway of methylmercury uptake by fish. *Water, Air, Soil Pollut.* 100(1-2): 13-24.
- Hewett, S.W., and Stewart, D.J. 1989. Zooplanktivory by alewives in Lake Michigan: ontogenic, seasonal, and historical patterns. *Trans. Am. Fish. Soc.* 118(6): 581-596.
- Houde, E.D., and Schekter, R.C. 1980. Feeding by marine fish larvae: developmental and functional responses. *Environ. Biol. Fishes* 5(4): 315-334.
- Houde, E.D., and Zastrow, C.E. 1993. Ecosystem- specific and taxon-specific dynamic and energetics properties of larval fish assemblages. *Bull. Mar. Sci.* 53(2): 290-335.
- House, R., and Wells, L. 1973. Age, growth, spawning season, and fecundity of trout-perch (*Percopsis omiscomaycus*) in southeastern lake Michigan. *J. Fish. Res. Board. Can.* 30(8): 1221-1225.
- Jernelov, A. 1968. Laboratory experiments on the change of mercury compounds from one into another. *Vatten* 24(4): 360-362.
- Karjalainen, J., Miserque, D., and Huuskonen, H. 1997. The estimation of food consumption in larval and juvenile fish: experimental evaluation of bioenergetics models. *J. Fish Biol.* 51(1): 39-51.

- Keckeis, H., and Schiemer, F. 1992. Food consumption and growth of larvae and juveniles of 3 cyprinid species at different food levels. *Environ. Biol. Fishes* 33(1-2): 33-45.
- Kinney, E.C., Jr. 1950. The life history of the trout perch, *Percopsis omiscomaycus* (Walbaum), in western Lake Erie. Master's thesis, The Ohio state university, Columbus.
- Kircheis, F.W., and Stanley, J.G. 1981. Theory and practice of forage fish management in New England. *Trans. Am. Fish. Soc.* 110(6): 729-737.
- Kirn, R.A., and LaBar, G.W. 1996. Growth and survival of rainbow smelt, and their role as prey for stocked salmonids in Lake Champlain. *Trans. Am. Fish. Soc.* 125(1): 87-96.
- Kitchell, J.F., Stewart, D.J., and Weininger, D. 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Res. Board. Can.* 34(10): 1922-1935.
- Kotov, A.A., and Stifter, P. 2006. Cladocera: family Ilyocryptidae (*Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda*). In *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world*. Backhuys publishers, Leiden. p. 172.
- Lagardère, J.P. 1987. Feeding ecology and daily food consumption of common sole, *Solea vulgaris* Quensel, juveniles on the French Atlantic coast. *J. Fish Biol.* 30(1): 91-104.
- Lantry, B.F., and Stewart, D.J. 1993. Ecological energetics of rainbow smelt in the Laurentian Great-Lakes: an interlake comparison. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122(5): 951-976.
- Lantry, B.F., and Stewart, D.J. 2000. Population dynamics of rainbow smelt (*Osmerus mordax*) in Lakes Ontario and Erie: a modeling analysis of cannibalism effects. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57(8): 1594-1606.
- Lefebvre, R. 2003. Régime alimentaire de la ouananiche (*Salmo salar*) du lac Saint-Jean (1997-2002), Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de l'aménagement de la faune du Saguenay-Lac-Saint-Jean, Saguenay, Qc.
- Letcher, B.H., and Bengtson, D.A. 1993. Effects of food density and temperature on feeding and growth of young Inland silversides (*Menidia beryllina*). *J. Fish Biol.* 43(5): 671-686.
- Maciejewska, K., and Opalinski, K.W. 2010. Does ecological energetics lead to trophic competition in juvenile fish? A case study from the Vistula Lagoon (southern Baltic Sea). *Mar. Pollut. Bull.* 61(4-6): 178-182.

