



Université du Québec
à Rimouski

**EFFET DE LA TEMPÉRATURE SUR LES TAUX
MÉTABOLIQUES ET L'ACTIVITÉ DE NAGE SPONTANÉE
DE DEUX ESPÈCES DE KRILL DE L'ESTUAIRE DU SAINT-
LAURENT, *MEGANYCTIPHANES NORVEGICA* ET
*THYSANOESSA RASCHII***

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

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

PAR

© ANGÉLIQUE OLLIER

Aout 2017

Composition du jury :

Piero Calosi, président du jury, Université du Québec à Rimouski

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

Denis Chabot, codirecteur de recherche, Institut Maurice-Lamontagne

Céline Audet, codirectrice de recherche, Université du Québec à Rimouski

Christel Lefrançois, examinateur externe, Université de la Rochelle

Dépôt initial le 25 avril 2017

Dépôt final le 8 aout 2017

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Je dédie ce mémoire à ma
famille et mes amis qui ont toujours
cru en moi.

Chaque bonne réalisation,
grande ou petite, connaît ses périodes
de corvées et de triomphes; un début,
un combat et une victoire.

- Mahatma Gandhi

Tout est possible.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je souhaite remercier du fond du cœur mes directeurs Gesche Winkler, Denis Chabot et Céline Audet qui m'ont toujours accompagnée et soutenue au cours de mon projet. Vous vous êtes merveilleusement bien complétés et vous avez su être très pédagogues. Je vous remercie de m'avoir transmis votre savoir, j'ai énormément appris en travaillant à vos côtés. Je tiens vraiment à souligner votre disponibilité (en particulier Denis, pour toutes les heures passées dans ton bureau à coder !), mais également votre humanité et votre soutien. Merci de m'avoir permis de m'épanouir, je vous suis très reconnaissante d'avoir cru en moi pour mener à bien un tel projet (un très beau projet et pas des moindres !). Finalement, merci Gesche de m'avoir poussé à me dépasser !

Je tiens à remercier Piero Calosi et Christel Lefrançois qui ont pris de leur temps pour évaluer ce mémoire de maîtrise.

Un énorme merci à Luc Beaudin d'avoir bien voulu travailler à mes côtés (oui, c'était pas tous les jours faciles de me supporter !). Nous avons passé de très bons moments à parler conception de respiromètre ! Je te l'ai déjà dit, mais j'ai vraiment aimé faire mon apprentissage avec toi, merci de m'avoir pris sous ton aile. Merci mon ami.

Merci à Jean-Philip Lapierre d'avoir investi de son temps pour créer les logiciels de détection d'activité du krill. J'ai vraiment apprécié que tu me fasses partager ton savoir rempli de logique et de codes (peut être qu'un jour le mystère des températures dans la salle des bassins sera résolu !!).

Merci à toute l'équipe KRILL, pour ces réunions annuelles vivifiantes ! Et plus particulièrement à Marie « Baleine » et Jory pour leur soutien et leurs conseils (j'ai hâte de

voir vos belles soutenances de thèse !), ainsi que Stéphane Plourde et Joana pour leurs conseils, sans oublier Pierre Joly et Jean-François St-Pierre pour les très belles sorties en mer ! Merci aussi à toutes les personnes du lab. de Zoo pour votre entrain (les sugarfix vont me manquer...) !

Je tiens à remercier mes parents pour m'avoir encouragée durant mes études. Ils m'ont poussée à faire ce qu'il me plait dans la vie. Un très grand merci à mes frères et sœurs, qui sont mes piliers et qui m'ont toujours soutenue. Merci à mes amis, qui sont ma famille adoptive (même si certains sont à plusieurs millions de kilomètres !) : Melany, Marie Fftfft, Gwen, Lau, Maude, Jam, Marine (ma bobine), Lotus, Houssem, Aurore, Philou, Julie Namour, Laoul, Sophia, Mel (ma papuche) et Paula (ma binôme), sans oublier la maison des Sauterelles qui m'a recueillie ! Finalement, un merci tout particulier à Grégoire pour sa présence à mes côtés.

Un grand merci à toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin au projet. Chaque personne a été essentielle à la réussite de ce projet de maîtrise (qui sort des sentiers battus !!!) : Réal Gagnon, Roger Pigeon, Jacques Saint-Pierre (de chez Multi-Electronique), Georges Kopp (souffleur de verre), Tanya Hansen, Jérôme Gagnon, François Tremblay, Claude Nozères, Rémi Desmarais, Félix St-Pierre, Sylvain Chartrand, Michel Rousseau, Anaïs Fabre, Danaë Lemieux-Uresandi, Anne-Marie Trudel, Laure Devine, Marylin Thorne et Régis (machiniste d'AMH).

Merci à l'équipe de choc du secrétariat de l'ISMER : Martine Belzile, Nancy Lavergne, Brigitte Dubé et Marielle Lepage. Nous (étudiants) aurions bien plus de problèmes administratifs si vous n'étiez pas là !

Je remercie mon petit krill qui a donné son corps à la science (c'était pour la bonne cause) ! J'espère que nous en apprendrons d'avantage sur vous dans quelques années ! J'ai eu vraiment beaucoup de plaisir à vous poursuivre dans mes bassins... Vous êtes cute !

RÉSUMÉ

Deux espèces de krill prédominantes, *Meganyctiphanes norvegica* et *Thysanoessa raschii*, coexistent dans les eaux subarctiques de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL). Ces deux espèces possèdent un habitat thermique différent qui se reflète dans leur distribution verticale de jour. Elles effectuent des migrations verticales nyctémérales (~ 100-150 m) à travers plusieurs régimes de température. La température est l'un des facteurs les plus importants contrôlant le métabolisme des espèces ectothermes, tel que le krill. Par conséquent, les dépenses énergétiques pourraient être différentes selon la température et l'activité natatoire des deux espèces. De ce fait, notre objectif était de définir l'impact de la température sur leurs processus physiologiques, notamment les taux métaboliques et l'activité natatoire. Pour atteindre cet objectif, nous avons conçu un respiromètre annulaire adapté à chaque espèce de krill. Ces respiromètres ont été utilisés pour quantifier simultanément la consommation d'oxygène ($\dot{M}O_2$, par g de masse humide) et l'activité de nage spontanée individuelle pendant une période de 24 h à six températures, par respirométrie en circulation intermittente. Les résultats ont montré que le taux métabolique standard et le taux métabolique maximal des deux espèces augmentaient de 0 à 15 °C, suggérant une grande plasticité physiologique. L'activité spontanée de *M. norvegica* était quasiment nulle à 0 °C, cette température semble donc être en deçà de sa température critique inférieure. Cette espèce devrait donc éviter la couche intermédiaire froide (< 1 °C) de l'EMSL. En revanche, *T. raschii* a montré une activité de nage spontanée similaire à toutes les températures. De façon générale, les demandes énergétiques associées à l'activité spontanée des deux espèces de krill ont été faibles, confirmant les moindres coûts associés à la nage quasi-permanente (à l'exception de *M. norvegica* à 0 °C). Aucune des deux espèces n'a montré de baisse de performances métaboliques ou d'activité spontanée à 15 °C (température rarement rencontrée dans l'EMSL). La température critique supérieure de *M. norvegica* et *T. raschii* provenant de l'EMSL pourrait donc dépasser 15 °C. Ces données physiologiques permettront de paramétrer des modèles biophysiques de dynamique de populations de chaque espèce de krill dans le Saint-Laurent.

Mots clés : krill, température, dépenses énergétiques, consommation d'oxygène, activité de nage spontanée, respiromètre annulaire, plasticité physiologique

ABSTRACT

Two predominant krill species, *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa raschii*, coexist in the subarctic waters of lower St. Lawrence Estuary (SLE). Both species differ in their daytime thermal habitat distribution, but they perform diel vertical migrations representing often a large displacement (~ 100-150 m) through several temperature regimes. Temperature is a fundamental factor controlling the metabolism of ectothermic species such as krill. Hence, both species could have differential energy requirements according to temperature and swimming activity. Thus, our objective was to define the impact of temperature on their physiological processes, in particular their metabolic and swimming rates. To achieve this objective we designed an annular respirometer adapted for each krill species. These annular respirometers were used to quantify simultaneously oxygen consumption ($\dot{M}O_2$, per g wet mass) and the spontaneous swimming activity of individual krill over a period of 24 h at six temperatures, by intermittent-flow respirometry. Results showed that standard and maximal metabolic rates of both species increased significantly from 0 to 15 °C, suggesting high physiological plasticity. The spontaneous swimming activity of *M. norvegica* was quasi-zero at 0 °C, suggesting that this temperature would be below its lower critical temperature. This species should avoid the cold intermediate layer (< 1 °C) in the lower SLE. In contrast *T. raschii* showed similar spontaneous swimming activity at all temperatures. In general, the net cost of locomotion of both species was low suggesting that both species are well adapted to continuous swimming throughout the temperature range we tested, except for *M. norvegica* at 0 °C. At the upper end of our temperature range (15 °C, which is rarely encountered in the lower SLE), both species still showed high metabolic and swimming performance. The upper critical temperature of *M. norvegica* and *T. raschii* from the lower SLE appears to be above 15 °C. These physiological data will allow setting biophysical models of dynamics of populations for each krill species in the St. Lawrence.

Keywords: krill, temperature, energy expenditure, oxygen consumption, spontaneous swimming activity, annular respirometer, physiological plasticity

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
RÉSUMÉ	xi
ABSTRACT	xiii
TABLE DES MATIÈRES	xv
LISTE DES TABLEAUX	xix
LISTE DES FIGURES	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
LE KRILL	1
GÉNÉRALITÉS ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUES DE <i>M. NORVEGICA</i> ET <i>T. RASCHII</i>	2
COEXISTENCE ET NICHE ÉCOLOGIQUE	4
HABITAT THERMIQUE DANS L'EGSL ET PLASTICITÉ PHYSIOLOGIQUE	5
ACTIVITÉ NATATOIRE	7
DÉPENSE ÉNERGÉTIQUE ET TEMPÉRATURE	8
RESPIROMÉTRIE	11
OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES	12
PROJET KRILL	13
ORGANISATION DU MÉMOIRE	13
CHAPITRE 1 DEVELOPPEMENT DE RESPIROMÈTRES ANNULAIRES, ET DESCRIPTION DU SYSTÈME DE RESPIROMÉTRIE ET DE DÉTECTION DE MOUVEMENT DU KRILL	15

1.1	MISE EN CONTEXTE	15
1.2	MATÉRIAU UTILISÉ.....	17
1.3	VOLUME ADAPTÉ	18
1.4	SYSTÈME DE RESPIROMÉTRIE	19
1.5	MESURE D'ACTIVITÉ	21
CHAPITRE 2 TAUX MÉTABOLIQUES ET ACTIVITÉ DE NAGE SPONTANNÉE		
DE DEUX ESPÈCES DE KRILL FACE À DIFFÉRENTS RÉGIMES DE		
TEMPÉRATURE		
2.1	RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU DEUXIÈME ARTICLE	25
METABOLIC RATES AND SPONTANEOUS SWIMMING ACTIVITY OF TWO KRILL SPECIES		
	FACING DIFFERENT TEMPERATURE REGIMES	29
2.2	INTRODUCTION.....	29
2.3	MATERIALS AND METHODS	32
2.3.1	Krill sampling and rearing conditions	32
2.3.2	Measurement of oxygen consumption.....	33
2.3.3	Measurement of spontaneous swimming activity.....	35
2.3.4	Respirometry experiments	36
2.3.5	Calculations and statistical analyses	38
	<i>Standard metabolic rate, maximal metabolic rate and aerobic scope</i>	39
	<i>Spontaneous swimming activity and net cost of locomotion</i>	40
	<i>Statistical analyses</i>	41
2.4	RESULTS.....	42
2.4.1	The effect of temperature on metabolic rates of <i>M. norvegica</i> and <i>T. raschii</i>	42
	<i>Standard metabolic rate (SMR)</i>	43
	<i>Maximal metabolic rate (MMR)</i>	43
	<i>Aerobic scope (AS)</i>	44

2.4.2	The effect of temperature on the spontaneous swimming activity of <i>M. norvegica</i> and <i>T. raschii</i>	45
	<i>Maximal and mean speeds</i>	46
	<i>Net cost of locomotion</i>	47
2.5	DISCUSSION.....	48
2.5.1	The effect of a temperature increase on metabolic rates of <i>M. norvegica</i> and <i>T. raschii</i>	49
2.5.2	The effect of a temperature increase on spontaneous swimming activity of <i>M. norvegica</i> and <i>T. raschii</i>	54
2.5.3	Ecological consequence of temperature in <i>M. norvegica</i> and <i>T. raschii</i>	56
2.5.4	Acknowledgments	58
	CONCLUSION GÉNÉRALE	59
	LIMITES DE L'ÉTUDE	60
	SUGGESTIONS D'AMÉLIORATIONS DES RESPIROMÈTRES	61
	PERSPECTIVES	62
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	65
	ANNEXES.....	83

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Caractéristiques des respiromètres pour <i>M. norvegica</i> et <i>T. raschii</i>	18
Table 2: Sample size (n), total length (L_t), wet mass (W_w), dry mass (W_d) of two species of krill at six different temperatures.....	36
Table 3: Swimming speed comparisons of three euphausiids, <i>M. norvegica</i> , <i>T. raschii</i> and <i>E. superba</i> from Acoustic Doppler Current Profilers (ADCP) measurements obtained <i>in situ</i> or from experiments in laboratory	54

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Dessins de krill adulte (a) <i>Meganyctiphanes norvegica</i> et (b) <i>Thysanoessa raschii</i> obtenus à partir de Marine Species Identification Portal.....	2
Figure 2 : Photos et distribution géographique de <i>M. norvegica</i> (en jaune) et <i>T. raschii</i> (en vert) dans l'Atlantique Nord	3
Figure 3 : Différentes relations possibles de niches écologiques entre deux espèces (adapté de Pianka, 2011)	4
Figure 4 : Profil de température incluant la couche intermédiaire froide (CIF), à différentes saisons, dans l'EGSL.....	6
Figure 5 : Comportement de nage du krill : (a) photographie de pléopodes de <i>M. norvegica</i> reliés aux segments abdominaux ; (b) schéma du mouvement de nage du krill en utilisant la queue (adapté de Kils, 1981).....	7
Figure 6 : Modèle simplifié de la consommation d'oxygène en fonction de la température (adapté de Fry et Hart, 1948 et Pörtner et Farrell, 2008)	10
Figure 7 : Photographie d'un <i>M. norvegica</i> à l'intérieur d'un respiromètre annulaire en verre	17
Figure 8 : Exemple de baisse d'oxygène en fonction du temps due à <i>M. norvegica</i> , dans un respiromètre annulaire.....	20
Figure 9 : Schéma du montage expérimental pour mesurer la consommation d'oxygène et l'activité du krill.....	23
Figure 10: Map of krill samplings in the lower St. Lawrence Estuary during summer 2015	33

Figure 11: Experimental set-up to measure oxygen consumption and spontaneous swimming activity of krill inside.....	35
Figure 12: Relationship between net cost of locomotion (expressed on a wet mass basis) and swimming speed (from spontaneous swimming activity) of one individual <i>T. raschii</i> , over a time period of 48 h at 12 °C ($n = 109$, each point is the net cost of locomotion estimated from one respirometry cycle).....	41
Figure 13: Mean SMR expressed as oxygen consumption ($\dot{M}O_2$, $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g wet}^{-1}$) in relation to (a) temperature and (b) species	43
Figure 14: Mean MMR expressed as oxygen consumption ($\dot{M}O_2$, $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g wet}^{-1}$) in relation to (a) temperature and (b) species	44
Figure 15: Mean AS expressed as oxygen consumption ($\dot{M}O_2$, $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g wet}^{-1}$) in relation to (a) temperature and (b) species	45
Figure 16: Mean maximum speed in relation to the temperature of the two krill species: (a) <i>M. norvegica</i> and (b) <i>T. raschii</i>	47
Figure 17: Mean net cost of locomotion (expressed on a wet mass basis) in relation to (a) temperature (grey dots, data of both species of krill combined); (b) both krill species <i>M. norvegica</i> and <i>T. raschii</i> (black dots, data of all temperatures combined).....	48
Figure 18: Comparison to literature. Oxygen uptake ($\dot{M}O_2$, $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g dry weight}^{-1}$) in relation to water temperature for (a) <i>M. norvegica</i> and (b) <i>T. raschii</i>	51
Figure 19: Comparison to literature. Factorial aerobic scope (SMR/MMR = FAS) in relation to the temperature for both species.....	53
Figure 20 : Allométrie, relation linéaire entre TMS individuel et la masse humide des deux espèces de krill: (a) <i>M. norvegica</i> and (b) <i>T. raschii</i>	97
Figure 21 : Relation entre consommation d'oxygène ($\dot{M}O_2$, exprimé en masse humide) et l'activité de nage spontanée de trois individus <i>M. norvegica</i> , durant 48 h à 6 °C.....	98

Figure 22 : Relation entre les pentes et la moyenne de l'activité natatoire spontanée maximale individuelle de *M. norvegica* ($n = 71$) 99

INTRODUCTION GÉNÉRALE

LE KRILL

Le krill (euphausiacé) est un petit crustacé holoplanctonique faisant partie du macro-zooplancton. Il existe actuellement 86 espèces de krill répertoriées dans le monde entier incluant l'espèce la plus connue, *Euphausia superba* (Dana, 1850 ; krill Antarctique ; [Tarling, 2010](#)). Le krill est un organisme clef : ce groupe d'espèces fourragères pour de nombreux prédateurs marins (ex. poissons, oiseaux marins et mammifères marins) favorise le transfert d'énergie des producteurs primaires vers les niveaux trophiques supérieurs ([Mauchline, 1980](#); [Hanson et Chouinard, 2002](#); [DFO, 2012](#); [Savenkoff et al., 2013](#)). Plus particulièrement, il est la source exclusive de nourriture des baleines bleues et constitue donc une ressource énergétique indispensable pour cette espèce, dont la population résidant dans l'Atlantique est en voie de disparition ([Sears et Calambokidis, 2002](#); [Gavrilchuk et al., 2014](#); [Pêches et Océans Canada, 2016](#)). De plus, il suscite également un intérêt économique grandissant pour la pêche ([Head, 1997](#); [Nicol et al., 2012](#)), l'aquaculture et la nutraceutique ([Nicol et Endo, 1999](#)). Beaucoup d'études se sont concentrées sur *E. superba*, qui occupe une place centrale dans l'Océan Austral ([Mauchline, 1980](#); [Meyer et al., 2010](#); [Tarling, 2010](#)). Toutefois, un récent intérêt est observé pour les espèces qui dominent dans l'hémisphère nord, en particulier *Meganyctiphanes norvegica* (Sars, 1857) et *Thysanoessa raschii* (Sars, 1864 ; Figure 1 ; [Mauchline, 1980](#); [Tarling, 2010](#)).

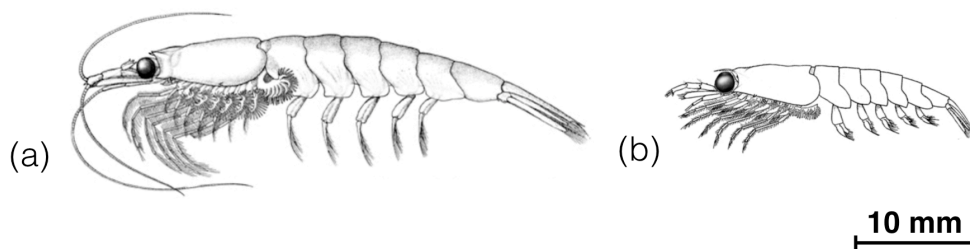


Figure 1 : Dessins de krill adulte (a) *Meganyctiphanes norvegica* et (b) *Thysanoessa raschii* obtenus à partir de Marine Species Identification Portal (<http://species-identification.org/index.php>, consulté en janvier 2017).

GÉNÉRALITÉS ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUES DE *M. NORVEGICA* ET *T. RASCHII*

Les euphausiacés ont un cycle de vie entièrement pélagique au cours duquel ils effectuent des mues successives. De plus, ils forment des essaims, réalisent des migrations verticales et ne peuvent pas réguler leur température corporelle (organismes ectothermes). Un adulte *M. norvegica* mesure ~ 40 mm (maturité sexuelle à 22 mm), se reproduit chaque année en été et peut vivre jusqu'à 3 ans (Berkes, 1976; Tarling, 2010). Un adulte *T. raschii* mesure, quant à lui, ~ 24 mm (maturité sexuelle à 14 mm), se reproduit à chaque printemps et début d'été et peut vivre jusqu'à 2 ans (Berkes, 1976). Les distributions géographiques de ces deux espèces sont fortement corrélées à la circulation océanique, à la température et à la disponibilité en nourriture du milieu (Descroix *et al.*, 2005; Tarling, 2010; Maps *et al.*, 2014, 2015).

M. norvegica et *T. raschii* possèdent tous deux une large aire de répartition géographique et dominent la zone boréale de l'Atlantique nord (Mauchline, 1980; Tarling, 2010). *M. norvegica* vit à des profondeurs comprises entre 100 et 1500 m dans l'Atlantique nord. Sa distribution s'étend de l'Atlantique subarctique au nord de l'Afrique, en passant par la mer Méditerranée. Elle est donc considérée comme une espèce tempérée-

boréale. À l'inverse, *T. raschii* est considérée comme une espèce boréale-arctique et se retrouve dans les eaux néritiques (jusqu'à 200 m de profondeur) de l'Arctique jusqu'aux Îles Britanniques du nord. Elle atteint sa limite sud dans le Golfe du Maine et est également présente dans le Pacifique nord (Mauchline, 1980; Everson, 2000; Tarling, 2010; Huenerlage, 2015 et références incluses). Par conséquent, les distributions géographiques de ces deux espèces se chevauchent à plusieurs endroits en Atlantique nord (Figure 2).

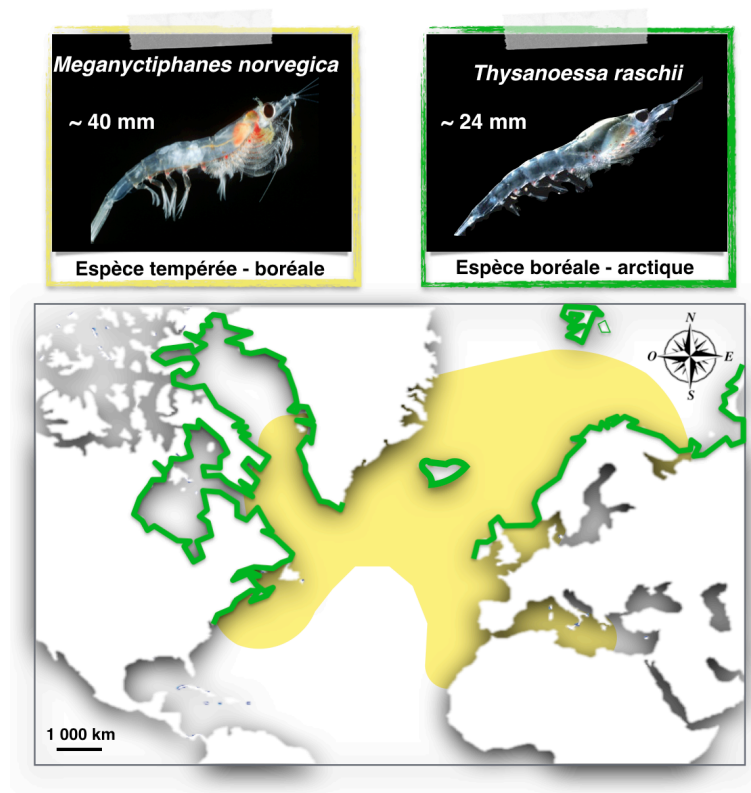


Figure 2 : Photos et distribution géographique de *M. norvegica* (en jaune) et *T. raschii* (en vert) dans l'Atlantique Nord (photos: <http://www.marinespecies.org/arms/aphia.php>; consulté en avril 2017 ; distribution : Mauchline, 1980; Everson, 2000; Tarling, 2010; Huenerlage, 2015 et références incluses).

COEXISTENCE ET NICHE ÉCOLOGIQUE

Ces deux espèces, écologiquement semblables, vivent en sympatrie et coexistent de façon stable à de nombreux endroits dans l'Atlantique Nord (ex. l'Estuaire et le Golfe du Saint-Laurent (EGSL) ; [Agersted et Nielsen, 2016 et références incluses](#)). Le terme « coexistence stable » est employé lorsqu'au moins deux espèces persistent indéfiniment dans le temps à un endroit donné. Ce principe est basé sur une différenciation de niche écologique entre les espèces, limitant la compétition interspécifique (Figure 3 ; [Harper et al., 1961](#); [Hutchinson, 1961](#); [Chesson, 2000](#)). Le terme de « niche écologique » permet donc d'expliquer la coexistence d'espèces ([Gravel et al., 2011](#)) et fait référence à deux grands concepts : (1) le rôle d'une espèce dans son écosystème (niveau trophique ; [Elton, 1927](#)) ; (2) les conditions environnementales (« hyper volume ») dans lesquelles une espèce peut se maintenir ([Hutchinson, 1957](#)). Toutefois, ces deux conceptions de la niche écologique vont de pair et doivent être considérées ensemble ([Leibold, 1995](#)). Les performances d'une espèce (ex. croissance et reproduction ; Figure 3) sont donc sous l'effet des facteurs biotiques (ex. prédation et disponibilité en nourriture) et abiotiques (ex. température et salinité ; [Dunson et Travis, 1991](#)). La température constitue par ailleurs l'un des facteurs les plus importants pour les organismes ectothermes tel que le krill.

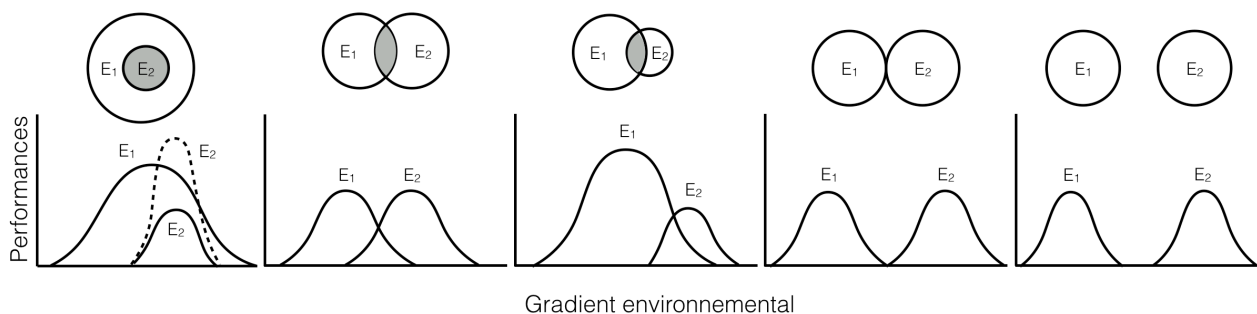


Figure 3 : Différentes relations possibles de niches écologiques entre deux espèces (adapté de [Pianka, 2011](#)). Le deuxième schéma en partant de la gauche pourrait représenter les niches écologiques de *M. norvegica* et *T. raschii* dans l'EGSL.

HABITAT THERMIQUE DANS L'EGSL ET PLASTICITÉ PHYSIOLOGIQUE

Les deux espèces sympatriques, *M. norvegica* et *T. raschii*, se retrouvent en grande concentration dans l'EGSL, et plus particulièrement dans l'Estuaire Maritime du Saint-Laurent (EMSL ; [Simard et Lavoie, 1999](#); [McQuinn et al., 2015](#)). Cette région subarctique se compose de trois couches d'eau, incluant une couche intermédiaire froide (CIF ; Figure 4). De plus, ce système estuarien (mer semi-fermée) se caractérise par une importante variabilité spatiale et temporelle des températures (< 0 °C jusqu'à 15 °C selon la saison ; [Gilbert et Pettigrew, 1997](#); [Galbraith, 2006](#); [Galbraith et al., 2013](#)). Cet environnement fournit donc différents habitats thermiques, préférentiellement choisis selon les espèces. Les distributions verticales de jour observées *in situ* pour *M. norvegica* et *T. raschii* sont différentes et reflètent probablement des habitats thermiques distincts ([Plourde et al., 2014](#)). Comme la plupart des espèces zooplanctoniques, le krill réalise quotidiennement des migrations verticales nyctémérales au travers de plusieurs régimes de températures ([Mauchline, 1980](#); [Simard et al., 1986](#); [Greene et al., 1992](#); [Buchholz et al., 1995](#); [Onsrud et Kaartvedt, 1998](#)). En journée, *M. norvegica* se trouve dans la couche de fond à des températures supérieure à 1.3 °C, tandis que *T. raschii* est principalement retrouvé dans la CIF (Figure 4 ; [McQuinn et al., 2013](#); [Plourde et al., 2014](#); [McQuinn et al., 2015](#)). La nuit, ces espèces migrent dans la couche de surface pour se nourrir et partagent donc le même habitat thermique ([Sourisseau et al., 2008](#)).

Ces organismes ont donc la capacité physiologique d'ajuster leur métabolisme selon l'environnement dans lequel ils se trouvent. La réponse « plastique » à la température est essentielle pour les organismes ectothermes car leur métabolisme (dépenses énergétiques) dépend directement de la température environnementale. Ceci permet au krill d'être en profondeur le jour et en surface la nuit pour s'alimenter¹ (c.-à-d. choix d'un habitat

¹ Leur comportement pourrait changer lors de la période de reproduction ou de mues ([Tarling et al., 1999](#))

thermique préférentiel, réduction du risque de prédation, limitation de l'advection par les masses d'eau et évitement de la lumière; [Kaartvedt, 2010](#)). Le comportement de nage quasi-permanent est donc essentiel pour ces espèces afin qu'elles puissent se déplacer activement et se maintenir dans la colonne d'eau (Figure 4 ; [Kils, 1981](#); [Price, 1989](#); [Van Ngan *et al.*, 1997](#); [Kaartvedt *et al.*, 2002](#); [Patria et Wiese, 2004](#); [Abrahamsen *et al.*, 2010](#)).

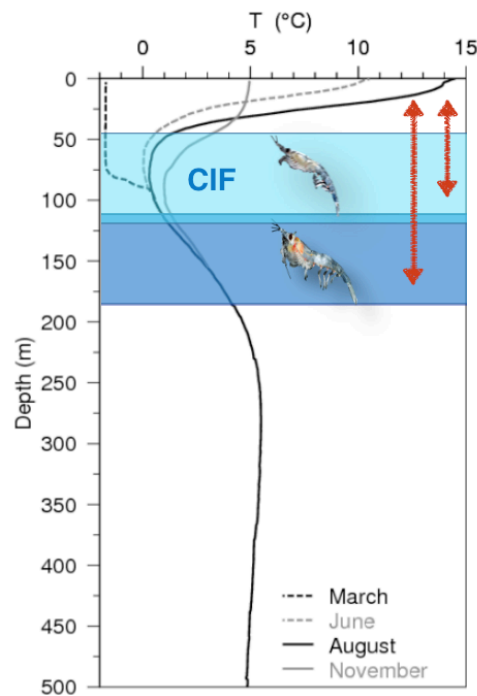


Figure 4 : Profil de température incluant la couche intermédiaire froide (CIF), à différentes saisons, dans l'EGSL. Les habitats thermiques de *M. norvegica* et *T. raschii* sont respectivement représentés par les couleurs bleu foncé et bleu clair. Les flèches rouges représentent les migrations verticales nyctémérales (adapté de [Galbraith *et al.*, 2012](#) et [Plourde *et al.*, 2014](#)).

ACTIVITÉ NATATOIRE

L'activité natatoire du krill dépend du mouvement quasi-permanent de leurs pléopodes. Ces derniers, particulièrement développés chez le krill, correspondent à des « pattes natatoires » reliées aux segments abdominaux (5 paires de pattes ; Figure 5a). Leurs mouvements synchronisés permettent au krill de se déplacer efficacement : le courant ainsi généré diminuerait les dépenses énergétiques lors de grands déplacements, surtout lors des formations d'essaims de krill (Kils, 1981; Patria et Wiese, 2004). Néanmoins, le krill peut également se déplacer en utilisant sa queue, bien que cette action coûteuse en énergie ne puisse être maintenue durant une longue période et sert plutôt quand des mouvements très rapides sont requis (ex. pour échapper à un prédateur ; Kils, 1981 ; Figure 5b).

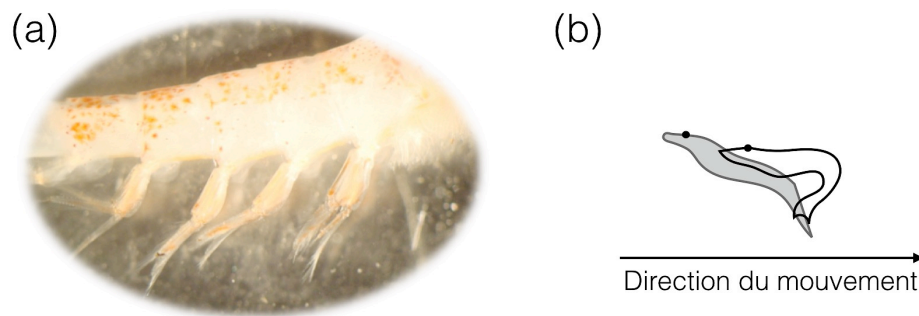


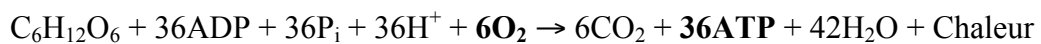
Figure 5 : Comportement de nage du krill : (a) photographie de pléopodes de *M. norvegica* reliés aux segments abdominaux ; (b) schéma du mouvement de nage du krill en utilisant la queue (adapté de Kils, 1981).

DÉPENSE ÉNERGÉTIQUE ET TEMPÉRATURE

Les dépenses énergétiques peuvent varier selon la température et le niveau d'activité de nage d'un organisme (Fry, 1947; Fry, 1971). Comme mentionné précédemment, la température est un facteur important contrôlant le métabolisme des espèces ectothermes. Chaque organisme possède une fenêtre de tolérance thermique spécifique, appelée niche thermique (Hutchinson, 1978; Tracy et Keith, 1986; Pörtner, 2001). Celle-ci peut être plus ou moins large en fonction de la plasticité physiologique des organismes (Bozinovic *et al.*, 2011). Les performances d'une espèce (ex. croissance et reproduction) sont donc différentes selon la température car de basses températures limitent généralement les processus métaboliques tandis que les températures plus élevées les accélèrent : les demandes énergétiques sont augmentées (Fry, 1971; Prosser, 1973; Somero, 1978). Néanmoins, une température trop élevée pourrait affecter de nombreux organismes, en particulier les organismes ectothermes. Ces derniers seraient donc plus vulnérables aux changements climatiques, surtout ceux vivants aux moyennes et aux hautes latitudes (l'augmentation de température y est plus rapide ; Deutsch *et al.*, 2008; Dillon *et al.*, 2010). Un réchauffement du climat mondial pourrait diminuer leurs performances de croissance, leur succès reproducteur, leur recrutement mais également augmenter les pourcentages de mortalité et modifier leur distribution géographique (Pörtner, 2002; Pörtner et Farrell, 2008). Par conséquent, il est important de connaître les dépenses énergétiques et la niche thermique de ces organismes, et plus particulièrement de *M. norvegica* et *T. raschii*, pour mieux comprendre leur maintien dans l'écosystème et mieux appréhender les conséquences d'un changement environnemental.

La niche thermique des organismes ectothermes aquatiques a déjà pu être déterminée à partir des taux métaboliques (Figure 6; ex : Fry, 1971; Pörtner et Knust, 2007; Pörtner et Farrell, 2008; Spicer and Gaston, 2009). Il est bien connu que les réactions cataboliques transforment l'énergie des aliments en adénosine triphosphate (ATP, énergie) et génèrent de

la chaleur. L'ATP constitue donc la source d'énergie nécessaire au bon fonctionnement du métabolisme. La calorimétrie directe mesure la chaleur produite issue de l'ensemble de ces réactions. C'est actuellement la meilleure méthode permettant d'évaluer l'activité métabolique totale des organismes (Nelson et Chabot, 2017). Malheureusement, la capacité calorifique élevée de l'eau combinée à l'activité métabolique relativement faible des organismes ectothermes limite l'utilisation de la calorimétrie directe en milieu aquatique. Par conséquent, la méthode la plus adéquate pour estimer les dépenses énergétiques chez un organisme est d'utiliser la consommation d'oxygène ($\dot{M}O_2$), aussi appelée calorimétrie indirecte. Cette méthode consiste à utiliser $\dot{M}O_2$ comme indicateur de dépense énergétique lors de la production d'ATP par le processus de respiration (Nelson et Chabot, 2017) :



Les différents taux métaboliques d'un organisme peuvent être ensuite estimés à partir de $\dot{M}O_2$: (1) le taux métabolique standard (TMS) qui correspond au coût d'entretien d'un organisme à jeun et au repos (équivalent au métabolisme basal chez l'Homme; Fry et Hart 1948; Frappell et Butler 2004; Chabot *et al.*, 2016b); (2) le taux métabolique maximal (TMM) qui correspond au niveau maximal possible de dépenses énergétiques (Brett, 1964; Fry, 1971). Il est également possible d'estimer la marge de manœuvre de l'organisme à partir de la différence entre le TMM et le TMS (Fry, 1971; Pörtner, 2001). Cette différence est appelée le registre aérobie (RA) et elle est maximale à la température optimale (T_{op} ; Fry et Hart, 1948; Pörtner et Farrell, 2008). Cette dernière est encadrée par des températures pejus (T_{pI} , T_{pII}) qui correspondent aux limites de la zone optimale de l'organisme et qui sont caractérisées par une baisse prononcée du RA (Pörtner et Knust, 2007; Pörtner et Farrell, 2008). Au-delà de ces limites, le RA devient minimal aux températures critiques

(T_{cl} , T_{cII}). L'organisme est alors obligé de passer en métabolisme anaérobie² pour sa survie (Figure 6; Fry, 1971; Pörtner, 2001).

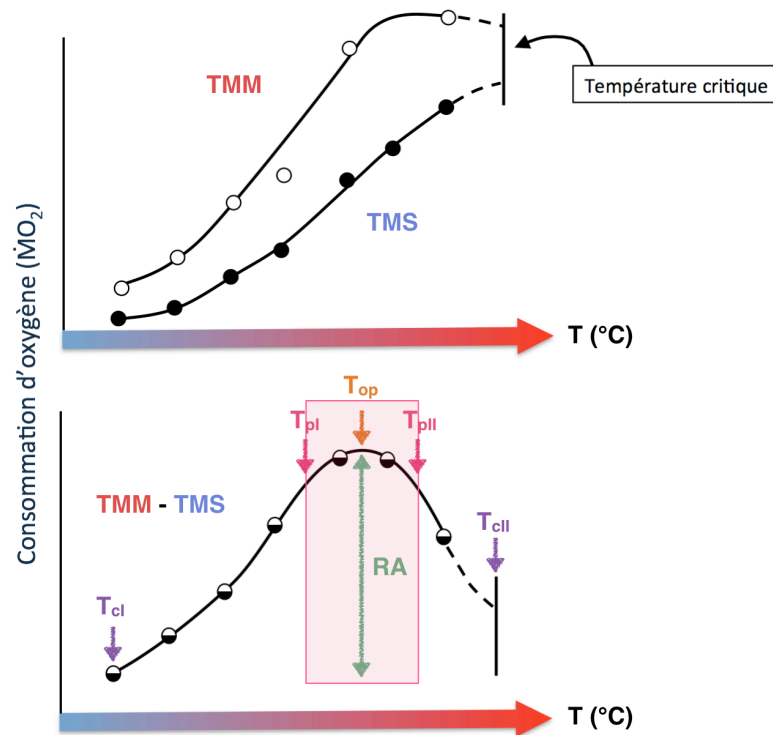


Figure 6 : Modèle simplifié de la consommation d'oxygène en fonction de la température (adapté de Fry et Hart, 1948 et Pörtner et Farrell, 2008). Le registre aérobie (RA) est à son maximum à la température optimale (T_{op} , flèche orange). Il reste élevé dans les seuils inférieurs et supérieurs des températures pejus (T_{pi} , T_{pii} , flèches rouges) qui signalent l'apparition d'une diminution rapide du RA (limite de la zone optimale, rectangle rouge). Les températures critiques (T_{cl} , T_{cII} , les flèches mauves) signalent le passage au métabolisme anaérobie.

² L'anaérobie est moins avantageuse que la respiration aérobie : moins d'ATP produit et plus de déchets métaboliques dont l'accumulation peut devenir toxique.

RESPIROMÉTRIE

Des études ont déjà été réalisées sur $\dot{M}O_2$ en fonction de l'activité d'un organisme à différentes températures, en particulier chez les poissons (ex. [Fry et Hart, 1948](#); [Graham, 1949](#); [Duthie, 1982](#); [Clark *et al.*, 2011](#)). [Fry et Hart \(1948\)](#) ont joué un rôle de pionniers dans l'évaluation de la demande en énergie liée à la nage chez un poisson. Cependant, très peu d'études ont quantifié la vitesse de nage en même temps que la $\dot{M}O_2$ chez des euphausiacés, à l'exception de [Torres *et al.* \(1982\)](#), [Torres et Childress \(1983\)](#) et [Swadling *et al.* \(2005\)](#). Il n'existe donc pas de modèles de respiromètres permettant de mesurer $\dot{M}O_2$ en fonction de l'activité spontanée du krill, et plus particulièrement des respiromètres adaptés à *M. norvegica* et *T. raschii*.

Il existe cependant différents types de respirométrie permettant de mesurer $\dot{M}O_2$: (1) la respirométrie en système fermé, qui consiste à placer un animal dans un respiromètre (chambre fermée) et à mesurer le déclin de $\dot{M}O_2$ au cours du temps. Ceci permet d'obtenir une valeur de $\dot{M}O_2$ par organisme, mais favorise l'accumulation de CO_2 et d'autres métabolites produits par l'organisme, à moins de limiter la période de mesure à un court intervalle. Toutefois, l'animal devrait être placé dans le respiromètre un certain moment avant de commencer l'expérience, afin qu'il s'habitue à son nouvel environnement (limiter l'effet du stress); (2) la respirométrie en système ouvert (débit d'eau continu), qui consiste à placer un organisme dans un respiromètre recevant un débit d'eau continu où $\dot{M}O_2$ est calculée via la différence de concentration en oxygène de l'eau entrant et sortant du respiromètre. Plusieurs mesures de $\dot{M}O_2$ peuvent être réalisées sur un même animal sans pour autant favoriser l'accumulation de métabolites. Toutefois, l'ajustement précis du débit est relativement compliqué et se prête mal à l'étude d'animaux dont le taux métabolique n'est pas stable dans le temps ([Steffensen, 1989](#)); (3) la respirométrie en circulation intermittente que nous avons choisi d'utiliser pour ce projet, combinant les avantages des

deux types de respirométrie présentés ci-dessus. Le respiromètre est « fermé » pendant un laps de temps prédéfini pendant lequel $\dot{M}O_2$ est mesuré, puis il est « ouvert » pour permettre un renouvellement périodique de l'eau à l'intérieur du respiromètre. Ce type de respirométrie est donc plus avantageux puisqu'il permet d'obtenir plusieurs cycles de consommation d'oxygène pour un même animal, sans qu'il y ait une hypoxie progressive ou une augmentation de métabolites (Steffensen, 1989; Svendsen *et al.*, 2016b).

OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

L'objectif principal est d'évaluer la niche thermique de *M. norvegica* et *T. raschii* et leur tolérance face au réchauffement climatique, en comparant le RA à différentes températures. Pour atteindre cet objectif, la première étape est **1)** d'élaborer un respiromètre annulaire de type circulation intermittente adapté à chacune des espèces. Dans un second temps, une approche physiologique (via l'objectif 1) permettra d'atteindre deux objectifs spécifiques : **2)** mesurer simultanément la consommation d'oxygène et quantifier l'activité de nage spontanée de chaque espèce de krill, à six températures différentes afin d'estimer le TMS, le TMM et le RA; **3)** estimer les coûts de la locomotion chez ces deux espèces de krill.

Dans le cadre de l'objectif 2, deux hypothèses sont formulées: l'hypothèse **(H1)** est que la température optimale pour le RA serait plus élevée pour *M. norvegica* que pour *T. raschii*; l'hypothèse **(H2)** est que l'écart entre T_{pI} et T_{pII} serait plus large pour *M. norvegica*, cette espèce serait donc plus eurytherme que *T. raschii*. Si les deux hypothèses sont vraies, la future distribution géographique de *M. norvegica*, dans un contexte de réchauffement climatique, pourrait s'étendre et/ou se déplacer vers les latitudes plus hautes. À l'inverse, celle de *T. raschii* serait plus restreinte dans le nord. Cette espèce ne pourrait donc plus demeurer à des latitudes aussi basses que *M. norvegica*.

PROJET KRILL

Un vaste projet a été initié en 2013 sur « la production du krill et son importance trophique dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent: vers une gestion écosystémique des stocks de krill ». Plusieurs chercheurs travaillent ensemble pour avoir de meilleures connaissances sur l'écologie et sur le rôle du krill dans l'EGSL. Ceci permettra d'évaluer la résilience des stocks de krill face à une potentielle exploitation commerciale. Ce projet se divise en plusieurs thèmes : (1) détermination de la distribution spatiotemporelle de *M. norvegica* et *T. raschii* via l'hydroacoustique pour valider les modèles développés; (2) étude des processus physiologiques individuels, tels que : la croissance et la reproduction; l'alimentation et les réserves énergétiques; **les dépenses énergétiques**; (3) développement de modèles biophysiques pour estimer la dynamique de population; (4) estimation de la consommation du krill par les rorquals; (5) développement d'un modèle écosystémique. Le présent projet de maîtrise s'intègre dans le thème 2 de ce plus vaste projet et vise à fournir de nouvelles informations sur la physiologie de *T. raschii* et *M. norvegica*. Les dépenses énergétiques individuelles obtenues, à l'aide d'une méthode novatrice, seront ensuite utilisées pour paramétrer et rendre plus réaliste les modèles biophysiques de ces espèces dans l'EGSL.