- Maciejewska, K., Opalinski, K., and Margonski, P. 2001. Energy budget in early stages of smelt *Osmerus eperlanus* (L.). Bull. Sea Fish. Inst. 153(2): 53-61.
- Magnuson, J.J., and Smith, L.L., Jr. 1963. Some phases of the life history of the trout-perch. Ecology 44(1): 83-95.
- Malley, D.F., Lawrence, S.G., MacIver, M.A., and Findlay, W.J. 1989. Range of variation in estimates of dry weight for planktonic *crustacea* and *rotifera* from temperate North American lakes. Can. Tech. Rep. Fish Aquat. Sci. 1666: 49 p.
- Marmulla, G., and Rosch, R. 1990. Maximum daily ration of juvenile fish fed on living natural zooplankton. J. Fish Biol. 36(6): 789-801.
- Mathews, T., and Fisher, N.S. 2008. Evaluating the trophic transfer of cadmium, polonium, and methylmercury in an estuarine food chain. Environ. Toxicol. Chem. 27(5): 1093-1101.
- Mehner, T. 1996. Predation impact of age-0 fish on a copepod population in a Baltic Sea inlet as estimated by two bioenergetics models. J. Plankton Res. 18(8): 1323-1340.
- Moisan, J. 2006. Guide d'identification des principaux macroinvertébrés benthiques d'eau douce du Québec, surveillance volontaire des cours d'eau peu profonds. Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du suivi de l'État de l'Environnement., Québec. 82 p.
- Munthe, J., Bodaly, R.A.D., Branfireun, B.A., Drisscoll, C.T., Gilmour, C.C., Harris, R., Horvat, M., Lucotte, M., and Malm, O. 2007. Recovery of mercury-contaminated fisheries. Ambio 36(1) : 33-44.
- Nadon, L. 1991. Régime alimentaire et croissance de la ouananiche (*Salmo salar* L.) du lac Saint-Jean. Mémoire de maîtrise, Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Qc.
- Nelson, J.S., and Paetz, M.J. 1992. The Fishes of Alberta. The University of Alberta press, Edmonton, Alberta.
- Nelson, P.A., and Dick, T.A. 2002. Factors shaping the parasite communities of trout-perch, *Percopsis omiscomaycus* Walbaum (Osteichthyes: *Percopsidae*), and the importance of scale. Can. J. Zool. 80(S): 1986-1999.
- Nelson, P.A., Johnson, M.W., and Cott, P.A. 2010. Parasites and diet of trout-perch (*Percopsis omiscomaycus*) from Northwest Territories, Canada, with comments on the range of *Crepidostomum percopsisi* Nelson, Choudhury and Dick 1997. Comp. Parasitol. 77(1): 94-99.

- Norstrom, R.J., McKinnon, A.E., and DeFreitas, A.S.W. 1976. A bioenergetics based model for pollutant accumulation by fish. Simulation of PCB and methylmercury residue levels in Ottawa river yellow perch (*Perca flavescens*). J Fish. Res. Board. Can. 33(2): 248-267.
- Nurnberger, P.K. 1930. The plant and animal food of the fishes of Big Sandy Lake. Trans. Am. Fish. Soc. 60(1): 253-259.
- Ouellet, M., and Jones, H.G. 1988. Some physico-chemical aspects of Lake Saint-Jean, Québec, Canada. Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. 23: 961-967.
- Pauly, D. 1986. A simple method for estimating the food-consumption of fish populations from growth data and food conversion experiments. Fish. Bull. 84(4): 827-840.
- Pêches et Océans Canada. 2008. Fisheries management focus area report, International Fisheries Directorate, Fisheries and Aquaculture Management Ottawa, Canada. 24 p.
- Pêches et Océans Canada. 2009. Le Canada et l'Organisation pour la conservation du saumon de l'Atlantique Nord. [Page Web]. Disponible à http://www.dfo-mpo.gc.ca/international/media/bk_nasco-oscan-fra.htm [Accès 10 août 2010].
- Phillips, G.R., and Gregory, W. 1979. Assimilation efficiency of dietary methylmercury by northern pike (*Esox lucius*). J Fish. Res. Board. Can. 36(12): 1516-1519.
- Pichet, P., Morrison, K., Rheault, I., and Tremblay, A. 1999. Analysis of total mercury and methylmercury in environmental samples. In Mercury in the biogeochemical cycle, natural environments and hydroelectric reservoirs of Northern Québec. Edited by M. Lucotte, R. Schetagne, N. Thérien, C. Langlois and A. Tremblay. Springer, New York. pp. 41-52.
- Pickhardt, P.C., Stepanova, M., and Fisher, N.S. 2006. Contrasting uptake routes and tissue distributions of inorganic and methylmercury in mosquitofish (*Gambusia affinis*) and redear sunfish (*Lepomis microlophus*). Environ. Toxicol. Chem. 25(8): 2132-2142.
- Post, J.R. 1990. Metabolic allometry of larval and juvenile yellow perch (*Perca flavescens*): In situ estimates and bioenergetic models. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47(3): 554-560.
- Post, J.R., Vandenbos, R., and McQueen, D.J. 1996. Uptake rates of food-chain and waterborne mercury by fish: field measurements, a mechanistic model, and an assessment of uncertainties. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53(2): 395-407.
- Quinn, G.P., and Keough, M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models. *In* Fish physiology. Edited by W.S. Hoar, D.J. Randall and J.R. Brett. Academic Press, New York. pp. 677-743.
- Saint-Laurent, R., Legault, M., and Bernatchez, L. 2003. Divergent selection maintains adaptive differentiation despite high gene flow between sympatric rainbow smelt ecotypes (*Osmerus mordax* Mitchill). *Mol. Ecol.* 12(2): 315-330.
- Salujõe, J., Gottlob, H., Agasild, H., Haberman, J., Krause, T., and Zingel, P. 2008. Feeding of 0+ smelt *Osmerus eperlanus* in Lake Peipsi. *Estonian journal of ecology* 57(1): 58-69.
- Sayers, E., Moring, J.R., Johnson, P.R., and Roy, S.A. 1989. Importance of rainbow smelt in the winter diet of landlocked Atlantic salmon in four Maine lakes. *N. Am. J. Fish. Manage.* 9(3): 298-302.
- Scott, W.B., and Crossman, E.J. 1974. *Poissons d'eau douce du Canada*. Ministère de l'environnement, Services des pêches et des sciences de la mer., Ottawa.
- Sirois, P., and Dodson, J.J. 2000. Influence of turbidity, food density and parasites on the ingestion and growth of larval rainbow smelt *Osmerus mordax* in an estuarine turbidity maximum. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 193: 167-179.
- Spafford, M.D. 1999. Trout-perch *Percopsis omiscomaycus* (Walbaum) and lake chub *Couesius plumbeus* (Agassiz), as sentinel monitoring species in the Athabasca river, Alberta. Master's thesis, Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton.
- Stetter, S.L.P., Thomson, J.L.S., Rudstam, L.G., Parrish, D.L., and Sullivan, P.J. 2007. Importance and predictability of cannibalism in rainbow smelt. *Trans. Am. Fish. Soc.* 136(1): 227-237.
- Stetter, S.L.P., Witzel, L.D., Rudstam, L.G., Einhouse, D.W., and Mills, E.L. 2005. Energetic consequences of diet shifts in Lake Erie rainbow smelt (*Osmerus mordax*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62(1): 145-152.
- Swanson, H.K., Johnston, T.A., Schindler, D.W., Bodaly, R.A., and Whittle, D.M. 2006. Mercury bioaccumulation in forage fish communities invaded by rainbow smelt (*Osmerus mordax*). *Environ. Sci. Technol.* 40(5): 1439-1446.
- Theilacker, G.H. 1987. Feeding ecology and growth energetics of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* 85(2): 213-228.
- Thomann, R.V. 1981. Equilibrium model of fate of microcontaminants in diverse aquatic food chains. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38(3): 280-296.