ORGANISATION DU MÉMOIRE

Ce mémoire est composé de deux chapitres. Le Chapitre 1 comprend toutes les informations sur le développement des respiromètres annulaires, et la description du système de respirométrie et de la détection de mouvement du krill (en français). Le Chapitre 2 est écrit en anglais sous la forme d'un article scientifique intitulé : « *Metabolic rates and spontaneous swimming activity of two krill species facing different temperature*

regimes » et sera prochainement soumis au journal *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.

CHAPITRE 1

DÉVELOPPEMENT DE RESPIROMÈTRES ANNULAIRES, ET DESCRIPTION DU SYSTÈME DE RESPIROMÉTRIE ET DE DÉTECTION DE MOUVEMENT DU KRILL

1.1 MISE EN CONTEXTE

Plusieurs études ont déjà été réalisées sur la consommation d'oxygène ($\dot{M}O_2$) en fonction de l'activité d'un organisme, en particulier chez les poissons. [Fry et Hart \(1948\)](#) ont été les pionniers à tenter d'évaluer la demande en énergie requise pour les activités de nage, mais pour de nombreux taxons, notamment les crustacés planctoniques, l'impact de l'activité natatoire sur le taux métabolique reste encore méconnu ([Svendsen et al., 2015](#)). Les crustacés zooplanctoniques sont de petits organismes qui nagent en quasi-permanence pour pouvoir se maintenir dans la colonne d'eau ([Van Ngan et al., 1997](#); [Patria et Wiese 2004](#)). De plus, comme la plupart des organismes zooplanctoniques, le krill fait des migrations verticales nyctémérales qui représentent souvent un grand déplacement parcouru en peu de temps ([Teal et Carey, 1967](#); [Mauchline, 1980](#); [Greene et al., 1992](#); [Strömberg et al., 2002](#); [Savenkoff et al., 2013](#); [Plourde et al., 2014](#)), pouvant engendrer un coût énergétique ([Brett, 1972](#)). Très peu d'études ont quantifié simultanément vitesse de nage et $\dot{M}O_2$ chez le krill, à l'exception des travaux de [Torres et al. \(1982\)](#), [Torres et Childress \(1983\)](#) et [Swadling et al. \(2005\)](#).

Étant donné l'importance du krill dans le réseau trophique de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent, nous avons comme objectif principal d'évaluer la niche de température de *Meganyctiphanes norvegica* et *Thysanoessa raschii* et leur tolérance face au réchauffement

climatique, en utilisant une approche physiologie (respirométrie). Pour ce faire, nous devions concevoir un respiromètre adapté à l'étude des deux espèces de krill d'intérêt, pouvant à la fois permettre de mesurer la vitesse de nage spontanée et $\dot{M}O_2$. En effet, aucun respiromètre permettant de répondre à nos besoins n'était disponible. Nous avons donc tenu compte des diverses recommandations issues de la littérature pour concevoir un modèle « optimal ». Il était tout d'abord important de choisir un type de matériau adéquat pour la mesure d'oxygène dissous (Stevens, 1992), et d'adapter le volume et la forme du respiromètre à l'espèce visée (Svendsen *et al.*, 2013, 2016b; Rosewarne *et al.*, 2016). Il a fallu également équiper le respiromètre d'un système de mélange efficace pour que la teneur en oxygène dissous soit homogène dans le respiromètre. En effet, l'animal consomme de l'oxygène près de lui et ceci peut créer des gradients d'oxygène dissous dans le respiromètre. La valeur d'oxygène dissous mesurée par la sonde à oxygène n'est alors pas représentative de la teneur dans l'ensemble du respiromètre. Ce problème peut invalider les résultats (Rodgers *et al.*, 2016). Plusieurs étapes ont été nécessaires pour atteindre notre objectif, étapes au cours desquelles nous avons fait des tests d'étanchéité et d'homogénéité du système à l'aide de colorants, ainsi que des vidéos pour valider la détection d'activité. Plusieurs prototypes de volumes et de matériaux variés ont été créés (voir annexe 1). Ces prototypes ont, à chaque fois, été testés en bassin et certaines caractéristiques ont pu ainsi être améliorées (ou simplement repensées) pour en faciliter l'usage. Les respiromètres ont été conçus pour favoriser la nage du krill, ils sont donc circulaires et individuels. Nous les nommerons tout au long de ce mémoire « respiromètres annulaires ».

1.2 MATÉRIAU UTILISÉ

À l'inverse des plastiques (ex.: polychlorure de vinyle, PVC ; nylon ; téflon ; etc.), le verre est considéré comme le meilleur matériau pour faire de la respirométrie. Il est étanche aux gaz et il ne permet pas l'absorption ou la désorption d'oxygène dissous lors des mesures (Stevens, 1992). C'est également un matériau transparent et un conducteur thermique (Svendsen *et al.*, 2016b), permettant la détection d'activité et l'expérimentation à différentes températures. Les respiromètres annulaires, inspirés de Torres *et al.* (1982), ont donc été conçus en verre (Figure 7). Ils ont été réalisés par un souffleur de verre (Georges Kopp ; canlabglass.com) spécialement pour ce projet.

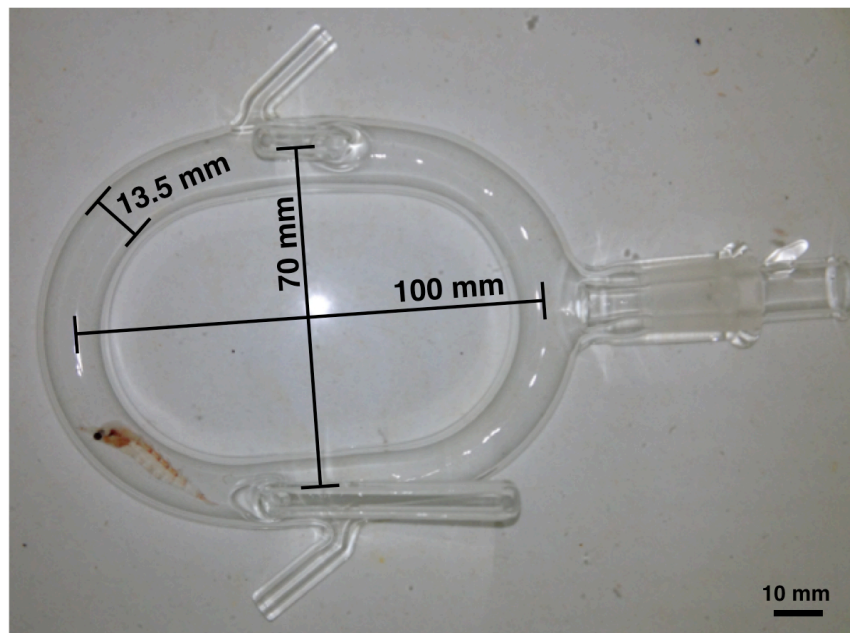


Figure 7 : Photographie d'un *M. norvegica* à l'intérieur d'un respiromètre annulaire en verre.

1.3 VOLUME ADAPTÉ

Il est important de prendre en compte le rapport de volume entre le respiromètre et l'animal. Celui-ci doit être minimisé, sans pour autant gêner l'animal lors de ses déplacements (Svendsen *et al.*, 2016b). Ceci permet d'avoir une baisse plus prononcée d'oxygène dissous par unité de temps et de réduire la durée des cycles de respirométrie. Les respiromètres annulaires ont donc été élaborés pour avoir un volume adapté à chacune des deux espèces de krill (rapport 198:1 pour *M. norvegica* et 426:1 pour *T. raschii*). Les caractéristiques des respiromètres sont présentées dans le tableau ci-dessous (Tableau 1). Les mesures, pour le calcul du périmètre, ont été prises au centre des tubes en verre pour les deux modèles de respiromètre, car nous avons considéré que l'espèce passait au centre des tubes. Nous avons utilisé deux méthodes pour valider le volume des respiromètres: (1) par calculs et (2) par pesée (voir annexe 2).

Tableau 1: Caractéristiques des respiromètres pour *M. norvegica* et *T. raschii*.

Modèle de respiromètre	Grand (<i>M. norvegica</i>)	Petit (<i>T. raschii</i>)
Longueur (mm)	100.0	80.0
Largeur (mm)	70.0	70.0
Diamètre interne tube (mm)	13.5	11.5
Périmètre (cm)	27.99	23.99
Volume moyen (cm³)	44.92	30.71

Les deux modèles de respiromètre possèdent quatre sorties avec un angle de 45 ° de chaque côté du respiromètre (espacées de 15 mm) et un diamètre interne supérieur à

3.1 mm. Des tubes en acier inoxydable (diamètre externe de 3.1 mm) ont été placés à l'intérieur de ces sorties pour réduire le diamètre et faciliter les connexions avec les tubes extérieurs. Ils ont été collés à l'aide d'une colle-mastic (Sikaflex®-291).

1.4 SYSTÈME DE RESPIROMÉTRIE

La respirométrie en circulation intermittente (Steffensen, 1989; Svendsen *et al.*, 2016a) a été utilisée car elle permet d'obtenir plusieurs cycles de consommation d'oxygène pour un même individu. De plus, il n'y a pas de risque d'hypoxie progressive ou d'augmentation de métabolites (engendrés par l'animal) dans le respiromètre. Ce type de respirométrie combine deux phases, une « ouverte » et une « fermée ». Après la fermeture du respiromètre, il faut parfois attendre quelques secondes pour détecter une baisse linéaire d'oxygène dissous. Cette période, dite « d'attente », est exclue du calcul du taux de baisse d'oxygène dissous. Chaque cycle de détermination de $\dot{M}O_2$ est donc constitué de trois périodes (Figure 8; Steffensen, 1989; Svendsen *et al.*, 2016a,b).

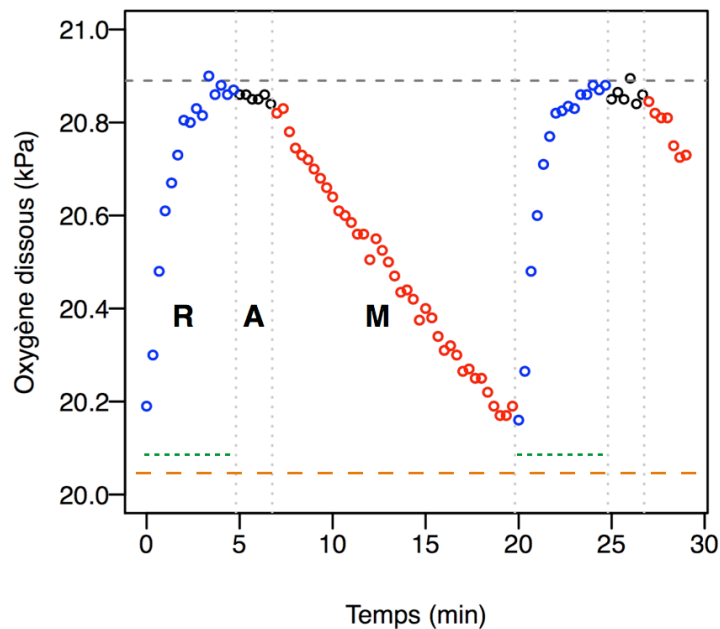


Figure 8 : Exemple de baisse d'oxygène en fonction du temps due à *M. norvegica*, dans un respiromètre annulaire. Les trois phases de la circulation intermittente : R, renouvellement; A, attente; M, mesure. Activation de la pompe submersible (-.-) durant la période de renouvellement, alors que la pompe péristaltique (- - -) fonctionne en continu pour homogénéiser l'eau à l'intérieur du respiromètre. À la fin du renouvellement d'eau, le respiromètre est fermé.

Le renouvellement de l'eau dans le respiromètre s'est fait à l'aide d'une pompe submersible (modèle DC30A-1230, VOVYO Technology ; www.dcbrushlesspump.com ; Figure 8 et 9), connectée par des tubes en PVC (Excelon RNT® Clear PVC Tubing) de type Tygon®. La pompe était contrôlée automatiquement par le logiciel AutoResp v.2.0.1 via un DAQ4 (système d'acquisition de données à quatre canaux ; Loligo® Systems ; www.loligosystems.com, Tjele, Denmark ; Figure 9). Pour le montage à 0 °C, le DAQ4 était remplacé par un minuteur (modèle 5010-67, VWR® Controller/timer; www.vwr.com) relié au logiciel Pyro Oxygen Logger v.3.126 et un oxymètre FireStingO₂ avec des optodes

OXROB3 (Pyro Science GmbH ; www.pyro-science.com, Aachen, Germany) ont été utilisés.

Il est important que l'eau d'un respiromètre soit bien mélangée, de sorte que la teneur en oxygène dissous mesurée au niveau de l'optode soit représentative de tout le respiromètre (Svendsen *et al.*, 2016b). Le montage est donc muni d'une seconde pompe, qui est une pompe péristaltique (modèle KPP-S10DCC0, Kamoer® ; www.kamoer.com ; Figure 9) fonctionnant en permanence au cours de l'expérience (Figure 8). Cette pompe a été modifiée pour fonctionner sous la surface de l'eau. Ceci permet d'éviter la formation de bulles due au réchauffement de l'eau lorsque la pompe est hors de l'eau (si l'eau est plus froide que l'air). Ces bulles nuisent à la détermination de la teneur en oxygène dans le respiromètre. Des tubes en silicone ont été utilisés (Kamoer®, diamètre interne 3 mm ; diamètre externe 5 mm) car les tubes en PVC sont thermosensibles (se rigidifient à basse température). Pour toutes les températures, excepté le 0 °C, l'oxygène dissous dans l'eau a été mesuré chaque seconde à l'aide d'une optode DP-PSt3 (senseur à fibre optique, PreSens) se trouvant sur la boucle de recirculation. Celle-ci était reliée à un oxymètre OXY-4 mini (PreSens ; www.presens.de, Regensburg, Germany ; Figure 9). Toutes les pompes étaient branchées sur un bloc d'alimentation (modèle GPS-3030DD, GW Instek) pour contrôler le voltage ($V \sim 7.2$) en courant continu et l'ensemble du système était branché sur une alimentation sans interruption (UPS XS1300, APC®) en cas de panne de courant.

1.5 MESURE D'ACTIVITÉ

Les animaux ont été introduits individuellement dans chacun des respiromètres annulaires par le bouchon en joint rodé (Figure 7). Chaque krill a été placé dans le sens opposé à la recirculation de l'eau de sorte qu'il ne se laisse pas dériver avec le courant

(pouvant entraîner une sous-estimation de l'activité). La détection d'activité (vitesse de nage) du krill a été estimée par des faisceaux infra-rouges (890-940 nm) émis par une ou plusieurs diodes électroluminescentes (DEL ; modèle IR333/L10, Everlight Electronics) et captés par un récepteur de type phototransistor (modèle OP801WSL, OPTEK Technology) placés de part et d'autre du tube des respiromètres. Nous avons encapsulés les DEL (dans des embouts pour pipette, collés à l'aide de Sikaflex®-291) et les phototransistors (dans des tubes à essai) pour les placer sous la surface de l'eau. La fréquence d'émission a été choisie de façon à ne pas déranger les organismes au cours des expériences (Frank et Widder, 1999). Malgré nos précautions, la plupart des individus de la plus petite espèce (*T. raschii*) était capable de se retourner dans le respiromètre et pouvait occasionnellement nager dans le sens du courant. Trois systèmes de détection ont donc été placés sur le plus petit modèle de respiromètre afin de déterminer les changements de direction de *T. raschii*, et seulement deux ont été installés sur le plus grand modèle de respiromètre (pour *M. norvegica*). Afin d'être certains de détecter le passage de la plus petite espèce de krill (*T. raschii*), nous avons placé deux phototransistors par système de détection sur le plus petit modèle de respiromètre. Le système de détection a été relié à un amplificateur de signal (Produino LM393, modifié par Multi-électronique, Rimouski, Québec) et contrôlé par un microcontrôleur (Arduino UNO ; Figure 9). Les données brutes issues des systèmes de détection ont été collectées à l'aide du logiciel SerialLogger v.1.2.0.0 (DFO-MPO 2015©, créé spécialement pour le projet, par Jean-Philip Lapierre – programmeur informaticien), sur un ordinateur indépendant (Figure 9). Pour le traitement des données d'activités, le logiciel LogAnalyser2 v.1.0.1.0 (DFO-MPO 2015©, conçu aussi par Jean-Philip Lapierre) a été utilisé. Chaque respiromètre annulaire était placé sur un portoir en PVC durant les expériences. Nous les avons fabriqués à l'Institut Maurice-Lamontagne (voir annexe 3).

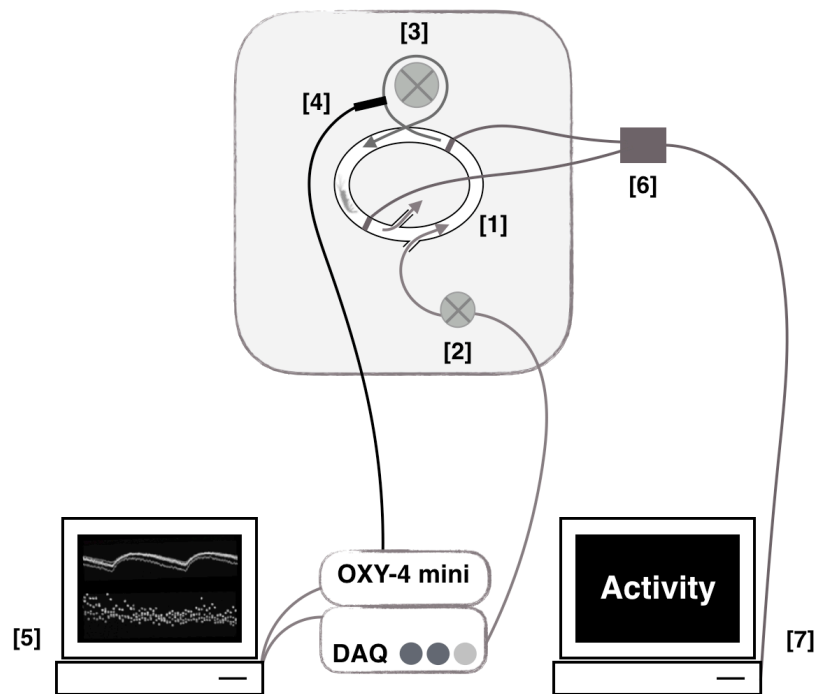


Figure 9 : Schéma du montage expérimental pour mesurer la consommation d'oxygène et l'activité du krill. [1] respiromètre annulaire; [2] renouvellement de l'eau via une pompe submersible; [3] boucle de recirculation via une pompe péristaltique; [4] optode; [5] ordinateur avec le logiciel Autoresp ou Pyro; [6] boîtier de détection d'activité; [7] ordinateur avec le logiciel SerialLogger.

Il aura fallu, au total, un an pour finaliser la conception de nos deux modèles de respiromètres annulaires, lesquels ont été utilisés pour les expériences de l'été 2015. Les données obtenues à partir de ces respiromètres ont surpassé nos attentes, et sont de très bonne qualité (chapitre 2).

CHAPITRE 2

TAUX MÉTABOLIQUES ET ACTIVITÉ DE NAGE SPONTANÉE DE DEUX ESPÈCES DE KRILL FACE À DIFFÉRENTS RÉGIMES DE TEMPÉRATURE

2.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU DEUXIÈME ARTICLE

Cette étude examine l'impact de la température sur les processus physiologiques, notamment les taux métaboliques et l'activité natatoire, de deux espèces de krill prédominantes dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL). En effet, *Meganyctiphanes norvegica* et *Thysanoessa raschii* coexistent dans les eaux subarctiques de l'EMSL et possèdent un habitat thermique différent de jour. Comme la plupart des espèces zooplanctoniques, elles effectuent des migrations verticales nyctémérales représentant souvent un grand déplacement (~ 100-150 m) à travers plusieurs régimes de température. De plus, la température est l'un des facteurs les plus importants contrôlant le métabolisme de ces espèces ectothermes. De nouveaux respiromètres ont été conçus pour quantifier simultanément $\dot{M}O_2$ (par g de masse humide) et l'activité de nage spontanée individuelle du krill pendant une période de 24 h à six températures, par respirométrie à flux intermittent. Les résultats ont montré que le taux métabolique standard (TMS) et le taux métabolique maximal (TMM) des deux espèces augmentaient de 0 °C à 15 °C, suggérant une grande plasticité physiologique. Étonnamment, le TMS était similaire pour les deux espèces (ANOVA, $p > 0.05$) tandis que le TMM était plus élevé pour *T. raschii* (ANOVA, $p < 0.05$). L'activité spontanée de *M. norvegica* était quasiment nulle à 0 °C, cette température semble donc être deçà de sa température critique inférieure. Cette espèce devrait donc éviter la couche intermédiaire froide (< 1 °C) de l'EMSL. En revanche,

T. raschii a montré une activité de nage spontanée similaire à toutes les températures. En général, les demandes énergétiques associées à l'activité spontanée des deux espèces de krill ont été faibles (seulement $\sim 0.03 \mu\text{g O}_2 \text{ cm}^{-1} \text{ g}^{-1}$). Ceci est avantageux pour des espèces devant nager pour se déplacer, de même que pour ne pas couler dans la colonne (à l'exception de *M. norvegica* à 0°C). Aucune des deux espèces n'a montré de baisse de performances métaboliques ou d'activités spontanées à 15°C (température rarement rencontrée dans l'EMSL). La température critique supérieure de *M. norvegica* et *T. raschii* provenant de l'EMSL pourrait dépasser 15°C .

Ce projet s'intègre dans un plus vaste projet initié en 2013 sur « la production du krill et son importance trophique dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent: vers une gestion écosystémique des stocks de krill » dirigé par Gesche Winkler (UQAR-ISMER) et Stéphane Plourde (IML). J'ai participé à l'échantillonnage du krill à l'été 2014-2015 à bord du BelugaII, et à l'automne 2014 à bord du navire Hudson de la Garde côtière canadienne. Les données présentées dans l'article ne font référence qu'à l'échantillonnage de l'été 2015. Durant l'année 2014, Luc Beaudin m'a grandement aidé pour la conception du respiromètre annulaire. Au cours de l'été 2015, j'ai effectué les expériences en laboratoire et le maintien des animaux en bassin. Le traitement et le nettoyage des données ont été réalisés à partir des scripts R de Denis Chabot. Jean-Philip Lapierre m'a grandement aidé en concevant les logiciels pour quantifier l'activité. J'ai interprété les données obtenues et j'ai rédigé le présent manuscrit sous la supervision de Denis Chabot, Céline Audet et Gesche Winkler.

Cet article scientifique intitulé « *Metabolic rates and spontaneous swimming activity of two krill species facing different temperature regimes* » sera prochainement soumis au *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Je serai première auteure sur cet article, et mes encadrants Denis Chabot, Céline Audet et Gesche Winkler seront coauteurs.

Au cours de ma formation, j'ai eu l'opportunité d'assister à plusieurs congrès et colloques scientifiques pour présenter mon projet :

Présentation orale :

Ollier A., Chabot D., Audet C. et Winkler G. (2017). How to deal with subarctic conditions: comparison of metabolism of two contrasting krill species. Third International Symposium on Krill (3iks), 12-16 Juin, St Andrews, Royaume-Uni

Ollier A., Chabot D., Audet C. et Winkler G. (2016). Influence of temperature on oxygen consumption in two krill species from the St. Lawrence Estuary, Canada. Society for Experimental Biology (SEB), 3-7 Juillet, Brighton, Royaume-Uni

Ollier A., Chabot D., Audet C., Winkler G. (2016). Une espèce qui respire le bonheur ! Colloque de vulgarisation scientifique, la nature dans tous ses états, 11 Mars, Rimouski, Québec (Prix de la meilleure présentation orale 2^{ème} cycle)

Ollier A., Chabot D., Audet C., Winkler G. (2015). Relation between the oxygen consumption and the swimming activity of the Northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) and Arctic krill (*Thysanoessa raschii*) in the St. Lawrence Estuary. Assemblée générale annuelle Québec-Océan, 10-11 Novembre, Université Laval, Québec (Mention spéciale pour la qualité de la présentation orale)

Ollier A., Chabot D., Audet C., Winkler G. (2015). Une donnée physiologique supplémentaire pour le krill du Saint-Laurent : la respiration. 83e congrès de l'Acfas, Colloque 212 - Krill du Saint-Laurent : écologie, abondance et valorisation, 25-29 Mai, Rimouski, Québec

Affiche :

Ollier A., Chabot D., Audet C. et Winkler G. (2016). The influence of temperature on the oxygen consumption of the Northern krill in the St. Lawrence Estuary, Canada. ICES/PICES 6th Zooplankton Production Symposium "New Challenges in a Changing Ocean", 9-13 Mai, Bergen, Norvège

Ollier A., Chabot D., Audet C., Winkler G. (2015). Une course à en couper le souffle ... ! Colloque de vulgarisation scientifique, la nature dans tous ses états, 12-13 Mars, Rimouski, Québec

Ollier A., Chabot D., Beaudin L., Audet C., Winkler G. (2014). La respiration du krill dans l'Estuaire et le Golfe du Saint-Laurent. Assemblée générale annuelle Québec-Océan, 17-19 Novembre, Rivière-du-Loup, Québec (Prix de la meilleure affiche)

METABOLIC RATES AND SPONTANEOUS SWIMMING ACTIVITY OF TWO KRILL SPECIES FACING DIFFERENT TEMPERATURE REGIMES

Angélique Ollier¹, Denis Chabot², Céline Audet¹, Gesche Winkler¹

¹ Institut des Sciences de la Mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski, 310 allée des Ursulines, Rimouski, Québec, Canada, G5L 3A1

² Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans Canada, 850 route de la Mer, Mont-Joli, Québec, Canada, G5H 3Z4

2.2 INTRODUCTION

Temperature is one of the most important factors controlling metabolism in ectothermic species. Usually, low temperatures limit metabolic processes, whereas increasing temperature accelerates the velocity of enzymatic reactions, thus directly increases energy demand (Fry, 1971; Prosser, 1973; Somero, 1978). Hence, for ectothermic species a change in environmental temperature can affect growth performance, survival reproductive success, recruitment and consequently induce changes in their geographical distribution (Pörtner *et al.*, 2006; Pörtner and Knust, 2007). The influence of temperature on energy requirement has been studied mostly in fishes (e.g. Fry and Hart, 1948; Graham, 1949; Duthie, 1982; Clark *et al.*, 2011), whereas much is less known on small holoplanktonic crustaceans such as krill (e.g. Saborowski *et al.*, 2000, 2002; Huenerlage *et al.*, 2015, 2016). Knowledge of energy requirements and metabolism of krill is crucial to better understand consequences of environmental changes (e.g. ocean warming and

acidification) on functional traits and ultimately on the productivity of these key species of many marine food webs.

There are 86 krill species recorded around the world, but most studies have focussed on the Antarctic krill *Euphausia superba* (e.g. Clarke and Morris, 1983; Hirche, 1984; Van Ngan *et al.*, 1997; Swadling *et al.*, 2005; Meyer *et al.*, 2010; Brown *et al.*, 2013; Tarling and Thorpe, 2014; Tremblay and Abele, 2016), which occupies a pivotal ecologic and economic role in the Southern Ocean (Mauchline, 1980; Meyer *et al.*, 2010; Tarling, 2010). However, in the North Atlantic, other krill species, in particular *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa raschii*, are among the dominating species (Mauchline, 1980; Tarling, 2010). Both species are found over a wide geographic distribution range. *M. norvegica* is considered as a temperate-boreal species and is found in temperate and boreal zones of the North Atlantic, including subarctic regions in the north and North Africa and the Mediterranean Sea in the south (Mauchline, 1980; Tarling, 2010). *T. raschii* is mostly distributed in neritic waters, extending from North Pacific, the Arctic to the northern British Isles with a southern range limit in the Atlantic in the Gulf of Maine. *T. raschii* is therefore considered as a boreal-arctic species (Mauchline, 1980; Everson, 2000; Tarling, 2010; Huenerlage, 2015 and references therein). The biogeographic distributions of the two species overlap in a several regions in the North Atlantic, including the Estuary and the Gulf of St. Lawrence (EGSL), a subarctic region.

In this EGSL both species coexist, thrive and occur in dense concentrations in this highly dynamic environment, which is partly ice covered in winter. This is particularly true in the Lower St. Lawrence Estuary (LSLE; Simard and Lavoie, 1999; McQuinn *et al.*, 2015), which is characterised by high spatial and temporal variability of temperature conditions. During spring, a cold intermediate layer forms (CIL), creating a three-layer system including a warming surface layer from spring to early autumn (between 5 °C and 15 °C), the CIL (< 1 °C) and the bottom layer (~ 5 °C; Gilbert and Pettigrew, 1997;

Galbraith, 2006; Galbraith *et al.*, 2013). Considering the presence of diel vertical migrations (DVMs), krill do not only experience seasonal temperature variations, but also daily ones.

Like most zooplankton species, they perform diel vertical migrations representing often large active displacement (~ 100-150 m) through several temperature regimes within a short time (Mauchline, 1980; Simard *et al.*, 1986; Greene *et al.*, 1992; Buchholz *et al.*, 1995; Onsrud and Kaartvedt, 1998). Observations on vertical daytime distribution showed distinct thermal habitats of both predominant species in the EGSL (Plourde *et al.*, 2014). In daytime, *M. norvegica* population aggregates in the deep layer at temperatures higher than 1.3 °C, whereas *T. raschii* is found in waters ~ 1.15 °C colder than *M. norvegica* (mainly in the CIL; Sourisseau *et al.*, 2008; Plourde *et al.*, 2014; McQuinn *et al.*, 2013, 2015). At night, they both ascend into the surface layer to feed and then share the same thermal habitat. Hence, swimming activity is essential to actively change their location during DVM or to maintain their position in the water column (Kils, 1981; Price, 1989; Van Ngan *et al.*, 1997; Kaartvedt *et al.*, 2002; Patria and Wiese, 2004; Abrahamsen *et al.*, 2010). Given potential eco-physiological differences in temperature tolerance of *M. norvegica* and *T. raschii*, energy requirements and swimming activity of both species should be differently controlled by temperature.

The aim of this study was twofold: 1) to evaluate how temperature affects the metabolic rate and spontaneous swimming activity of these two zooplankton krill species and 2) to compare the energetic performances of *M. norvegica* and *T. raschii*. Oxygen consumption ($\dot{M}O_2$) was used as a proxy for the aerobic metabolic rate (Steffensen, 1989; Nelson, 2016) of both species of krill at six temperatures ranging from 0 °C to 15 °C. As these species have to swim quasi-continuously in their natural environment, $\dot{M}O_2$ and spontaneous swimming activity were measured simultaneously using an individual annular glass respirometer (chapter 1).

2.3 MATERIALS AND METHODS

2.3.1 Krill sampling and rearing conditions

Krill were collected in the Lower St. Lawrence Estuary (LSLE), Eastern Canada (~48°40'N, 68°53'W), between July and September 2015 (Figure 10). Krill were detected using a multifrequency echosounder (Simrad combi D 38/200) and captured using ring net hauls equipped with a strobe light (JackNet, 1 m diameter ring net, 333 µm mesh, Sameoto *et al.*, 1993) obliquely towed from the bottom (50-150 m) to the surface (McQuinn *et al.*, 2013; McQuinn *et al.*, 2015). Following capture, krill were immediately transferred to 3.5 L bottles filled with seawater at ~5 °C and transported in coolers to the Maurice-Lamontagne Institute (Fisheries and Oceans Canada, Mont-Joli, Canada).

The two krill species, *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa raschii* were separated from the rest of the zooplankton and kept in 360 l tanks (in dark conditions) at salinity ~28. At the beginning of the exposure period to experimental conditions, individuals of each species were divided into two groups, one group was assigned to a seawater tank adjusted at 3 °C and the other one was placed at 6 °C. These temperatures reflect environmental conditions where krill was collected from spring and early autumn in the LSLE. An exposure period to experimental conditions allowed the organisms to adjust their metabolic rate to the new thermal conditions through enzymatic adjustments (Precht, 1958; Hochachka and Somero 1973). Some of the individuals were brought to the other experimental temperatures (0, 9, 12 and 15 °C) by increments of 3 °C per day, based on the study of Daoud *et al.* (2007). Krill were considered ready for respirometry experiments starting at day 4 post-capture, when individuals had been exposed to the lowest and highest temperature for 24 h. The maximal exposure period to experimental conditions was set to four weeks (after capture), to minimise possible negative effects of captivity, for instance the unavailability of live food. Krill were fed with microalgae (Instant Algae®, N-Rich™

High PRO) and frozen copepods (collected simultaneously during the samplings) three times a week. However, krill were fasted 24 h before respirometry experiments to ensure a post-absorptive state (Chabot *et al.*, 2016a; Nelson and Chabot, 2017) .

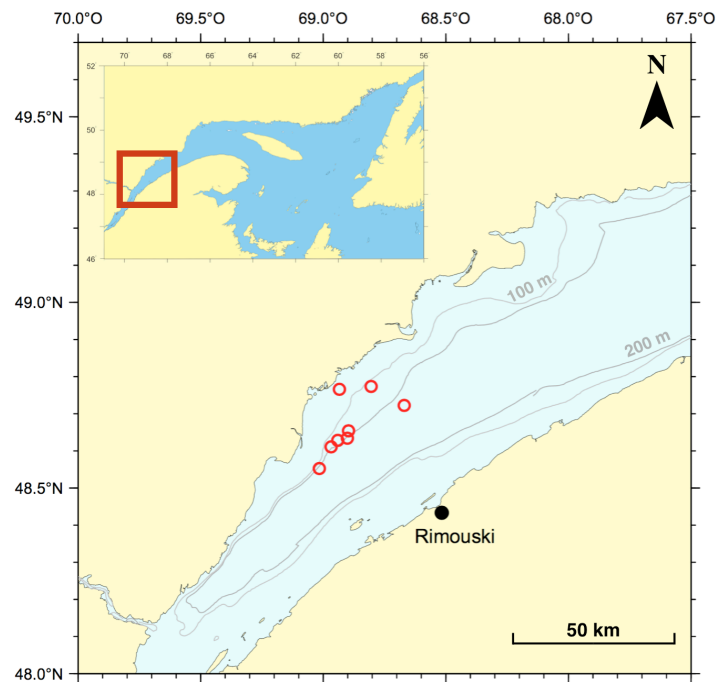


Figure 10: Map of krill samplings in the lower St. Lawrence Estuary during summer 2015.

2.3.2 Measurement of oxygen consumption

Oxygen consumption ($\dot{M}O_2$) of individual krill was measured by intermittent-flow respirometry (Steffensen, 1989; Svendsen *et al.*, 2016a). Two models of annular glass respirometers were used for the respirometry experiments (inspired from Torres *et al.*, 1982). The respirometers were adjusted to the size of the krill species as follows:

length: 10 and 8 cm; width: 7 cm; tube's internal diameter: 1.35 and 1.15 cm for *M. norvegica* and *T. raschii*, respectively. Each respirometer was equipped with a recirculation loop to ensure water mixing within the respirometer. This loop was connected to a peristaltic pump (model KPP-S10DCC0, Kamoer®; www.kamoer.com) with silicone tubing (Kamoer®, ID: 3 mm; OD: 5 mm). Internal volumes of respirometers, including the recirculation loop, were 44.92 and 30.71 mL for *M. norvegica* and *T. raschii*, respectively. The annular design allowed krill to swim spontaneously while keeping water volume at a minimum to increase the precision of the determination of oxygen consumption (Svendsen *et al.*, 2016b). The ratio of water volume to animal volume was approximately 200:1 and 425:1 for *M. norvegica* and *T. raschii*, respectively. At all temperatures, except at 0 °C, dissolved oxygen (DO) was measured every second by a fibre optic sensor (DP-PSt3; PreSens) connected to an oxymeter OXY-4 mini (PreSens; www.presens.de, Regensburg, Germany). A submersible pump (model DC30A-1230, VOVYO Technology; www.dcbrushlesspump.com) using PVC tubing (Excelon RNT® Clear PVC Tubing) was used to flush the respirometers at a given temperature. This pump was connected to a DAQ4 automated control system and a computer running the AutoResp software v.2.0.1 (Loligo® Systems; www.loligosystems.com, Tjele, Denmark; Figure 11). All pumps were connected to a power supply (model GPS-3030DD, GW Instek, ~ 7.2 V DC).

The respirometry systems were slightly different at 0 °C. OXROB3 fibre optic sensors and FireStingO₂ oxymeter were used (Pyro Science GmbH; www.pyro-science.com, Aachen, Germany). The flush pump was controlled using a timer (model 5010-67, VWR® Controller/timer; www.vwr.com) and DO was logged with the Pyro Oxygen Logger software v.3.126 (Pyro Science GmbH; www.pyro-science.com, Aachen, Germany).

2.3.3 Measurement of spontaneous swimming activity

Krill were placed inside the annular respirometers in the opposite direction of the recirculation flow, which was kept at the minimum required to insure good mixing, so as to have a negligible impact on our estimation of swimming speed. The detection of spontaneous swimming activity was done with infrared-emitting diodes (LED; Model IR333 / L10, Everlight Electronics, 890-940 nm) and phototransistor detectors (model OP801WSL, OPTEK Technology) placed on each side of the glass tube. The wavelength was chosen to avoid disturbance of the krill during the respirometry experiments (Frank and Widder, 1999). The detection system was connected to the software SerialLogger v.1.2.0.0 (DFO-MPO 2015©; Figure 11).

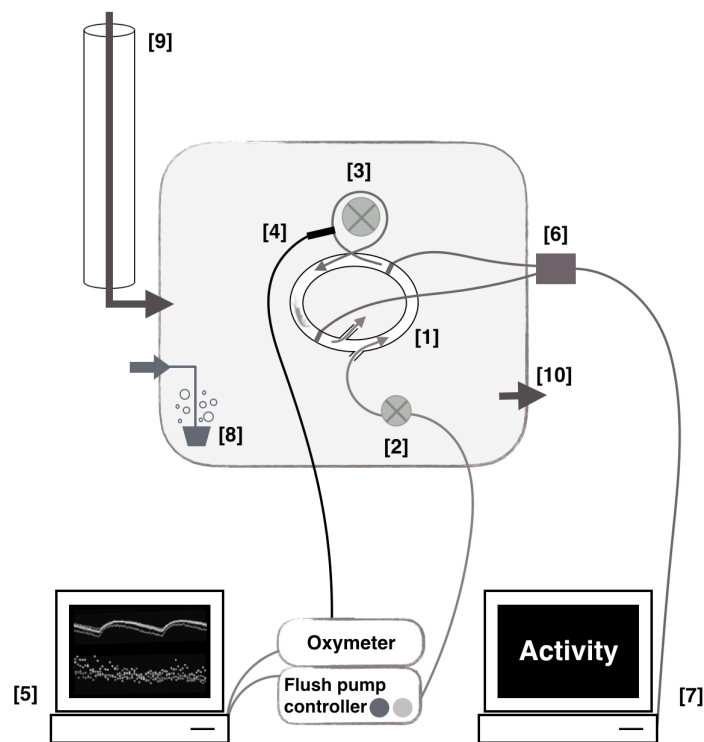


Figure 11: Experimental set-up to measure oxygen consumption and spontaneous swimming activity of krill. [1] annular respirometer; [2] submersible pump flush;

[3] submersible recirculation pump (peristaltic); [4] fibre optic sensor; [5] computer with software Autoresp or Pyro; [6] detection of activity; [7] computer with software SerialLogger; [8] airstones; [9] mixing column, flow of water into the basin; [10] drain of basin.

2.3.4 Respirometry experiments

$\dot{M}O_2$ and spontaneous swimming activity were measured for a total of 126 krill (71 *M. norvegica*, 55 *T. raschii*). Thirteen other individuals were studied but excluded because they died during the experiment, including 5 *M. norvegica* at 0 °C. Each krill was used only once, at a single temperature. A total of twenty experimental sets were performed from July to October 2015. There were 3 respirometry systems. Two were identical and consisted of four respirometers (two of each model) placed in an open 360 L temperature-controlled water bath. They were used for all temperatures but 0 °C, which used a 37 L closed system containing a single respirometer of each model. All tanks were filled using sand filtered (0.8-1.2 µm) seawater. The different temperatures were tested in random order, except for 0 °C which was operated continuously, due to the fact that a single respirometer was available at each session for each species. The first 6 experimental sets lasted 48 h to confirm that there was no bias for experimental measurements lasting longer than 24 h. Afterwards, set duration was ~ 24 h. Measurement cycles lasted 25 min at all temperatures for both species: respirometers were flushed with normoxic water for 5 min and were closed for 20 min. For each experimental set, krill of each species were randomly selected from the rearing tank at the experimental temperature. Total sample size varied from 6 to 19 for each species/temperature combination (Table 2). Individuals of a given species did not differ significantly in length, wet or dry mass among the six different temperatures (ANOVAs: $F_{5,65} < 2.08$, $p > 0.08$; $F_{5,49} < 1.82$, $p > 0.13$ of *M. norvegica* and *T. raschii*, respectively).

Table 2: Sample size (n), total length (L_t), wet mass (W_w), dry mass (W_d) of two species of krill at six different temperatures. Mean values and 95 % confidence interval are presented.

		0 °C	3 °C	6 °C	9 °C	12 °C	15 °C
<i>M. norvegica</i>	n	6	17	19	11	10	8
	L_t (mm)	25.993 ± 3.785	31.248 ± 2.311	29.390 ± 2.195	32.859 ± 3.699	30.136 ± 3.282	28.734 ± 4.420
	W_w (g)	0.136 ± 0.052	0.241 ± 0.062	0.209 ± 0.051	0.305 ± 0.089	0.228 ± 0.079	0.219 ± 0.105
	W_d (g)	0.025 ± 0.006	0.051 ± 0.015	0.041 ± 0.010	0.058 ± 0.015	0.045 ± 0.017	0.043 ± 0.021
<i>T. raschii</i>	n	8	8	11	10	10	8
	L_t (mm)	22.160 ± 1.508	21.724 ± 1.620	22.748 ± 1.640	22.734 ± 0.947	21.083 ± 1.112	20.774 ± 1.703
	W_w (g)	0.074 ± 0.018	0.072 ± 0.010	0.081 ± 0.018	0.073 ± 0.012	0.065 ± 0.010	0.061 ± 0.014
	W_d (g)	0.016 ± 0.007	0.016 ± 0.005	0.015 ± 0.004	0.014 ± 0.003	0.012 ± 0.003	0.013 ± 0.005

Prior to each experimental set, oxygen probes were calibrated with fresh water saturated with sodium sulphite and sodium borate (for 0 %), and with seawater saturated in air (for 100 %) at the experimental temperature (Rosewarne *et al.*, 2016). To minimize bacterial respiration, the tanks and respirometers were cleaned using iodine solution ($\sim 10 \text{ ml L}^{-1}$) and rinsed prior to each experimental set. Background respiration was measured at the beginning and at the end of each experimental set, during 30 to 60 min (without krill). Respirometers were kept in the dark to avoid disturbance of animals.

At the end of each experimental set, the krill were sacrificed. Krill were blotted dry by rolling them on paper towels for a few seconds to obtain wet mass and then subsequently dried at 60 °C for 48 h to determine dry mass (± 0.0001 g, model AG245, Mettler Toledo; [Torres *et al.*, 1982](#)). The total length of krill (from the rostrum to the end of the telson) was measured using μ Scope Essentials v.3.6 (PixeLINK®).

2.3.5 Calculations and statistical analyses

$\dot{M}O_2$ was estimated from the linear decline of dissolved oxygen (DO) when the respirometer was closed ([Steffensen, 1989](#)). Because low R^2 can indicate lack of linearity or simply poor fit, $\dot{M}O_2$ determinations with low R^2 were discarded. The minimum acceptable R^2 value was determined by examining a large number of slopes from many individuals of both species and was fixed to 0.95. Only a small proportion of slopes were eliminated. Slopes were corrected for background respiration presuming a linear increase during the experiments ([Daoud *et al.*, 2007](#); [Chabot *et al.*, 2016a](#); [Rosewarne *et al.*, 2016](#)). $\dot{M}O_2$ was calculated using the equation using R scripts of [Steffensen \(1989\)](#):

$$\dot{M}O_2 = \frac{V_r \cdot \beta w O_2 \cdot \Delta P w O_2}{\Delta t \cdot b w}$$

where $\dot{M}O_2$ is oxygen consumption expressed *per* unit of wet mass ($\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g wet}^{-1}$); V_r : water volume inside the respirometer (L, total volume of respirometer minus volume of the krill); $\beta w O_2$: solubility of oxygen in water from [García and Gordon \(1992\)](#) per unit of pressure ($\mu\text{g O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ kPa}^{-1}$); $\Delta P w O_2$: drop of partial pressure of oxygen in the water (kPa); Δt : duration (h); and $b w$: the body mass of the animal (g).