- Tremblay, A., Lucotte, M., and Schetagne, R. 1998. Total mercury and methylmercury accumulation in zooplankton of hydroelectric reservoirs in norther Québec (Canada). *Sci. Total Environ.* 213(1-3): 307-315.
- Tremblay, G. 2004. Impact de la prédation sur le recrutement de l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) au Lac Saint-Jean. Mémoire de maîtrise en ressources renouvelables, Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi.
- Tronstad, L.M., Hall, R.O., Koel, T.M., and Gerow, K.G. 2010. Introduced lake trout produced a four-level trophic cascade in Yellowstone Lake. *Trans. Am. Fish. Soc.* 139(5): 1536-1550.
- Troschel, H.J., and Rosch, R. 1991. Daily ration of juvenile *Coregonus lavaretus* (L) fed on living zooplankton. *J. Fish Biol.* 38(1): 95-104.
- Trudel, M., and Boisclair, D. 1996. Estimation of fish activity costs using underwater video cameras. *J. Fish Biol.* 48(1): 40-53.
- Trudel, M., and Rasmussen, J.B. 1997. Modeling the elimination of mercury by fish. *Environ. Sci. Technol.* 31(6): 1716-1722.
- Trudel, M., and Rasmussen, J.B. 2006. Bioenergetics and mercury dynamics in fish: a modeling perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63(8): 1890-1902.
- Trudel, M., Tremblay, A., Schetagne, R., and Rasmussen, J.B. 2000. Estimating food consumption rates of fish using a mercury mass balance model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57(2): 414-428.
- Tsui, M.T.K., and Wang, W.-X. 2004. Uptake and elimination routes of inorganic mercury and methylmercury in *Daphnia magna*. *Environ. Sci. Technol.* 38(3): 808-816.
- Tucker, S., and Rasmussen, J.B. 1999. Using ¹³⁷Cs to measure and compare bioenergetic budgets of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in the field. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56(5): 875-887.
- Tuzen, M., Karaman, I., Citak, D., and Soylak, M. 2009. Mercury(II) and methyl mercury determinations in water and fish samples by using solid phase extraction and cold vapour atomic absorption spectrometry combination. *Food Chem. Toxicol.* 47(7): 1648-1652.
- Urban, T.P., and Brandt, S.B. 1993. Food and habitat partitioning between young-of-year alewives and rainbow smelt in southeastern Lake Ontario. *Environ. Biol. Fishes* 36(4): 359-372.