Standard metabolic rate, maximal metabolic rate and aerobic scope

The standard metabolic rate (SMR) was calculated according to the recommendations for static respirometers of [Chabot *et al.* \(2016b\)](#), based on the frequency distribution of $\dot{M}O_2$ values. The mean of the lowest normal distribution (MLND) was used to calculate SMR when the coefficient of variation of the lowest normal distribution was ≤ 5.4 , otherwise the quantile $q = 0.2$ was used ([Chabot *et al.*, 2016b](#)). Most of the time, a decrease of $\dot{M}O_2$ was observed during the first 3 h after the introduction of krill inside the respirometer, indicating that a habituation period to the respirometer environment was necessary for the krill. Thus the data of these first 3 h were excluded from SMR calculation. In the case of krill being a zooplankton organism that swims continuously, what we measured strictly speaking a low routine metabolic rate, RMR. However, SMR values were calculated by extrapolation to zero activity for those individuals with significant positive slopes between $\dot{M}O_2$ and swimming speed. When both methods were available, there was only a very small (3 %), but significant difference between them for *M. norvegica* (i.e. difference of $3.40 \mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$, the SMR by extrapolation was slightly lower than the SMR calculated as for static respirometers; paired comparison *t*-test: $t = 2.14$, $p = 0.04$, $n = 39$) and no significant difference for *T. raschii* (paired comparison *t*-test: $t = -1.31$, $p = 0.21$, $n = 19$). For this reason, we refer to the low metabolic rate estimated by the methods of [Chabot *et al.* \(2016b\)](#) as SMR. The maximal metabolic rate (MMR) was determined as the maximum $\dot{M}O_2$ observed for each krill. MMR was often obtained during the first 3 h of a set, but in some individuals it occurred much later. The aerobic scope (AS) was estimated for each individual as MMR minus SMR ([Fry, 1947](#); [Fry, 1971](#)).

Spontaneous swimming activity and net cost of locomotion

Spontaneous swimming activity data were verified for each krill with LogAnalyser2 software v.1.0.1.0 (DFO-MPO 2015©). The spontaneous swimming activity was calculated for each individual $\dot{M}O_2$ obtained when the respirometer was closed, during the 24 h of the experiment. The number of laps the krill swam during the measurement period was transformed into distance, which was combined with the duration of the measurement period to obtain swimming speed (cm s^{-1}). The maximum speed and the mean speed of spontaneous swimming activity for each krill were used to calculate the mean maximum speed and the mean speed at each temperature, respectively.

The net cost of locomotion was calculated for each krill with a significant positive slope between $\dot{M}O_2$ and spontaneous swimming activity using this equation:

$$\text{Net cost} = \frac{\dot{M}O_2 - \text{SMR}}{\text{speed}}$$

where Net cost is the net cost of locomotion without SMR ($\mu\text{g O}_2 \text{ cm}^{-1} \text{ g wet}^{-1}$); $\dot{M}O_2$: $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g wet}^{-1}$; SMR: $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g wet}^{-1}$; and speed: the spontaneous swimming speed of krill (cm h^{-1} converted from cm s^{-1}). The pattern of net cost of locomotion in relation to swimming speed was similar for the majority of individuals from both species at each temperature, except for *M. norvegica* at 0 °C which barely swam. The pattern for an individual of *T. raschii* at 12 °C is presented as an example (Figure 12). In general, individual net costs of locomotion were higher at low swimming speeds of 0 to 0.3 cm s^{-1} and stabilized at very low values beyond 0.3 cm s^{-1} (visually determined). The average of net cost of locomotion was calculated using the speed exceeded 0.3 cm s^{-1} for each individual krill.

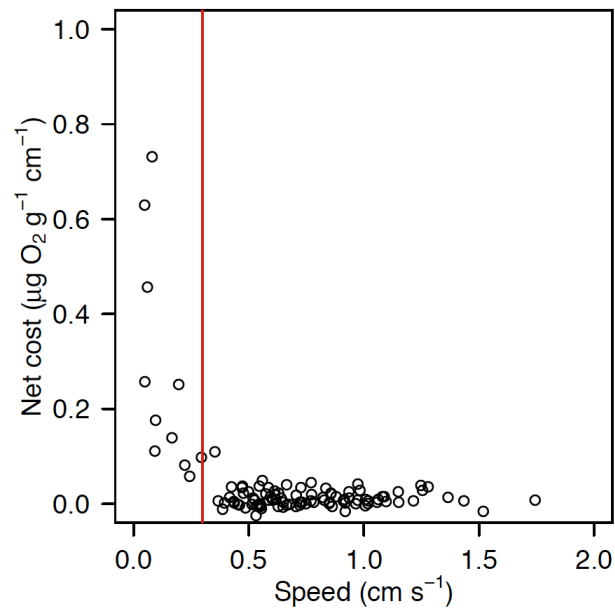


Figure 12: Relationship between net cost of locomotion (expressed on a wet mass basis) and swimming speed (from spontaneous swimming activity) of one individual *T. raschii*, over a time period of 48 h at 12 °C ($n = 109$, each point is the net cost of locomotion estimated from one respirometry cycle). The net cost of locomotion becomes very low at speeds greater than approximately 0.3 cm s^{-1} (indicated by the red vertical line).

Statistical analyses

Differences in SMR, MMR, AS, mean maximum and mean speed, and net cost of locomotion were tested with a two-factor (species and temperature) ANCOVA (wet mass as a covariate). When the effect of mass was not significant, ANOVAs were used instead. The metabolic variables were log-transformed to obtain homoscedasticity and to linearize their relationship with wet mass. However, data for mean maximum and mean speed, and net cost of locomotion did not need transformation prior to statistical analysis (see annexe 4). The net cost of locomotion for *M. norvegica* at 0 °C was not calculated

because these animals did not swim, thus results and statistical test on the average of net cost of locomotion was only carried out for values for the experiments in the temperature range of 3 to 15 °C for both species.

The R software (R Core Team, 2016) was used for all statistical analyses. Homoscedasticity of data at different temperatures and normality of residuals were verified using Levene's test (package car, Fox and Weisberg, 2011) and the Shapiro-Wilk normality test, respectively. Homoscedasticity was always respected, while residuals were not always normally distributed, but ANOVAs are robust against departure from normality when variances are equal (Quinn and Keough, 2002; visually determined using observed vs. expected residuals). When significant differences were found, *post hoc* multiple comparisons procedures (Tukey's all-pair comparisons, package multcomp) were carried out. All interactions of SMR, MMR, AS and the net cost of locomotion were never significant, thus they are not presented in the results (for details see annexe 5 and 6).

2.4 RESULTS

2.4.1 The effect of temperature on metabolic rates of *M. norvegica* and *T. raschii*

The double interaction terms were never significant for SMR, MMR and AS ($F_{5,102} < 1.56$, $p > 0.18$). The analysis was repeated with simple interactions, which were not significant ($F_{5,107} < 1.46$, $p > 0.21$). The covariate (mass) was not significant ($F_{5,113} < 2.47$, $p > 0.05$) thus the model was simplified to a two-way ANOVA. The effect of temperature on SMR, MMR and AS were similar for both species, interactions terms between temperature and species were not significant ($F_{5,114} < 2.04$, $p > 0.08$) and will be not mentioned in the results (see annexe 6).

Standard metabolic rate (SMR)

M. norvegica and *T. raschii* increased their mean SMR with temperature ($F_{5,114} = 25.88, p < 0.0001$). SMR was three times higher at 15 °C than at 0 °C (Figure 13a). The two species of krill had similar average SMRs ($F_{1,114} = 1.48, p = 0.22$; Figure 13b).

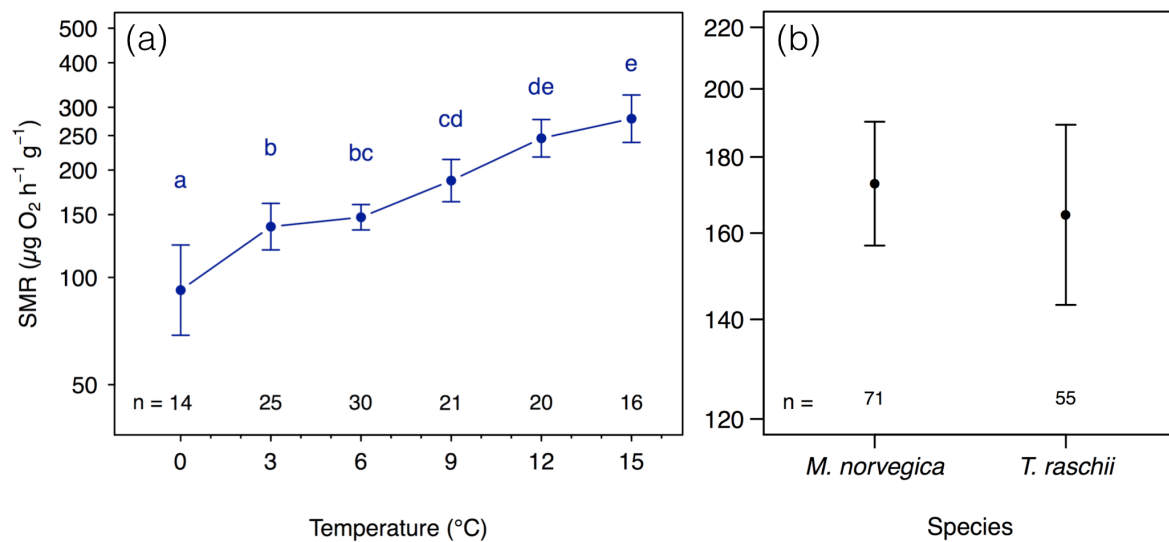


Figure 13: Mean SMR expressed as oxygen consumption ($\dot{M}\text{O}_2$, $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g wet}^{-1}$) in relation to (a) temperature and (b) species. Blue dots represent data of both species of krill combined at each temperature, and black dots represent data of all temperatures combined for *M. norvegica* and *T. raschii*. The number of individual krill is indicated by n. Mean SMR are presented on a log₁₀ scale. Error bars represent the 95 % confidence interval. Means with different letters indicate significant differences (*post-hoc* test: Tukey's all-pair comparisons).

Maximal metabolic rate (MMR)

At temperatures from 0 °C to 15 °C, the mean MMR of both krill species increased more gradually than observed above for mean SMR ($F_{5,114} = 18.32, p < 0.0001$; Figure

14a). In contrast to the mean SMR, *M. norvegica* showed a lower average MMR than *T. raschii* ($F_{1,114} = 5.76$, $p < 0.05$; Figure 14b).

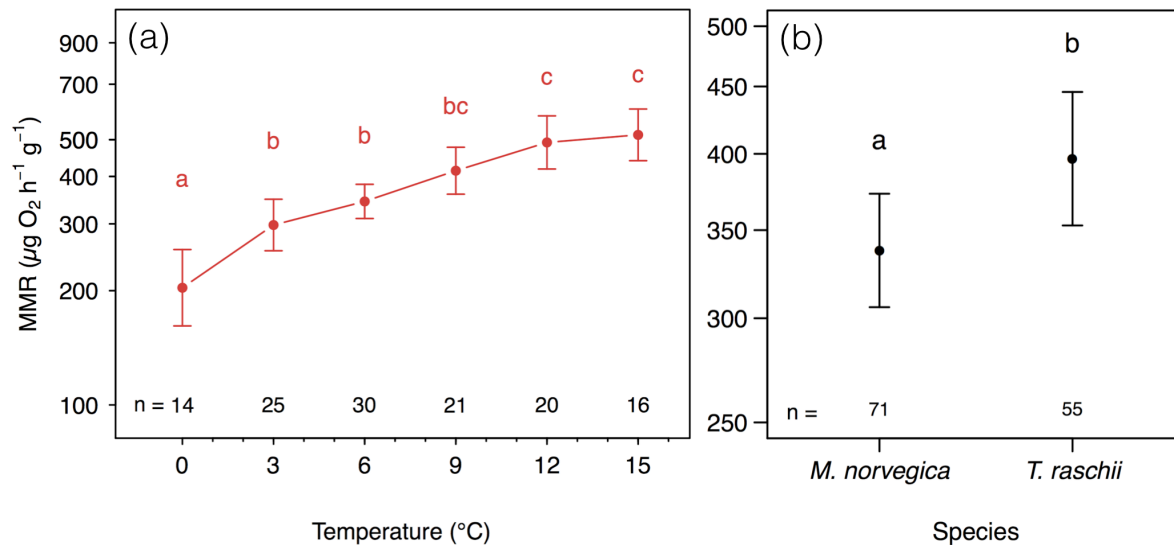


Figure 14: Mean MMR expressed as oxygen consumption ($\dot{M}\text{O}_2$, $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g wet}^{-1}$) in relation to (a) temperature and (b) species. Red dots represent data of both species of krill combined at each temperature, and black dots represent data of all temperatures combined for *M. norvegica* and *T. raschii*. The number of individual krill is indicated by n. Mean MMR are presented on a log₁₀ scale. Error bars represent the 95 % confidence interval. Means with different letters indicate significant differences (*post-hoc* test: Tukey's all-pair comparisons).

Aerobic scope (AS)

The mean AS of both krill species, obtained from metabolic rates presented above, was around twice lower at 0 °C than at all warmer temperatures ($F_{5,114} = 7.04$, $p < 0.0001$; Figure 15a). AS was lower in *M. norvegica* than in *T. raschii* ($F_{1,114} = 15.48$, $p < 0.001$; Figure 15b).

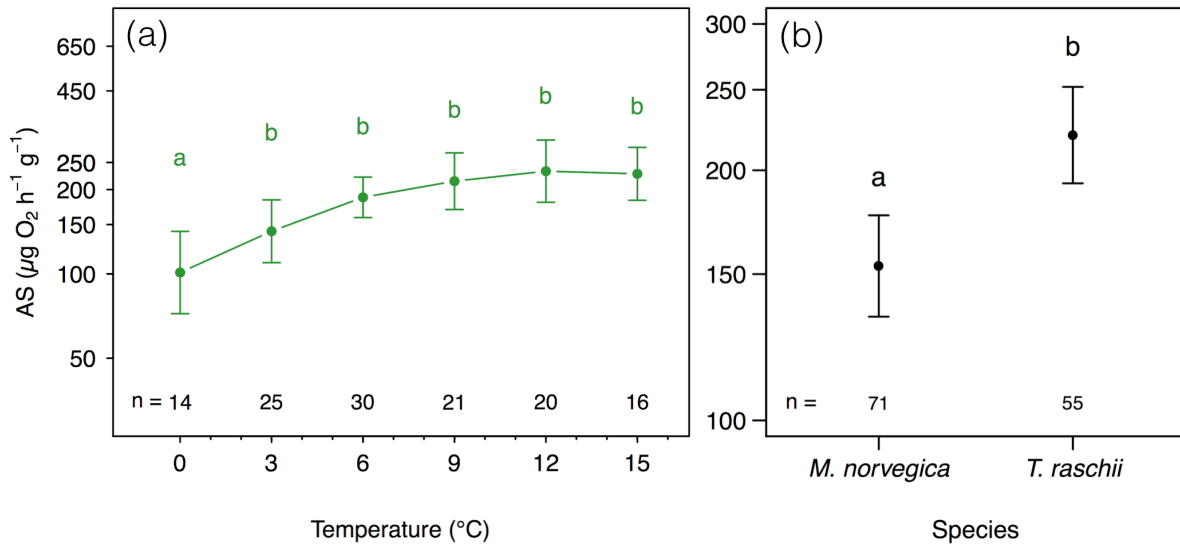


Figure 15: Mean AS expressed as oxygen consumption ($\dot{M}O_2$, $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g wet}^{-1}$) in relation to (a) temperature and (b) species. Green dots represent data of both species of krill combined at each temperature, and black dots represent data of all temperatures combined for *M. norvegica* and *T. raschii*. The number of individual krill is indicated by n. Mean AS are represented on a \log_{10} scale. Error bars represent the 95 % confidence interval. Means with different letters indicate significant differences (*post-hoc* test: Tukey's all-pair comparisons).

2.4.2 The effect of temperature on the spontaneous swimming activity of *M. norvegica* and *T. raschii*

The double interaction terms were never significant for the mean maximum and mean speed and the net cost of locomotion ($F_{5,102} < 1.76$, $p > 0.13$ and $F_{4,27} < 0.88$, $p > 0.49$, respectively). The simple interactions were not significant ($F_{4,31} < 0.46$, $p > 0.76$), except for the mean maximum and mean speed (species \times mass : $F_{5,107} > 4.21$, $p < 0.05$). Thus, the mean maximum and mean speed were analysed separately for each species. Only the covariate (mass) for *M. norvegica* was significant ($F_{1,64} > 11.04$, $p < 0.01$) and the speed

was corrected for the effect of mass (package `lsmeans`, [Russell, 2016](#)), even though certain values became negative once this correction was applied.

Maximal and mean speeds

There was no spontaneous swimming activity in *M. norvegica* at 0 °C, whereas at all warmer temperatures mean maximum speed was constant around 1.0 cm s⁻¹ (ANCOVA: $F_{5,64} = 5.15, p < 0.001$; Figure 16a). Rather, the mean maximum speed of *T. raschii* was not affected by temperature and was kept constant around 1.0 cm s⁻¹ (ANOVA: $F_{5,49} = 1.18, p = 0.33$; Figure 16b). Furthermore, the mean maximum speed of spontaneous swimming activity of both species stayed above 0.80 cm s⁻¹ even at 15 °C (Figure 16). Similar results were obtained when testing the mean speed instead of the mean maximum speed of spontaneous swimming activity for both species separately. In *M. norvegica*, there was no spontaneous swimming activity at 0 °C and mean speed was kept constant around 0.37 cm s⁻¹ from 3 °C to 15 °C, while for *T. raschii* the mean speed was constant around 0.34 cm s⁻¹ for the entire temperature range.

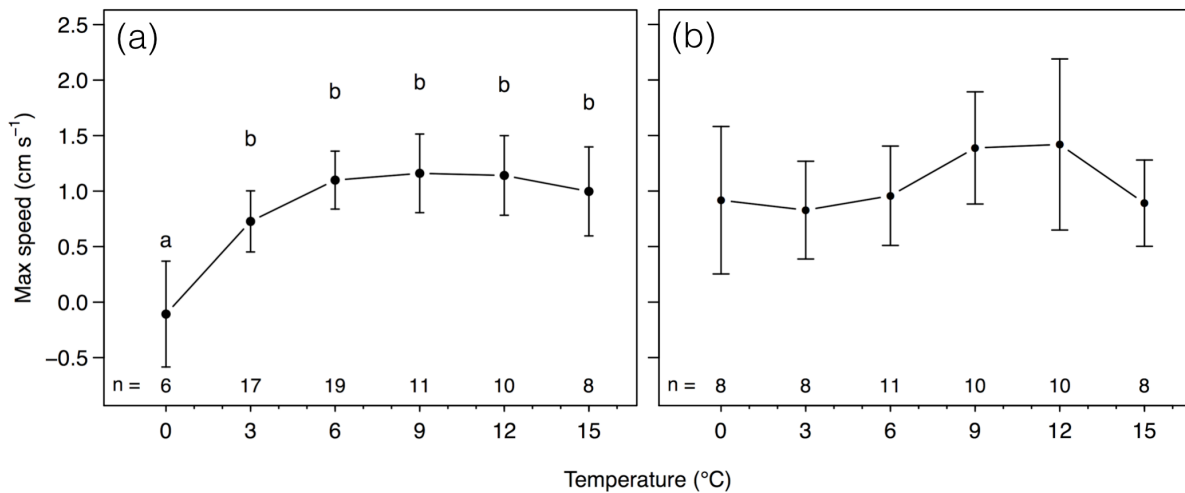


Figure 16: Mean maximum speed in relation to the temperature of the two krill species: (a) *M. norvegica* and (b) *T. raschii*. n indicated the number of individual krill. Errors bars represent the 95 % confidence interval. Means with different letters indicate significant differences (*post-hoc* test: Tukey's all-pair comparisons).

Net cost of locomotion

The mean net cost of locomotion, estimated after removing the cost of SMR, was low for both species of krill. Furthermore, the mean net cost of locomotion was similar among the whole range of tested all temperatures ($F_{4,37} = 0.12$, $p = 0.97$; Figure 17a). No difference were observed between *M. norvegica* and *T. raschii* ($F_{1,37} = 0.21$, $p = 0.65$; Figure 17b).

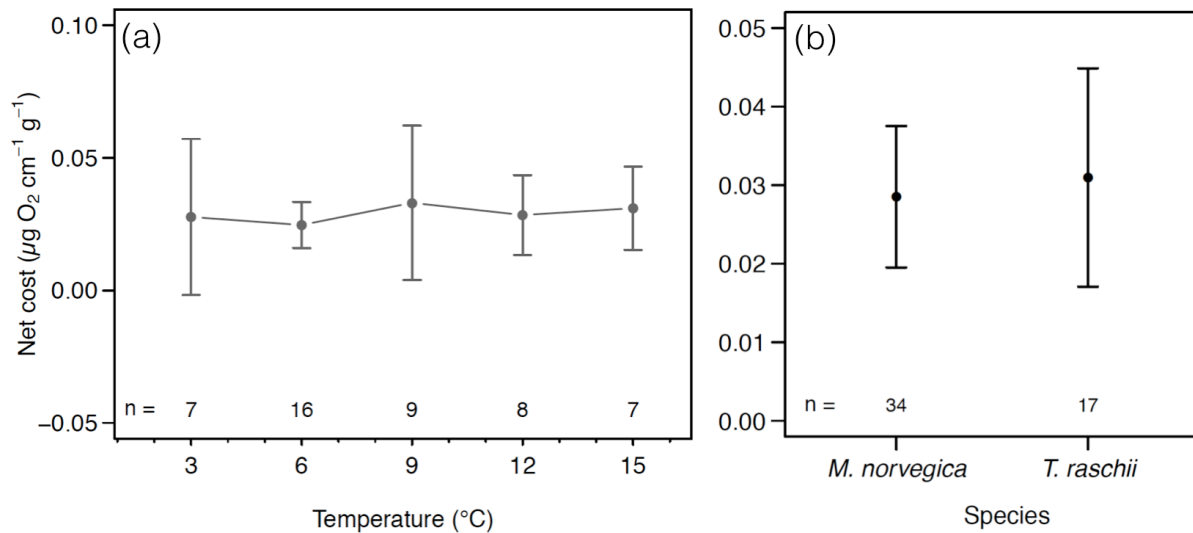


Figure 17: Mean net cost of locomotion (expressed on a wet mass basis) in relation to (a) temperature (grey dots, data of both species of krill combined); (b) both krill species *M. norvegica* and *T. raschii* (black dots, data of all temperatures combined). n indicated the number of individual krill. Error bars represent the 95 % confidence interval.

2.5 DISCUSSION

High physiological plasticity in *M. norvegica* and *T. raschii* from the subarctic lower St. Lawrence Estuary (SLE), was revealed by increased metabolic rates (SMR and MMR) between 0 °C and 15 °C. Both species showed similar response patterns. However, spontaneous swimming activity was reduced to almost zero in *M. norvegica* at the lowest temperature (0 °C). Therefore in the SLE, this species might avoid the cold intermediate layer (CIL) during the day and might swim rapidly through this layer at the beginning and end of each night. Our results indicate they would become unable to swim if they stayed in the CIL in daytime and hence must use deeper and warmer waters, despite the increasing cost of the longer migration distance. In contrast, *T. raschii* did not show any decrease in

spontaneous swimming activity at 0 °C. High metabolic and swimming performances of both species were registered at 15 °C, suggesting that the upper critical temperature should be above 15 °C for both species.

2.5.1 The effect of a temperature increase on metabolic rates in *M. norvegica* and *T. raschii*

The energy demand increases as a result of increasing temperature within the species thermal tolerance range (Fry and Hart, 1948; Bullock, 1955), as shown in many fishes (Fry and Hart, 1948; Graham, 1949; Duthie, 1982; Clark *et al.*, 2011) and invertebrates (Dall, 1986; Daoud *et al.*, 2007). Therefore such an increase was expected for *M. norvegica* and *T. raschii*, and indeed was observed in studies of krill from other geographical locations in the North Atlantic (Saborowski *et al.*, 2000, 2002; Huenerlage and Buchholz, 2015). However, considering that these species are rarely exposed to temperatures as high as 15 °C in the LSLE, it was difficult to predict if their MMR and AS would remain stable, decrease or increase between 12 and 15 °C. Both species were able to change their oxygen uptake ($\dot{M}O_2$) to meet their increasing metabolic rate up to the highest temperature tested (15 °C). The occurrence of temperatures around 15 °C is very unusual in the surface layer of the LSLE even in summer (Galbraith *et al.*, 2013). Neither of the two species was constrained by high temperatures in the study area, likely due to their physiological plasticity.

This study provided among the lowest SMR estimates currently known for *M. norvegica* and *T. raschii* (Figure 18). It is easy to overestimate SMR and it may be argued that SMR is impossible to measure in animals that swim continuously. In the present study, SMR was estimated at a zero swimming speed for many of the individuals of both species, and this value did not differ from the SMR obtained using a method that uses the lowest values of $\dot{M}O_2$ to estimate SMR, regardless of activity level, a method normally

used in static respirometers, e.g., small respirometers that restrict activity level (Chabot *et al.*, 2016b). This method, used in static respirometers, requires that a large number of $\dot{M}O_2$ values are available for each individual, which was the case here. It appears that although krill were very rarely completely inactive, the cost of swimming was very low, which agrees with the relatively slow swimming velocities observed ($\sim 1 \text{ cm s}^{-1}$, see below) in our study compared to the velocities observed by Swadling *et al.* (2005) when forcing krill (*Euphausia superba*) to swim (17 cm s^{-1}).

The changes of metabolic rate with temperature followed the pattern observed in other investigations (Figure 18). Saborowski *et al.* (2002) showed that metabolic rate of *M. norvegica* varied according to temperature conditions in the water column, which are closely related to geographical locations and seasonal conditions. However, data on *M. norvegica* in the LSLE were remarkably well correlated to data obtained on *M. norvegica* populations from the Clyde Sea (summer and winter; Saborowski *et al.*, 2002), the Ligurian Sea (summer; Saborowski *et al.*, 2002), and the Kongsfjord (spring and autumn; Huenerlage and Buchholz, 2015). Nonetheless, the lack of methodological standardization in measuring oxygen uptake in small crustaceans makes the comparison or the interpretation with literature data difficult. Studies varied in the duration of a) exposure to the experimental temperature and of b) the whole experiment, and/or the type of respirometer and the volume of the respirometer, which influence both the precision of the determination of oxygen uptake and the ability of the animals to swim. In particular, the ability to measure changes in dissolved oxygen in small respirometers has changed considerably during the last 40 years. This finding may explain the high oxygen uptake measured for *M. norvegica* and *T. raschii* from the Gulf of St. Lawrence by Sameoto (1976) compared to this study. For *T. raschii*, data on metabolic rates are very scarce. However, the metabolic rate of *T. raschii* captured in the LSLE was similar to the one of *T. raschii* from Kongsfjord, where the upper pejus temperature was defined as $\sim 12 \text{ }^\circ\text{C}$ for *Thysanoessa* spp. (Huenerlage and Buchholz, 2015). In the present study, SMR of

T. raschii seemed to reach a plateau close to 12 °C, in agreement with [Huenerlage and Buchholz \(2015\)](#).

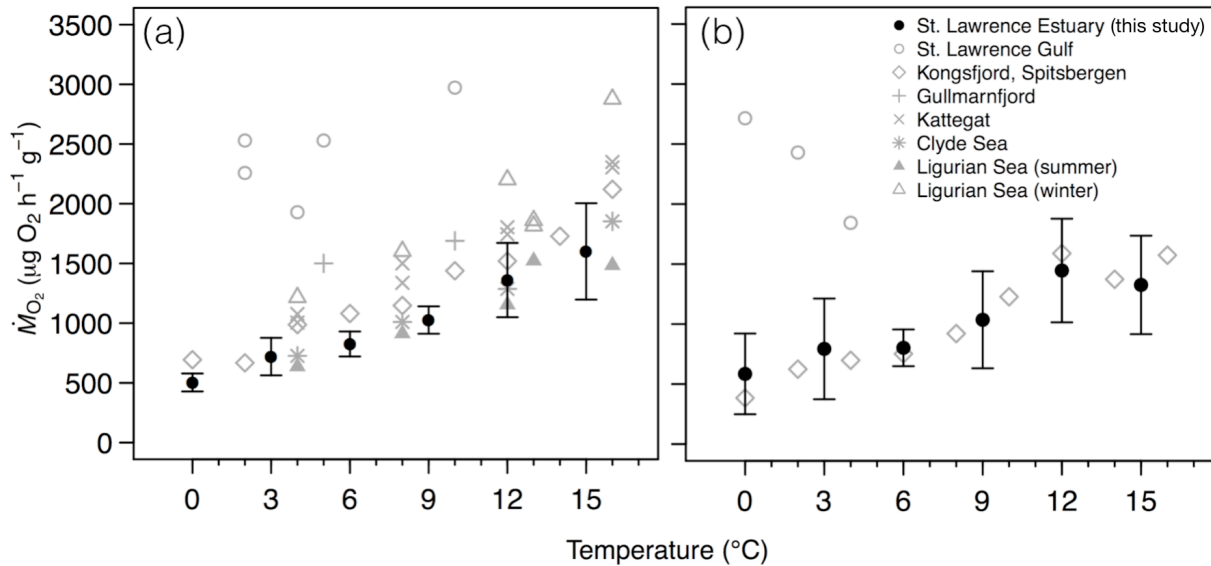


Figure 18: Comparison to literature. Oxygen uptake ($\dot{M}O_2$, $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g dry weight}^{-1}$) in relation to water temperature for (a) *M. norvegica* and (b) *T. raschii*. Black dots represent standard metabolic rate of each species in this study. Error bars represent the 95 % confidence interval. Grey symbols represent routine metabolic rate of both species of krill in different locations: Gulf of St. Lawrence (spring, summer and winter; rates calculated for 10 mg animals; [Sameoto, 1976](#)); Kongsfjord, Spitsbergen (spring and autumn; [Huenerlage and Buchholz, 2015](#)); Gullmarnfjord (summer and winter; [Hirche, 1984](#); [Thillart et al., 1999](#)); Kattegat (summer and winter; [Saborowski et al., 2000, 2002](#)); Clyde sea (summer and winter; [Saborowski et al., 2002](#)); Ligurian sea (spring, summer and winter; [Mayzaud, 1973](#); [Salomon et al., 2000](#); [Saborowski et al., 2002](#)). Values from [Thillart et al. \(1999\)](#) and [Huenerlage and Buchholz \(2015\)](#) were converted applying a fresh to dry weight conversion factor of 22 %, estimated from our data.

Surprisingly, the energy requirements for mass-specific SMR were the same for *M. norvegica* and *T. raschii*. In general, one would expect larger organisms to consume less oxygen than smaller ones; as the relationship between SMR and body mass is linear after logarithmic transformation of the two variables and the slope, b , is called the mass

exponent. Many studies found slopes of ~ 0.75 , especially for endothermic animals (for a review, see [Schmidt-Nielsen, 1984](#)). In fishes, the slope is typically between 0.8 and 0.9 ([Winberg, 1960](#); [Steffensen et al., 1994](#); [White et al., 2006](#); [Lefevre et al., 2017](#)). For crustaceans, and specifically euphausiids, the mass-exponent are more variable and fluctuate from less than 0.24 to over 1.0 and from 0.52 to 1.16, respectively ([Altman and Dittmer, 1968](#); [Opalinski, 1991 in Van Ngan et al., 1997](#)), although values for euphausiids tend to be in the upper part of this range (~ 1 , e.g. [Paranjape, 1967](#); [Small and Hebard, 1967](#); [Harding, 1977](#); [Van Ngan et al., 1997](#)). In this study, the mass-exponent was 1.03 for *M. norvegica* and 0.7 for *T. raschii* (see annexe 7). When oxygen uptake is expressed *per* unit of mass, however, the relationship with body mass has a slope of $b-1$. Most species have $b < 1$ so that smaller individuals consume more energy per unit tissue than larger ones ([Schmidt-Nielsen, 1984](#)). In this study, body mass had little influence on our measurements of mass-specific $\dot{M}O_2$ because $b-1$ was almost zero (0.03) for *M. norvegica*, and the range of masses was narrow for *T. raschii*, although the slope was a bit steeper (-0.25). For *M. norvegica* in particular, $\dot{M}O_2$ (energy demand) was quasi-proportional to the body size. Furthermore, for a similar body size (individuals from 22 to 26 mm), both species showed similar mass-specific SMRs.

We expected spontaneous activity to be sufficient to estimate MMR in these two species, because spontaneous activity sometimes results in higher $\dot{M}O_2$ than chasing in some fishes and crustaceans (e.g. [Beamish, 1964](#); [Torres et al., 1982](#); [Torres and Childress, 1983](#); [Houlihan et al., 1984, 1985](#); [Lucas and Priede, 1992](#); [Zimmermann and Kunzmann, 2001](#); [Dupont-Prinet et al., 2013a,b](#)). However, the maximum $\dot{M}O_2$ for *M. norvegica* and *T. raschii* was not always obtained when maximum spontaneous swimming activity was observed. The maximum $\dot{M}O_2$ could have induced by an uncontrolled external stress during experiment. Furthermore, spontaneous swimming activity levels were not especially high and likely not very costly (see below). Another reason to consider why the MMRs measured in this study might be too low is that the factorial aerobic scope ~ 2 (FAS, i.e.

MMR divided by SMR) estimated in this study was very low for both species of krill. FAS facilitates the comparison of aerobic scope between species with very different SMRs. Most species of fish, shrimp and crabs usually have $FAS > 3$ (Figure 19). In highly active species, the FAS is usually even higher than in the Antarctic krill (*Euphausia superba*) which has a FAS of ~ 6 (Swadling *et al.*, 2005). Hence, MMR and AS were likely underestimated in which case no inference about the complete thermal niche can be made from the relationship, or lack of, between AS and temperature.

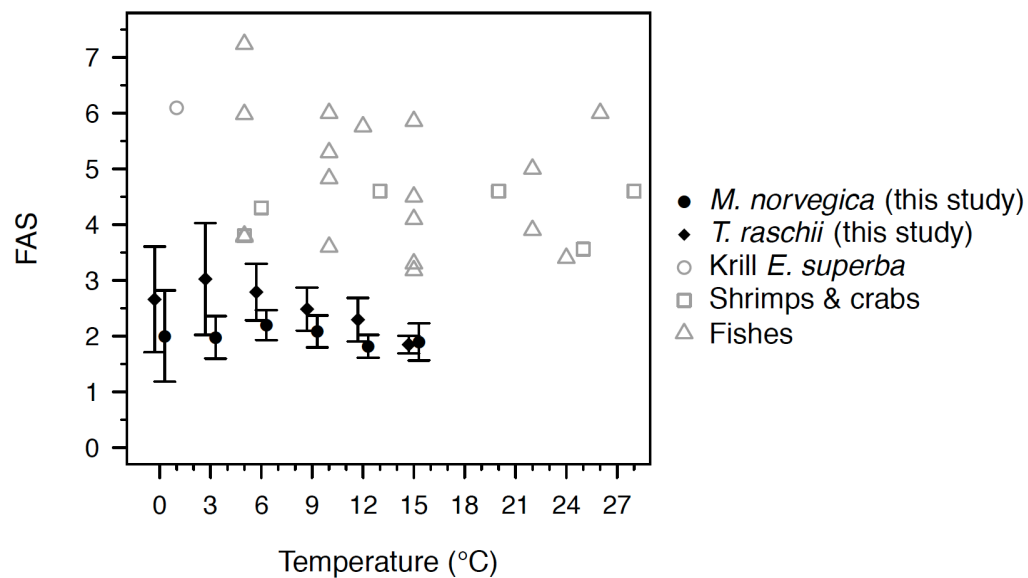


Figure 19: Comparison to literature. Factorial aerobic scope (MMR/SMR = FAS) in relation to the temperature for both species. Black dots represent data of each species from the lower SLE, in this study. Grey symbols represent FAS of different organisms: krill *E. superba* (Swadling *et al.*, 2005); penaeid prawn (Dall, 1986); northern shrimp (Dupont-Prinet *et al.*, 2013a; Chabot D., unpublished data); blue crab (Booth and McMahon, 1992); pink salmon (Clark *et al.*, 2011); goldfish (Fry and Hart, 1948); rainbow trout (Rosewarne *et al.*, 2016); Atlantic cod (Schurmann and Steffensen, 1997); zebra fish (Lucas and Priede, 1992); brook trout (Chabot D., *comm. pers.*); mulloay (Fitzgibbon *et al.*, 2007); speckled trout (Graham, 1949); and flounder, common dab and lemon sole (Duthie, 1982).

2.5.2 The effect of a temperature increase on spontaneous swimming activity in *M. norvegica* and *T. raschii*

Both species showed similar mean maximum swimming speeds ($\sim 1 \text{ cm s}^{-1}$), even at $15 \text{ }^\circ\text{C}$. However, according to literature data these species of krill can swim faster (ranging between 2.0 and 6 cm s^{-1} ; Table 3). Most of data available were obtained from *in situ* or laboratory experiments using groups of krill, whereas our method considered individual krill, making comparisons more difficult. It is possible that a group effect (e.g. interactions between individuals, the cohesion of group) *in situ* permits faster swimming speeds (Kils, 1981). Furthermore, in some studies animals were forced to swim counter-current (Kils, 1981; Swadling *et al.*, 2005), while here we focussed on the measurement of spontaneous swimming activity.

Table 3: Swimming speed comparisons of three euphausiids, *M. norvegica*, *T. raschii* and *E. superba* from Acoustic Doppler Current Profilers (ADCP) measurements obtained *in situ* or from experiments in laboratory. Swimming speed is expressed in cm s^{-1} and body length s^{-1} (BL s^{-1}). Mean body length used: 40 mm for *M. norvegica* from Tarling (2010), 24 mm for *T. raschii* from Harding (1977) and 54 mm for *E. superba* from Hirche (1983).

Species	Speed (cm s^{-1})	Speed (bl s^{-1})	References	Data
<i>M. norvegica</i> <i>T. raschii</i>	1.0	0.25 0.42	Present study	Experiments in laboratory: maximal spontaneous swimming activity into individual annular respirometer
<i>M. norvegica</i>	2.5	0.63	Buchholz <i>et al.</i> (1995)	<i>In situ</i> : ADCP measurements, migratory vertical velocity
<i>M. norvegica</i>	2.5 – 3.6	0.63 – 0.90	Hardy and Bainbridge (1954)	Experiments in laboratory: experimental observations on vertical migrations (upward and downward, respectively)

<i>M. norvegica</i>	2.8	0.70	Cochrane <i>et al.</i> (1994)	In situ: ADCP measurements (deeper, < 100 m)
<i>M. norvegica</i>	3.0	0.75	Tarling <i>et al.</i> (1998)	In situ: ADCP measurements
<i>M. norvegica</i>	3.5 – 10	0.88 – 2.50	Klevjer and Kaartvedt (2011)	<i>In situ</i> : ADCP measurements
<i>M. norvegica</i>	4.0	1.00	Cochrane <i>et al.</i> (1991)	<i>In situ</i> : ADCP measurements (shallower, > 100 m)
<i>M. norvegica</i>	2.0 – 6.0	0.50 – 1.50	Heywood (1996)	<i>In situ</i> : ADCP measurements
<i>T. raschii</i>	2.0 – 4.5	0.83 – 1.88	Price (1989)	Experiments in laboratory: mesocosm
<i>T. raschii</i>	4.5	1.87	McQuinn I., <i>comm. pers.</i>	<i>In situ</i> : ADCP measurements
<i>E. superba</i>	13.0 – 15.0	2.41 – 2.77	Kils (1981, 1983)	<i>In situ</i> and experiments in aquaria: observations of the swimming behaviour, group of krill
<i>E. superba</i>	17.0	3.15	Swadling <i>et al.</i> (2005)	Experiments in laboratory: group of krill counter-current, at six different current speeds

The net cost of locomotion was remarkably similar in both krill species, even though *M. norvegica* is ~ twice as long as *T. raschii* (mean of body length: 40 mm and 24 mm, respectively). The low spontaneous swimming activity levels observed were not very costly in terms of energy (only ~ 0.03 $\mu\text{g O}_2 \text{ cm}^{-1} \text{ g}^{-1}$), which makes sense in species that swim quasi-continuously. These results are in agreement with the study of Kils (1981) on *E. superba* showing that swimming activity between 0 and 13 cm s^{-1} (or ~ 2.4 body length s^{-1}) did not affect the “standard metabolism”. However, as mentioned above, krill are able to swim faster (e.g. 3.1 body length s^{-1} for *E. superba*, Swadling *et al.*, 2005; Table 3), and these should involve an energetic cost above SMR (i.e. increase the cost of ventilation and circulation to swim).

The swimming speeds observed in this study were lower than maximal speed of krill observed elsewhere (see above). However, the swimming speed can change due to the temperature. The mean maximum spontaneous swimming speed of *M. norvegica* was reduced near zero at 0 °C. Furthermore, it was difficult to maintain them longer than 48 h at this low temperature, as mortality increased afterwards (personal obs.). This low temperature seems then to be below the lower critical temperature of *M. norvegica*. There are few studies documenting the relationship between swimming speed and temperature in krill (e.g. [Torres and Childress, 1983](#)). Nonetheless, circadian changes in vertical distribution of krill in relation to ambient temperature in the LSLE indicate that they were not impeded by the naturally occurring thermal boundaries, but a decrease in their swimming speed was observed at low temperatures ([Simard et al., 1986](#)). Regarding the daytime distribution of krill biomass in relation to temperature showed that *M. norvegica* is absent at temperatures below 1.3 °C ([Plourde et al., 2014](#); [McQuinn et al., 2015](#)), suggesting that this species would avoid cold zones, which is in agreement with the results obtained at 0 °C of the present study. In contrast, the mean maximum spontaneous swimming speed of *T. raschii* was not influenced by temperature, indicating that the lower critical temperature was not reached in our study. In accordance to that mean daytime biomass distribution of *T. raschii* was found in colder water (reaching 0.5 - 1 °C) than *M. norvegica* in the LSLE ([McQuinn et al., 2015](#)).

2.5.3 Ecological consequence of temperature in *M. norvegica* and *T. raschii*

Physiological data from the present study suggest potentially overlapping distributions of *M. norvegica* and *T. raschii* in the temperature range of 3-15°C and avoidance of colder waters by *M. norvegica*. However, distinct vertical daytime distribution patterns of *M. norvegica* and *T. raschii* are found in the LSLE, with very restricted overlap.

M. norvegica is mostly found below the cold intermediate layer (CIL) at temperatures between 1.3 and 4.2 °C, whereas *T. raschii* aggregates in water masses less deep of -0.7 to 3.5 °C (Plourde *et al.*, 2014; McQuinn *et al.*, 2015). Both species perform diel vertical migrations (DVM) ascending to the surface layers during night time (Mauchline, 1980; Simard *et al.*, 1986; Greene *et al.*, 1992; Buchholz *et al.*, 1995; Onsrud and Kaartvedt, 1998; Sourisseau *et al.*, 2008). During DVM, *M. norvegica* has to cross the CIL (< 1 °C) to reach the surface layer, a temperature that is likely close to the lower critical temperature according to our results. However, they would only need approximately 40 min with an estimated swimming speed of 3 cm s⁻¹ (McQuinn I., *comm. pers.*; Tarling, 2010) to cross the CIF (75 m, < 1 °C; Galbraith *et al.*, 2016). This transition time to cross the CIL was very short in comparison to the time *M. norvegica* in our experiments spent at 0 °C (i.e. > 24 h, duration of exposure period at this temperature and into respirometers). A short exposure to cold temperature should not be critical, but if *M. norvegica* would stay longer at 0 °C, its swimming activity could be affected.

Both species showed tolerance to a wide temperature range and still showed high performances of spontaneous swimming activity at the highest temperature tested (15 °C), even though 15 °C is rarely encountered in the surface layer of the LSLE (Galbraith *et al.*, 2013). This finding suggests the occurrence of high physiological plasticity in both species and might suggest that the higher critical temperature is above 15 °C. However, high mortality rate of *M. norvegica* was observed when specimens of the same species from Kattegat were exposed to 15 °C (Buchholz *et al.*, 1995), suggesting that, for these populations, the krill reached their upper thermal tolerance limit and would not migrate into the surface layer at 14-15 °C. These differences in temperature tolerance can probably be attributed to differences among distinct genetic populations of *M. norvegica* (Patarnello *et al.*, 2010). The arcto-boreal *T. raschii* rarely encounter 15 °C in the LSLE, however in other nearby regions, such as the Gulf of Maine, they are regularly exposed to summer surface temperatures reaching 15 °C (Mauchline, 1980; Everson, 2000; Richaud *et al.*,

2016). Thus, the capacity to cope with temperatures of 15 °C could be inherent to the species as part of their physiological plasticity.