- Van Wallegghem, J.L.A., Blanchfield, P.J., and Hintelmann, H. 2007. Elimination of mercury by yellow perch in the wild. *Environ. Sci. Technol.* 41(16): 5895-5901.
- Vanni, M.J. 1987. Effects of food availability and fish predation on a zooplankton community. *Ecol. Monogr.* 57(1): 61-88.
- Vinni, M., Lappalainen, J., Malinen, T., and Peltonen, H. 2004. Seasonal bottlenecks in diet shifts and growth of smelt in a large eutrophic lake. *J. Fish Biol.* 64(2): 567-579.
- Wahl, D.H., and Stein, R.A. 1991. Food consumption and growth of three esocids: field tests of a bioenergetic model. *Trans. Am. Fish. Soc.* 120(2): 230-246.
- Wang, W.X., and Wong, R.S.K. 2003. Bioaccumulation kinetics and exposure pathways of inorganic mercury and methylmercury in a marine fish, the sweetlips *Plectorhinchus gibbosus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 261: 257-268.
- Warner, B.G. 1990. *Methods in quaternary ecology*. Geoscience Canada, St. John.
- Watras, C.J., and Bloom, N.S. 1992. Mercury and methylmercury in individual zooplankton: Implications for bioaccumulation. *Limnol. Oceanogr.* 37(6): 1313-1318.
- Watras, C.J., Back, R.C., Halvorsen, S., Hudson, R.J.M., Morrison, K.A., and Wente, S.P. 1998. Bioaccumulation of mercury in pelagic freshwater food webs. *Sci. Total Environ.* 219(2-3): 183-208.
- Westcott, K., and Kalff, J. 1996. Environmental factors affecting methyl mercury accumulation in zooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53(10): 2221-2228.
- Worischka, S., and Mehner, T. 1998. Comparison of field-based and indirect estimates of daily food consumption in larval perch and zander. *J. Fish Biol.* 53(5): 1050-1059.
- Wuenschel, M.J., and Werner, R.G. 2004. Consumption and gut evacuation rate of laboratory-reared spotted seatrout (*Sciaenidae*) larvae and juveniles. *J. Fish Biol.* 65 (3): 723-743.

ANNEXE

References used in Figure 6.

- Boudou, A., et Ribeyre, F. 1985. Experimental study of trophic contamination of *Salmo Gairdneri* by two mercury compounds - HgCl_2 and CH_3HgCl - Analysis at the organism and organ levels. *Water, Air, Soil Pollut.* 26(2): 137-148.
- Hall, B.D., Bodaly, R.A., Fudge, R.J.P., Rudd, J.W.M., and Rosenberg, D.M. 1997. Food as the dominant pathway of methylmercury uptake by fish. *Water, Air, Soil Pollut.* 100(1-2): 13-24.
- Jernelov, A. 1968. Laboratory experiments on the change of mercury compounds from one into another. *Vatten* 24: 360-362.
- Lawson, N.M., and Mason, R.P. 1998. Accumulation of mercury in estuarine food chains. *Biogeochemistry* 40(2-3): 235-247.
- Mathews, T., and Fisher, N.S. 2008. Evaluating the trophic transfer of cadmium, polonium, and methylmercury in an estuarine food chain. *Environ. Toxicol. Chem.* 27(5): 1093-1101.
- Phillips, G.R., and Gregory, W. 1979. Assimilation efficiency of dietary methylmercury by northern pike (*Esox lucius*). *J Fish. Res. Board. Can.* 36(12): 1516-1519.
- Pickhardt, P.C., Stepanova, M., and Fisher, N.S. 2006. Contrasting uptake routes and tissue distributions of inorganic and methylmercury in mosquitofish (*Gambusia affinis*) and redear sunfish (*Lepomis microlophus*). *Environ. Toxicol. Chem.* 25(8): 2132-2142.
- Suzuki, T., and Hatanaka, M. 1975. Experimental investigation on the biological concentration of mercury - II. On the origin of mercury found in the body of young yellowtail. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.* 41(2): 225-231.
- Wang, W.X., and Wong, R.S.K. 2003. Bioaccumulation kinetics and exposure pathways of inorganic mercury and methylmercury in a marine fish, the sweetlips *Plectorhinchus gibbosus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 261: 257-268.