2.5.4 Acknowledgments

We are grateful to Pierre Joly and Jean-François St-Pierre for their help in bringing back live krill to the laboratory. We are thankful to Luc Beaudin and Jean-Philip Lapierre for their help with the control of temperature and the design of the system and software to measure spontaneous swimming activity. We also acknowledge Roger Pigeon and Jacques Saint-Pierre for spending time to optimize the detection of activity, and Georges Kopp for creating racetrack for krill! Thanks to Québec-Océan and UQAR for their scientific support and scholarships. This project was financed by the NSERC Strategic Project Grant 447363 to GW and DC.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les résultats de ce projet ont fourni de nouvelles informations sur l'écophysiologie de deux espèces de krill provenant de l'Estuaire Maritime du Saint-Laurent (EMSL). La conception de respiromètres adaptés à chaque espèce de krill ne s'est pas fait sans heurt et a nécessité plus de temps que prévu. Néanmoins, grâce à la collaboration de nombreuses personnes, les résultats obtenus sont plus que satisfaisants. Tel que vu dans le Chapitre 2, *M. norvegica* et *T. raschii* ont augmenté leurs taux métaboliques standard et maximal (TMS et TMM) de façon similaire entre 0 °C et 15 °C, suggérant une grande plasticité physiologique. De plus, le TMS fourni dans cette étude est l'un des plus bas taux métaboliques actuellement connus pour ces espèces. En effet, il est facile de surestimer le TMS surtout pour un animal nageant en quasi-permanence (Chabot *et al.*, 2016b). Nous avons donc utilisé deux méthodes (extrapolation à zéro activité et méthode utilisée en respiromètre statique) qui n'ont pas montré de différence sur l'estimation du TMS. En comparant à la littérature, ces valeurs sont parmi les plus basses disponibles pour ces espèces de krill. En ce qui concerne l'activité spontanée, *M. norvegica* a montré une vitesse de nage quasiment nulle à 0 °C suggérant que cette température est en deçà de la température critique inférieure pour cette espèce. Cette dernière aurait donc tendance à éviter les températures de la couche intermédiaire froide (CIF, < 1 °C) de l'EMSL, ce qui concorde avec les observations faites sur sa distribution verticale de jour (Plourde *et al.*, 2014). À l'inverse, l'activité spontanée de *T. raschii* n'a pas été influencée par la température. Les demandes énergétiques associées à l'activité spontanée ($\sim 1 \text{ cm s}^{-1}$) des deux espèces de krill ont été faibles confirmant les faibles coûts associés à la nage quasi-permanente, du moins aux faibles vitesses observées dans les respiromètres. Enfin, aucune

des deux espèces n'a montré de baisse de performance métabolique ou de baisse d'activité spontanée à 15 °C, malgré le fait que cette température soit rarement rencontrée dans la couche de surface de l'EMSL. La température critique supérieure de *M. norvegica* et *T. raschii* provenant de l'EMSL pourrait donc dépasser 15 °C. Néanmoins, la tolérance à la température peut différer selon la population considérée (ex. *M. norvegica* dans le Kattegat ; [Buchholz et al., 1995](#)) et la capacité à faire face à des températures de 15 °C pourrait être inhérente à l'espèce (ex. *T. raschii* dans le Golfe du Maine ; [Mauchline, 1980](#); [Everson, 2000](#); [Richaud et al., 2016](#)).

Ce type de données physiologiques individuelles est nécessaire pour paramétrer et rendre plus réaliste les modèles. D'autres chercheurs faisant partie du projet sur « la production du krill et son importance trophique dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent: vers une gestion écosystémique des stocks de krill » utiliseront ces données pour leurs modèles biophysiques (spécifique à l'espèce). Plus spécifiquement, les dépenses énergétiques obtenues pour *M. norvegica* et *T. raschii*, au cours de ce projet de maîtrise, seront très utiles pour les modèles de dynamique des populations (production et transport du krill) dans l'Estuaire et le Golfe du Saint-Laurent.

LIMITES DE L'ÉTUDE

La niche thermique, correspondant à la fenêtre de tolérance thermique spécifique à chaque organisme ([Pörtner, 2001](#)), n'a malheureusement pu être estimée pour *M. norvegica* et *T. raschii*. De ce fait, les hypothèses émises n'ont pas pu être testées. Plusieurs éléments importants nous ont forcés à conclure que le TMM a été sous-estimé : (1) le faible registre aérobie factoriel (FAS ~ 2) alors que la plupart des poissons, crevettes et crabes ont habituellement un FAS > 3; (2) une faible vitesse de nage spontanée dans les respiromètres

($\sim 1 \text{ cm s}^{-1}$) comparée aux vitesses connues dans la littérature pour ces espèces (ex. 6 cm s^{-1} pour *M. norvegica* et 4.5 cm s^{-1} pour *T. raschii*) ; (3) la faible relation obtenue entre $\dot{M}O_2$ et l'activité de nage spontanée (même parfois négative pour certains organismes, voir annexe 8). De plus, le $\dot{M}O_2$ maximal n'a pas toujours été observé lors de l'activité spontanée maximale du krill, donc le vrai TMM, à vitesse maximale, n'a pas été atteint.

Pour l'ensemble de la gamme de température étudiée ($0 \text{ }^\circ\text{C}$ à $15 \text{ }^\circ\text{C}$), seuls les individus survivants et encore actifs dans les bassins ont été utilisés pour les expériences. Ces individus survivants auraient pu être plus tolérants qu'un individu moyen, il serait donc intéressant de réaliser une expérience de survie à chaque température. Ceci permettrait de voir si la température a un effet sur la survie plus prononcé que ce que nous avons pu observer avec les taux métaboliques. De plus, il a été difficile de garder le krill en vie à $0 \text{ }^\circ\text{C}$ pendant plusieurs semaines, en particulier pour l'espèce *M. norvegica* (mortalité importante entre 48 h et 72 h). La période d'acclimatation minimale pour l'ensemble des températures a donc dû être modifiée de 48 h à 24 h. Il serait opportun de vérifier s'il est pertinent d'acclimater ces espèces aux températures cibles avant de mesurer leur métabolisme, étant donné qu'elles sont exposées à des gradients thermiques importants à chaque jour via leurs migrations verticales circadiennes.

SUGGESTIONS D'AMÉLIORATIONS DES RESPIROMÈTRES

Le rapport de volume entre le respiromètre et l'animal pourrait être augmenté pour *M. norvegica* et réduit pour *T. raschii*. Un effet de masse a été révélé à partir des analyses statistiques indiquant que les gros individus *M. norvegica* nageaient moins vite que les plus petits. Il semblerait donc que les gros animaux soient à l'étroit dans les respiromètres. À l'inverse, pour *T. raschii*, les individus utilisés lors de l'échantillonnage étaient plus petits que ceux utilisés pour le calcul du volume de l'animal (issus de la littérature). Il y a deux

inconvénients possibles à l'utilisation de respiromètres plus grands qu'il n'était nécessaire. Le premier est qu'il pourrait survenir une diminution de la précision des mesures de consommation d'oxygène. Ce ne fut pas le cas, car cette précision est habituellement estimée à partir des valeurs de R^2 des pentes décrivant la diminution de la teneur en oxygène dans les respiromètres avec le temps durant les périodes où les respiromètres sont fermés, et les R^2 étaient supérieurs à 0.95. Mais le second inconvénient est que les organismes pouvaient se retourner dans le respiromètre et inverser leur direction de nage, ce qui a compliqué inutilement les analyses. Dans cette optique, plusieurs modèles de respiromètres à différents diamètres internes pourraient être construits.

De plus, la pompe péristaltique permettant l'homogénéisation à l'intérieur du respiromètre annulaire devrait être conçue différemment. Cette pompe a été modifiée de façon à la rendre submersible, cependant elle nécessite beaucoup d'entretien à court terme. Il serait donc avantageux de réfléchir à un nouveau système de mélange qui soit efficace tout en nécessitant moins d'entretien.

PERSPECTIVES

Nos connaissances sur l'écophysiologie de ces deux espèces de krill, *M. norvegica* et *T. raschii*, sont encore limitées et beaucoup de questions restent en suspens. D'autres expériences pourraient être envisagées pour améliorer nos connaissances sur le krill du Saint-Laurent. Il serait intéressant pour la suite de ce projet de forcer *M. norvegica* et *T. raschii* à nager plus vite et d'élargir la gamme de températures (> 15 °C). La nage forcée serait obtenue en faisant varier le débit d'eau dans le respiromètre³ (ex. [Swadling et al.](#),

³ Une autre alternative serait de pourchasser ces deux espèces avant de les mettre dans le respiromètre. Cette méthode est déjà utilisée et approuvée chez d'autres espèces, telles que la crevette nordique ([Dupont-Prinet et al., 2013a](#); [Chabot et al., 2016b](#)).

2005), ce qui permettrait d'estimer (1) un TMM provenant de l'activité de nage, afin de déterminer la niche thermique et (2) les coûts de l'activité à vitesses plus élevées. Cette approche permettrait d'obtenir de meilleures relations entre le taux métabolique et la vitesse de nage. Il serait ainsi possible de confirmer, par extrapolation à une vitesse nulle, le taux métabolique standard estimé à différentes températures pour les deux espèces dans la présente étude.

Même si la température est un facteur important pour les espèces ectothermes, en particulier dans un contexte de changements climatiques, d'autres problématiques liées à l'hypoxie et à l'acidification du milieu sont présentes dans l'EMSL (Gilbert *et al.*, 2005; Bourgault *et al.*, 2012). Les effets de tels changements environnementaux (moins d'oxygène dissous et baisse du pH) sur ces deux espèces sont encore méconnus. Toutefois, les performances (ex. croissance, reproduction) des organismes pourraient être réduites (Pörtner et Farrell, 2008). En effet, le manque d'oxygène est un facteur limitant pour beaucoup d'organismes (diminution de production d'ATP, d'appétit et de croissance de l'animal ; Fry, 1971; Ekau *et al.*, 2010). De plus, les organismes à carapace (tel que le krill) devraient investir plus d'énergie pour construire ou réparer cette dernière en eau acide (Kroeker *et al.*, 2010). Il serait donc intéressant de mesurer la consommation d'oxygène du krill, en faisant varier la concentration d'oxygène dissout et/ou le pH à plusieurs températures.

À plus large échelle, ces expériences pourraient être réalisées sur des individus de la même espèce provenant de différents lieux géographiques et échantillonnés à différentes saisons. Cela permettrait de comparer la plasticité physiologique et les besoins énergétiques individuels, afin de déterminer la présence de potentielles adaptations locales.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abrahamsen, M.B., Browman, H.I., Fields, D.M., and Skiftesvik, A.B. 2010. The three-dimensional prey field of the northern krill, *Meganyctiphanes norvegica*, and the escape responses of their copepod prey. *Mar. Biol.* **157**(6) : 1251–1258. doi: 10.1007/s00227-010-1405-9.
- Agersted, M.D., and Nielsen, T.G. 2016. Functional biology of sympatric krill species. *J. Plankton Res.* **38**(3) : 575–588. doi: 10.1093/plankt/fbw017.
- Altman, P.L., and Dittmer, D.S. 1968. *Metabolism*. Federation of American Societies for Experimental Biology, Bethesda, Maryland.
- Beamish, F.W.H. 1964. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. II. Influence of weight and temperature on respiration of several species. *Can. J. Zool.* **42**(1) : 177–187. doi: 10.1139/z64-016.
- Berkes, F. 1976. Ecology of euphausiids in the Gulf of St. Lawrence. *J. Fish. Res. Board Can.* **33**(1) : 1894–1905. doi: 10.1139/f76-242.
- Booth, C.E., and McMahon, B.R. 1992. Aerobic capacity of the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Physiol. Zool.* **65**(6) : 1074–1091. doi: 10.1086/physzool.65.6.30158269.
- Bourgault, D., Cyr, F., Galbraith, P.S., and Pelletier, E. 2012. Relative importance of pelagic and sediment respiration in causing hypoxia in a deep estuary. *J. Geophys. Res.* **117**(C08033) : 1–13. doi :10.1029/2012JC007902.
- Bozinovic, F., Calosi, P., and Spicer, J.I. 2011. Physiological correlates of geographic range in animals. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **42**(1) : 155–179. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102710-145055.
- Brett, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye

- salmon. *J. Fish. Res. Board Can.* **21**(5) : 1183–1226. doi: 10.1139/f64-103.
- Brett, J.R. 1972. The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids, and a comparison with other vertebrates. *Respir. Physiol.* **14**(1) : 151–170. doi: 10.1016/0034-5687(72)90025-4.
- Brown, M., Kawaguchi, S., Candy, S., Yoshida, T., Virtue, P., and Nicol, S. 2013. Long-term effect of photoperiod, temperature and feeding regimes on the respiration rates of Antarctic krill (*Euphausia superba*). *Open J. Mar. Sci.* **3**(1) : 40–51. doi: 10.4236/ojms.2013.32A005.
- Buchholz, F., Buchholz, C., Reppin, J., and Fischer, R. 1995. Diel vertical migrations of *Meganyctiphanes norvegica* in the Kattegat: comparison of net catches and measurements with Acoustic Doppler Current Profilers. *Helgoländer. Meeresunters.* **49**(1) : 849–866. doi: 10.1007/BF02368407.
- Bullock, H.T. 1955. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biol. Rev.* **30**(3) : 311–342. doi: 10.1111/j.1469-185X.1955.tb01211.x
- Chabot, D., Koenker, R., and Farrell, A.P. 2016a. The measurement of specific dynamic action in fishes. *J. Fish Biol.* **88**(1) : 152–172. doi: 10.1111/jfb.12836.
- Chabot, D., Steffensen, J.F., and Farrell, A.P. 2016b. The determination of standard metabolic rate in fishes. *J. Fish Biol.* **88**(1) : 81–121. doi: 10.1111/jfb.12845.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **31**(1) : 343–366. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343.
- Clarke, A., and Morris, D.J. 1983. Towards an energy budget for krill: the physiology and biochemistry of *Euphausia superba* Dana. *Polar Biol.* **2**(1) : 69–86. doi: 10.1007/BF00303172.
- Clark, T.D., Jeffries, K.M., Hinch, S.G., and Farrell, A.P. 2011. Exceptional aerobic scope and cardiovascular performance of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) may underlie resilience in a warming climate. *J. Exp. Biol.* **214**(1) : 3074–3081. doi:

10.1242/jeb.060517.

- Cochrane, N.A., Sameoto, D., Herman, A.W., and Neilson, J. 1991. Multiple-frequency acoustic backscattering and zooplankton aggregations in the inner scotian shelf basins. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**(1) : 340–355. doi: 10.1139/f91-046.
- Cochrane, N.A., Sameoto, D.D., and Belliveau, D.J. 1994. Temporal variability of euphausiid concentrations in a Nova Scotia shelf basin using a bottom-mounted Acoustic Doppler Current Profiler. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **107**(1) : 55–66. doi: 10.3354/meps107055.
- Dall, W. 1986. Estimation of routine metabolic rate in a penaeid prawn, *Penaeus esculentus* Haswell. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **96**(1) : 57–74. doi: 10.1016/0022-0981(86)90013-4.
- Daoud, D., Chabot, D., Audet, C., and Lambert, Y. 2007. Temperature induced variation in oxygen consumption of juvenile and adult stages of the northern shrimp, *Pandalus borealis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **347**(1) : 30–40. doi: 10.1016/j.jembe.2007.02.013.
- Descroix, A., Harvey, M., Roy, S., and Galbraith, P.S. 2005. Macrozooplankton community patterns driven by water circulation in the St. Lawrence marine system, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **302**(1) : 103–119. doi: 10.3354/meps302103.
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C., and Martin, P.R. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **105**(18) : 6668–6672. doi: 10.1073/pnas.0709472105.
- DFO. 2012. Ecosystem research initiative advisory report: forage species responsible for the presence of blue whales (*Balaenoptera musculus*) in the St. Lawrence Estuary. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advi. Report 52. Fisheries and Oceans Canada, Quebec.
- Dillon, M.E., Wang, G., and Huey, R.B. 2010. Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature*, **467**(1) : 704–706. doi: 10.1038/nature09407.

- Dunson, W.A., and Travis, J. 1991. The role of abiotic factors in community organization. *Am. Nat.* **138**(5) : 1067–1091. doi: 10.2307/2678832.
- Dupont-Prinet, A., Pillet, M., Chabot, D., Hansen, T., Tremblay, R., and Audet, C. 2013a. Northern shrimp (*Pandalus borealis*) oxygen consumption and metabolic enzyme activities are severely constrained by hypoxia in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **448**(1) : 298–307. doi: 10.1016/j.jembe.2013.07.019.
- Dupont-Prinet, A., Vagner, M., Chabot, D., and Audet, C. 2013b. Impact of hypoxia on the metabolism of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **70**(1) : 461–469. doi: 10.1139/cjfas-2012-0327.
- Duthie, G.G. 1982. The respiratory metabolism of temperature-adapted flatfish at rest and during swimming activity and the use of anaerobic metabolism at moderate swimming speeds. *J. Exp. Biol.* **97**(1) : 359–373.
- Ekau, W., Auel, H., Pörtner, H.-O., and Gilbert, D. 2010. Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish). *Biogeosciences*. **7**(5) : 1669–1699. doi: 10.5194/bg-7-1669-2010.
- Elton, C. 1927. The animal community. *In* Animal ecology. *Edited by* J.S. Huxley. The Macmillan Company, New-York, pp. 50–70.
- Everson, I. 2000. Krill biology, ecology and fisheries. Blackwell Science Ltd, Cambridge.
- Fitzgibbon, Q.P., Strawbridge, A., and Seymour, R.S. 2007. Metabolic scope, swimming performance and the effects of hypoxia in the mulloway, *Argyrosomus japonicus* (Pisces: Sciaenidae). *Aquaculture*. **270**(1) : 358–368. doi: 10.1016/j.aquaculture.2007.04.038.
- Fox J. and Weisberg S. 2011. An R companion to applied regression. Thousand Oaks CA: Sage. Available from: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion> [accessed 4 August 2017].
- Frank, T.M., and Widder, E.A. 1999. Comparative study of the spectral sensitivities of

- mesopelagic crustaceans. *J. Comp. Physiol. A.* 185(1) : 255–265. doi: 10.1093/icb/43.4.559.
- Frappell, P.B., and Butler, P.J. 2004. Minimal metabolic rate, what it is, its usefulness, and its relationship to the evolution of endothermy: a brief synopsis. *Physiol. Biochem. Zool.* 77(6) : 865–868. doi: 10.1086/425191.
- Fry, F.E.J. 1947. Effects of the environment on animal activity. *Publ. Onta. Fish. Res. Lab.* 68(1) : 1–62.
- Fry, F.E.J., and Hart, J.S. 1948. The relation of the temperature to oxygen consumption in the goldfish. *Biol. Bull.* 94(1) : 66–77. doi: 10.2307/1538211.
- Fry, F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. *In Fish physiology. Edited by W.S. Hoar and D.J. Randall. Academic Press New-York Vol. 6.* pp. 1–98. doi: 10.1016/S1546-5098(08)60146-6.
- Galbraith, P.S. 2006. Winter water masses in the Gulf of St. Lawrence. *J. Geophys. Res.* 111(C06022) : 1–23. doi: 10.1029/2005JC003159.
- Galbraith, P.S., Larouche, P., Chassé, J., and Petrie, B. 2012. Sea-surface temperature in relation to air temperature in the Gulf of St. Lawrence: Interdecadal variability and long term trends. *Deep-Sea Res. Pt. II: Top. Stud. Oceanogr.* 77(1) : 10–20. doi: 10.1016/j.dsr2.2012.04.001.
- Galbraith, P.S., Chassé, J., Larouche, P., Gilbert, D., Brickman, D., Pettigrew, B., Devine, L., Lafleur, C. 2013. Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2012. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2013/026.
- Galbraith, P.S., Chassé, J., Caverhill, C., Nicot, P., Gilbert, D., Pettigrew, B., Lefaivre, D., Brickman, D., Devine, L., and Lafleur, C. 2016. Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2015. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2016/056.
- García, H.E., and Gordon, L.I. 1992. Oxygen solubility in seawater: better fitting equations. *Limnol. Oceanogr.* 37(6) : 1307–1312. doi: 10.4319/lo.1992.37.6.1307.

- Gavrilchuk, K., Lesage, V., Ramp, C., Sears, R., Bérubé, M., Bearhop, S., and Beauplet, G. 2014. Trophic niche partitioning among sympatric baleen whale species following the collapse of groundfish stocks in the Northwest Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **497**(1) : 285–301. doi: 10.3354/meps10578.
- Gilbert, D., and Pettigrew, B. 1997. Interannual variability (1984-1994) of the CIL core temperature in the Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**(suppl. 1) : 57–67. doi: 10.1139/f96-160.
- Gilbert, D., Sundby, B., Gobeil, C., Mucci, A., and Tremblay, G.-H. 2005. A seventy-two-year record of diminishing deep-water oxygen in the St. Lawrence estuary: the northwest Atlantic connection. *Limnol. Oceanogr.* **50**(5) : 1654–1666. doi: 10.4319/lo.2005.50.5.1654.
- Graham, J.M. 1949. Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis*. *Can. J. Res.* **27d**(5) : 270–288. doi: 10.1139/cjr49d-024.
- Gravel, D., Guichard, F., and Hochberg, M.E. 2011. Species coexistence in a variable world. *Ecol. Lett.* **14**(8) : 828–839. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01643.x.
- Greene, C.H., Widder, E.A., Youngbluth, M.J., Tamse, A., and Johnson, G.E. 1992. The migration behavior, fine structure, and bioluminescent activity of krill sound-scattering layers. *Limnol. Oceanogr.* **37**(3) : 650–658. doi: 10.4319/lo.1992.37.3.0650.
- Hanson, J.M., and Chouinard, G.A. 2002. Diet of Atlantic cod in the southern Gulf of St. Lawrence as an index of ecosystem change, 1959-2000. *J. Fish Biol.* **60**(4) : 902–922. doi: 10.1111/j.1095-8649.2002.tb02417.x.
- Harding, G.C.H. 1977. Surface area of the euphausiid *Thysanoessa raschii* and its relation to body length, weight, and respiration. *Fish. Res. Board Can.* **34**(2) : 225–231. doi: 10.1139/f77-033.
- Hardy, A.C., and Bainbridge, R. 1954. Experimental observations on the vertical

- migrations of plankton animals. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **33**(2) : 409–448. doi: 10.1017/S0025315400008456.
- Harper, J.L., Clatworthy, J.N., McNaughton, I.H., and Sagar, G.R. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution*. **15**(2) : 209–227. doi: 10.1111/j.1558-5646.1961.tb03144.x.
- Head, E. 1997. Proceeding of the workshop on ecosystem considerations for krill and other forage fisheries. *Can. Stock Ass. Proc. Ser.* 97/5. Fish. Ocea. Sci. Halifax.
- Heywood, K.J. 1996. Diel vertical migration of zooplankton in the Northeast Atlantic. *J. Plankton Res.* **18**(2), 163–184. doi: 10.1093/plankt/18.2.163.
- Hirche, H.-J. 1983. Excretion and respiration of the Antarctic krill *Euphausia superba*. *Polar Biol.* **1**(4) : 205–209. doi: 10.1007/BF00443189.
- Hirche, H.-J. 1984. Temperature and metabolism of plankton-I. Respiration of antarctic zooplankton at different temperatures with a comparison of antarctic and nordic krill. *Comp. Biochem. Physiol.* **77A**(2) : 361–368.
- Hochachka, P.W., and Somero, G.N. 1973. Strategies of biochemical adaptation. Philadelphia, London and Toronto: Saunders.
- Houlihan, D.F., Mathers, E., and El Haj, A.J. 1984. Walking performance and aerobic and anaerobic metabolism of *Carcinus maenas* (L.) in sea water at 15 °C. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **74**(3) : 211–230. doi: 10.1016/0022-0981(84)90126-6.
- Houlihan, D.F., Govind, C.K., and El Haj, A.J. 1985. Energetics of swimming in *Callinectes sapidus* and walking in *Homarus americanus*. *Comp. Biochem. Physiol.* **82A**(2) : 267–279.
- Huenerlage, L.K. 2015. Krill in the Arctic and the Atlantic—Climatic variability and adaptive capacity. PhD thesis, Berichte zur Polar- und Meeresforschung, The University of Hamburg.
- Huenerlage, K., and Buchholz, F. 2015. Thermal limits of krill species from the high-Arctic

- Kongsfjord (Spitsbergen). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **535**(1) : 89–98. doi: 10.3354/meps11408.
- Huenerlage, K., Cascella, K., Corre, E., Toomey, L., Lee, C.-Y., Buchholz, F., and Toullec, J.-Y. 2016. Responses of the arcto-boreal krill species *Thysanoessa inermis* to variations in water temperature: coupling Hsp70 isoform expressions with metabolism. *Cell Stress Chaperon.* **21**(6) : 1–13. doi: 10.1007/s12192-016-0720-6.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **22**(1) : 415–427. doi: 10.1101/SQB.1957.022.01.039.
- Hutchinson, G.E. 1961. The Paradox of the Plankton. *Am. Nat.* **95**(882) : 137–145. doi: 10.1086/282171.
- Hutchinson, G.E. 1978. An introduction to population ecology. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA. Levins,
- Kaartvedt, S. 2010. Diel vertical migration behaviour of the northern krill (*Meganyctiphanes norvegica* Sars). In *Advances in marine biology. Edited by G. Tarling.* Academic Press London. pp. 255–275. doi: 10.1016/B978-0-12-381308-4.00009-1.
- Kaartvedt, S., Lambert, T., Hjelmseth, K., and Onsrud, M.S.R. 2002. Is the omnivorous krill *Meganyctiphanes norvegica* primarily a selectively feeding carnivore? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **228**(1) : 193–204. doi: 10.3354/meps228193.
- Kils, U. 1981. Swimming behavior, swimming performance and energy balance of Antarctic krill *Euphausia superba*. *BIOMASS Sci. Ser.* **3**(1) : 1–122.
- Kils, U. 1983. Swimming and feeding of Antarctic krill, *Euphausia superba* - some outstanding energetics and dynamics - some unique morphological details. *Ber. Polarforsch.* **4**(Sdhft) : 130–155.
- Klevjer, T. A., and Kaartvedt, S. 2011. Krill (*Meganyctiphanes norvegica*) swim faster at night. *Limnol. Oceanogr.* **56**(3) : 765–774. doi: 10.4319/lo.2011.56.3.0765.

- Kroeker, K.J., Kordas, R.L., Crim, R.N., and Signh, G.G. 2010. Meta-analysis reveals negative yet variable effects of ocean acidification on marine organisms. *Ecol. Lett.* **13**(11) : 1419–1434. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01518.x.
- Lefevre, S., McKenzie, D.J., and Nilsson, G.E. 2017. Models projecting the fate of fish populations under climate change need to be based on valid physiological mechanisms. *Global Change Biol.* **23**(9) : 1–11. doi: 10.1111/gcb.13652.
- Leibold, M.A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology.* **76**(5) : 1371–1382. doi: 10.2307/1938141.
- Lucas, M.C., and Priede, I.G. 1992. Utilization of metabolic scope in relation to feeding and activity by individual and grouped zebrafish, *Brachydanio rerio* (Hamilton-Buchanan). *J. Fish Biol.* **41**(2) : 175–190. doi: 10.1111/j.1095-8649.1992.tb02648.x.
- Maps, F., Plourde, S., Lavoie, D., McQuinn, I.H., and Chassé, J. 2014. Modelling the influence of daytime distribution on the transport of two sympatric krill species (*Thysanoessa raschii* and *Meganyctiphanes norvegica*) in the Gulf of St Lawrence, eastern Canada. *ICES J. Mar. Sci.* **71**(2) : 282–292. doi: 10.1093/icesjms/fst021.
- Maps, F., Plourde, S., McQuinn, I.H., St-Onge-Drouin, S., Lavoie, D., Chassé, J., and Lesage, V. 2015. Linking acoustics and finite-time Lyapunov exponents reveals areas and mechanisms of krill aggregation within the Gulf of St. Lawrence, eastern Canada. *Limnol. Oceanogr.* **60**(6) : 1965–1975. doi: 10.1002/lno.10145.
- Mauchline, J. 1980. The biology of mysids and euphausiids. *Academic Press London, New York Toronto Sydney San Francisco.*
- Mayzaud, P. 1973. Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. II. Studies of the metabolic characteristics of starved animals. *Mar. Biol.* **21**(1), 19–28. doi: 10.1007/BF00351188.
- McQuinn, I.H., Dion, M., and St. Pierre, J.F. 2013. The acoustic multifrequency classification of two sympatric euphausiid species (*Meganyctiphanes norvegica* and

- Thysanoessa raschii*), with empirical and SDWBA model validation. ICES J. Mar. Sci. **70**(3), 636–649. doi: 10.1093/icesjms/fst004.
- McQuinn, I.H., Plourde, S., St. Pierre, J.-F., and Dion, M. 2015. Spatial and temporal variations in the abundance, distribution, and aggregation of krill (*Thysanoessa raschii* and *Meganyctiphanes norvegica*) in the lower estuary and Gulf of St. Lawrence. Prog. Oceanogr. **131**(1) : 159–176. doi: 10.1016/j.pocean.2014.12.014.
- Meyer, B., Auerswald, L., Siegel, V., Spahic, S., Pape, C., Fach, B., Teschke, M., Lopata, A.L., and Fuentes, V. 2010. Seasonal variation in body composition, metabolic activity, feeding, and growth of adult krill *Euphausia superba* in the Lazarev Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. **398**(1) : 1–18. doi: 10.3354/meps08371.
- Nelson, J. A. 2016. Oxygen consumption rate v. rate of energy utilization of fishes: a comparison and brief history of the two measurements. J. Fish Biol. **88**(1) : 10–25. doi: 10.1111/jfb.12824.
- Nelson, J. A., and Chabot, D. 2017. Energy consumption: metabolism (general). In Reference Module in Life Sciences Elsevier. pp. 1–8. doi: 10.1016/B978-0-12-809633-8.03190-3.
- Nicol, S., and Endo, Y. 1999. Krill fisheries: development, management and ecosystem implications. Aquat. Living Resour. **12**(2) : 105–120. doi: 10.1016/S0990-7440(99)80020-5.
- Nicol, S., Foster, J., and Kawaguchi, S. 2012. The fishery for Antarctic krill - recent developments. Fish Fish. **13**(1) : 30–40. doi: 10.1111/j.1467-2979.2011.00406.x.
- Onsrud, M.S.R., and Kaartvedt, S. 1998. Diel vertical migration of the krill *Meganyctiphanes norvegica* in relation to physical environment, food and predators. Mar. Ecol. Prog. Ser. **171**(1) : 209–219. doi: 10.3354/meps171209.
- Paranjape, M. A. 1967. Molting and respiration of euphausiids. Fish. Res. Board Can. **24**(6), 1229–1240. doi : 10.1139/f67-105.

- Patarnello, T., Papetti, C., and Zane, L. 2010. Genetics of northern krill (*Meganyctiphanes norvegica* Sars). In *Advances in Marine Biology*. Edited by G. Tarling. pp. 41–57. doi: 10.1016/B978-0-12-381308-4.00002-9.
- Patria, M. P., and Wiese, K. 2004. Swimming in formation in krill (Euphausiacea), a hypothesis: dynamics of the flow field, properties of antennular sensor systems and a sensory-motor link. *J. Plankton Res.* **26**(11) : 1315–1325. doi: 10.1093/plankt/fbh122.
- Pianka, E.R. 2011. The ecological niche. In *Evolutionary Ecology*. Edited by E.R. Pianka 7th edition - eBook. pp. 267–289.
- Pêches et Océans Canada 2016. Rapport sur les progrès de la mise en œuvre du programme de rétablissement du rorqual bleu (*Balaenoptera musculus*), population de l'Atlantique Nord- Ouest au Canada pour la période 2009-2014. Loi sur les espèces en péril, série de rapports sur les programmes de rétablissement. Pêches et Océans Canada, Ottawa.
- Plourde, S., McQuinn, I.H., Maps, F., St-Pierre, J.-F., Lavoie, D., and Joly, P. 2014. Daytime depth and thermal habitat of two sympatric krill species in response to surface salinity variability in the Gulf of St Lawrence, eastern Canada. *ICES J. Mar. Sci.* **71**(2) : 272–281. doi: 10.1093/icesjms/fst023.
- Pörtner, H.O. 2001. Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften.* **88**(4) :137–146. doi: 10.1007/s001140100216.
- Pörtner, H.O. 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comp. Biochem. Physiol.* **132**(4) : 739–761. doi: 10.1016/S1095-6433(02)00045-4.
- Pörtner, H.O., Bennett, A.F., Bozinovic, F., Clarke, A., Lardies, M.A., Lucassen, M., Pelster B., Schiemer F., and Stillman, J.H. 2006. Trade-offs in thermal adaptation: the need for a molecular to ecological integration. *Physiol. Biochem. Zool.* **79**(2) : 295–

313. doi: 10.1086/499986.
- Pörtner, H.O., and Farrell, A.P. 2008. Physiology and climate change. *Science*. **322**(5902) : 690–692. doi: 10.1126/science.1163156.
- Pörtner, H. O., and Knust, R. 2007. Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science*. **315**(5808) : 95–97.
- Precht, H. 1958. Concepts of the temperature adaptation of unchanging reaction systems of cold-blooded animals. *In Physiological Adaptation. Edited by C.L. Prosser. American Physiological Society, Whashington. pp. 50–78.*
- Price, H.J. 1989. Swimming behavior of krill in response to algal patches: a mesocosm study. *Limnol. Oceanogr.* **34**(4), 649–659. doi: 10.4319/lo.1989.34.4.0649.
- Prosser, L.C. 1973. *Comparative animal physiology* (3rd edn). W.B. Saunders Co. Philadelphia.
- Quinn, G.P. and Keough, M.J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*, Cambridge University Press.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <https://www.R-project.org/> [accessed 7 August 2017].
- Richaud, B., Kwon, Y., Joyce, T.M., Fratantoni, P.S., and Lentz, S.J. 2016. Surface and bottom temperature and salinity climatology along the continental shelf off the Canadian and U.S. East Coasts. *Cont. Shelf Res.* **124**(1) : 165–181. doi: 10.1016/j.csr.2016.06.005.
- Rodgers, G.G., Tenzing, P., and Clark, T.D. 2016. Experimental methods in aquatic respirometry: the importance of mixing devices and accounting for background respiration. *J. Fish Biol.* **88**(1) : 65–80. doi: 10.1111/jfb.12848.
- Rosewarne, P.J., Wilson, J.M., and Svendsen, J.C. 2016. Measuring maximum and standard metabolic rates using intermittent-flow respirometry: a student laboratory investigation

- of aerobic metabolic scope and environmental hypoxia in aquatic breathers. *J. Fish Biol.* **88**(1) : 265–283. doi: 10.1111/jfb.12795.
- Russell V.L. 2016. Least-squares means: the R package lsmeans. *J. Stat. Softw.* **69**(1) : 1-33. doi:10.18637/jss.v069.i01.
- Saborowski, R., Bröhl, S., Tarling, G., and Buchholz, F. 2002. Metabolic properties of northern krill, *Meganyctiphanes norvegica*, from different climatic zones. I. Respiration and excretion. *Mar. Biol.* **140**(3) : 547–556. doi: 10.1007/s00227-001-0730-4.
- Saborowski, R., Salomon, M., and Buchholz, F. 2000. The physiological response of northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) to temperature gradients in the Kattegat. *Hydrobiologia.* **426**(1) : 157–160. <http://doi.org/10.1023/A:1003974613473>.
- Salomon, M., Mayzaud, P., and Buchholz, F. 2000. Studies on metabolic properties in the northern krill, *Meganyctiphanes norvegica* (Crustacea, Euphausiacea): influence of nutrition and season on pyruvate kinase. *Comp. Biochem. Physiol.* **127**(4) : 505–515. doi: 10.1016/S1095-6433(00)00281-6.
- Sameoto, D.D. 1976. Respiration rates, energy budgets, and molting frequencies of three species of Euphausiids found in the Gulf of St. Lawrence. *J. Fisheries Res. Board Can.* **33**(11) : 2568–2576. doi: 10.1139/f76-301.
- Sameoto, D., Cochrane, N., and Herman, A. 1993. Convergence of acoustic, optical, and net-catch estimates of Euphausiid abundance: use of artificial light to reduce net. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**(2) : 334–346. doi: 10.1139/f93-039.
- Savenkoff, C., Comtois, S., and Chabot, D. 2013. Trophic interactions in the St. Lawrence Estuary (Canada): must the blue whale compete for krill? *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* **129**(1) : 136–151. doi: 10.1016/j.ecss.2013.05.033.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling: Why is animal size so important?* Cambridge University Press.

- Schurmann, H., and Steffensen, J.F. 1997. Effects of temperature, hypoxia and activity on metabolism of juvenile Atlantic cod. *J. Fish Biol.* **50**(6) : 1166–1180. doi: 10.1111/j.1095-8649.1997.tb01645.x.
- Sears, R., and Calambokidis, J. 2002. Update COSEWIC status report on the blue whale *Balaenoptera musculus* in Canada, in *COSEWIC assessment and update status report blue whale Balaenoptera musculus in Canada*. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada, Ottawa.
- Simard, Y., and Lavoie, D. 1999. The rich krill aggregation of the Saguenay - St. Lawrence marine park: hydroacoustic and geostatistical biomass estimates, structure, variability, and significance for whales. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**(7) : 1182–1197. doi: 10.1139/f99-063.
- Simard, Y., Lacroix, G., and Legendre, L. 1986. Diel vertical migrations and nocturnal feeding of a dense coastal krill scattering layer (*Thysanoessa raschii* and *Meganctiphanes norvegica*) in stratified surface waters. *Mar. Biol.* **91**(1) : 93–105. doi: 10.1007/BF00397575.
- Small, L.F., and Hebard, J.F. 1967. Respiration of a vertically migrating marine crustacean *Euphausia pacifica* Hansen. *Limnol. Oceanogr.* **12**(2) : 272–280. doi: 10.4319/lo.1967.12.2.0272.
- Somero, G.N. 1978. Temperature adaptation of enzymes: biological optimization through structure-function compromises. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **9**(1) : 1–29. doi: 10.1146/annurev.es.09.110178.000245.
- Sourisseau, M., Simard, Y., and Saucier, F.J. 2008. Krill diel vertical migration fine dynamics, nocturnal overturns, and their roles for aggregation in stratified flows. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **65**(4) : 574–587. doi: 10.1139/f07-179.
- Spicer, J.I., and Gaston, K.J. 2009. *Physiological diversity and its ecological implications* Blackwell Science, Oxford.

- Steffensen, J.F. 1989. Some errors in respirometry of aquatic breathers: how to avoid and correct for them. *Fish Physiol. Biochem.* **6**(1) : 49–59. doi: 10.1007/BF02995809.
- Steffensen, J.F., Bushnell, P.G., and Schurmann, H. 1994. Oxygen consumption in four species of teleosts from Greenland: no evidence of metabolic cold adaptation. *Polar Biol.*, **14**(1) : 49–54. doi: 10.1007/BF00240272.
- Stevens, E.D. 1992. Use of plastic materials in oxygen-measuring systems. *J. Appl. Physiol.* **72**(2) : 801–804.
- Strömberg, J.-O., Spicer, J.I., Liljebladh, B., and Thomasson, M.A. 2002. Northern krill, *Meganyctiphanes norvegica*, come up to see the last eclipse of the millennium? *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **82**(5) : 919–920. doi: 10.1017/S0025315402006367.
- Svendsen, J.C., Banet, A.I., Christensen, R.H.B., Steffensen, J.F., and Aarestrup, K. 2013. Effects of intraspecific variation in reproductive traits, pectoral fin use and burst swimming on metabolic rates and swimming performance in the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*). *J. Exp. Biol.* **216**(1) : 3564–3574. doi: 10.1242/jeb.083089.
- Svendsen, J.C., Tirsgaard, B., Cordero, G.A., and Steffensen, J.F. 2015. Intraspecific variation in aerobic and anaerobic locomotion: gilthead sea bream (*Sparus aurata*) and Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*) do not exhibit a trade-off between maximum sustained swimming speed and minimum cost of transport. *Front. Physiol.* **6**(43) : 1–12. doi: 10.3389/fphys.2015.00043.
- Svendsen, M.B.S., Bushnell, P.G., Christensen, E.A.F., and Steffensen, J.F. 2016. Sources of variation in oxygen consumption of aquatic animals demonstrated by simulated constant oxygen consumption and respirometers of different sizes. *J. Fish Biol.* **88**(1) : 51–64. doi: 10.1111/jfb.12851.
- Svendsen, M.B.S., Bushnell, P.G., and Steffensen, J.F. 2016. Design and setup of intermittent-flow respirometry system for aquatic organisms. *J. Fish Biol.* **88**(1) : 26–50. doi: 10.1111/jfb.12797.

- Swadling, K.M., Ritz, D.A., Nicol, S., Osborn, J.E., and Gurney, L.J. 2005. Respiration rate and cost of swimming for Antarctic krill, *Euphausia superba*, in large groups in the laboratory. *Mar. Biol.* **146**(6) : 1169–1175. doi: 10.1007/s00227-004-1519-z.
- Tarling, G.A., Matthews, J.B.L., Saborowski, R., and Buchholz, F. 1998. Vertical migratory behaviour of the euphausiid, *Meganyctiphanes norvegica*, and its dispersion in the Kattegat Channel. *Hydrobiologia.* **375**(0) : 331–341. doi: 10.1023/A:1017044602899.
- Tarling G.A., Cuzin-Roudy J., and Buchholz F. 1999. Vertical migration behaviour in the northern krill *Meganyctiphanes norvegica* is influenced by moult and reproductive processes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **190**(1) : 253–262. doi: 10.3354/meps190253.
- Tarling, G.A. 2010. *The biology of the northern krill*. Elsevier Academic Press.
- Tarling, G.A., and Thorpe, S.E. 2014. Instantaneous movement of krill swarms in the Antarctic Circumpolar Current. *Limnol. Oceanogr.* **59**(3) : 872–886. doi: 10.4319/lo.2014.59.3.0872.
- Teal, J.M., and Carey, F.G. 1967. Effects of pressure and temperature on the respiration of euphausiids. *Deep-Sea Res.* **14**(6) : 725–733. doi: 10.1016/S0011-7471(67)80009-3.
- Thillart, G.V.D., George, R.Y., and Strömberg, J.-O. 1999. Hypoxia sensitivity and respiration of the euphausiid crustacean *Meganyctiphanes norvegica* from Gullmarn, Fjord, Sweden. *Sarsia.* **84**(2) : 105–109. doi: 10.1080/00364827.1999.10420438.
- Torres, J.J., and Childress, J.J. 1983. Relationship of oxygen consumption to swimming speed in *Euphausia pacifica*. 1. Effects of temperature and pressure. *Mar. Biol.* **74**(1) : 79–86. doi: 10.1007/BF00394278.
- Torres, J.J., Childress, J.J., and Quetin, L.B. 1982. A pressure vessel for the simultaneous determination of oxygen consumption and swimming speed in zooplankton. *Deep-Sea Res.* **29**(5) : 631–639. doi: : 10.1016/0198-0149(82)90081-4.
- Tracy, R.C., and Keith, C.A. 1986. Ecological relations among space, time, and thermal niche axes. *Ecology* **67**(3) : 609–615. doi: 10.2307/1937684.

- Tremblay, N., and Abele, D. 2016. Response of three krill species to hypoxia and warming: an experimental approach to oxygen minimum zones expansion in coastal ecosystems. *Mar. Ecol.* 37(1) : 179–199. doi : 10.1111/maec.12258.
- Van Ngan, P., Gomes, V., Carvalho, P.S.M., and Passos, M.J.A.C.R. 1997. Effect of body size, temperature and starvation on oxygen consumption of antarctic krill *Euphausia superba*. *Rev. Brasil. Oceanogr.* 45(1/2) : 1–10. doi: 10.1590/S1413-77391997000100001.
- White, C. R., Phillips, N. F., and Seymour, R. S. 2006. The scaling and temperature dependence of vertebrate metabolism. *Biol. Lett.* 2(1) : 125–127. doi : 10.1098/rsbl.2005.0378.
- Winberg, G.G. 1960. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Fish. Res. Board Can.* 194(1) : 1-202.
- Zimmermann, C., and Kunzmann, A. 2001. Baseline respiration and spontaneous activity of sluggish marine tropical fish of the family Scorpaenidae. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 219(1) : 229–239.

ANNEXES

Annexe 1 : Photographie des différents prototypes de respiromètre conçus



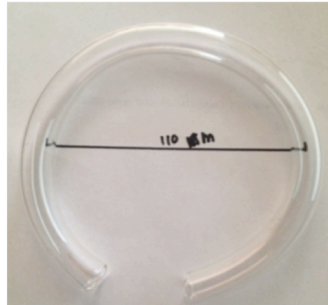
Aluminium

Volume moyen : 130 cm³



Plexiglass

Volume moyen : 27 cm³ et 100 cm³



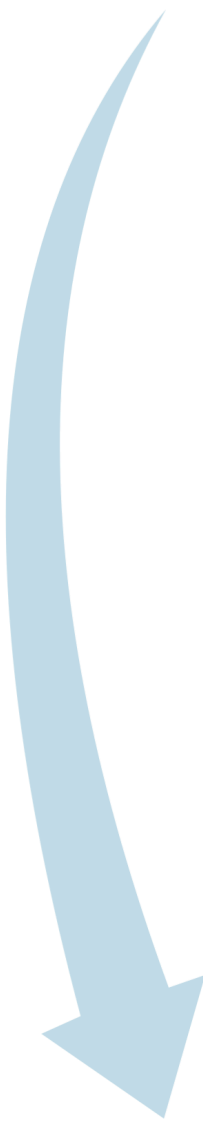
Verre

Volume moyen : 14 cm³ et 61 cm³



Verre

Volume moyen : 25 cm³ et 40 cm³



Annexe 2 : Validation du volume moyen des respiromètres

Méthode par calcul :

$$V = \underbrace{(2 \times \pi^2) \times r_1^2 \times R}_{\text{Volume d'un tore}} + \underbrace{2(\pi \times r_2^2 \times h_1) + 4(\pi \times r_3^2 \times h_2)}_{\text{Volume d'un cylindre}}$$

Avec V : volume du respiromètre (cm³) ; r_1 : petit rayon du tore (cm) ; R : grand rayon du tore (cm) ; r_2 : rayon du cylindre (cm) ; h_1 : hauteur du cylindre (cm) ; r_3 : rayon du cylindre des sorties à 45° (cm) ; h_2 : hauteur du cylindre des sorties à 45° (cm)

Méthode par pesée :

Les pesées ont été effectuées à l'aide d'une balance analytique (Mettler Toledo AG245).

Détermination de la masse de l'eau :

$$m_{eau} = m_{humide} - m_{sec}$$

Avec m_{eau} : masse de l'eau (g) ; m_{humide} : masse humide du respiromètre rempli avec de l'eau distillée (g) ; m_{sec} : masse sèche du respiromètre vide (g)

Détermination du volume d'eau, à l'aide de la formule de masse volumique :

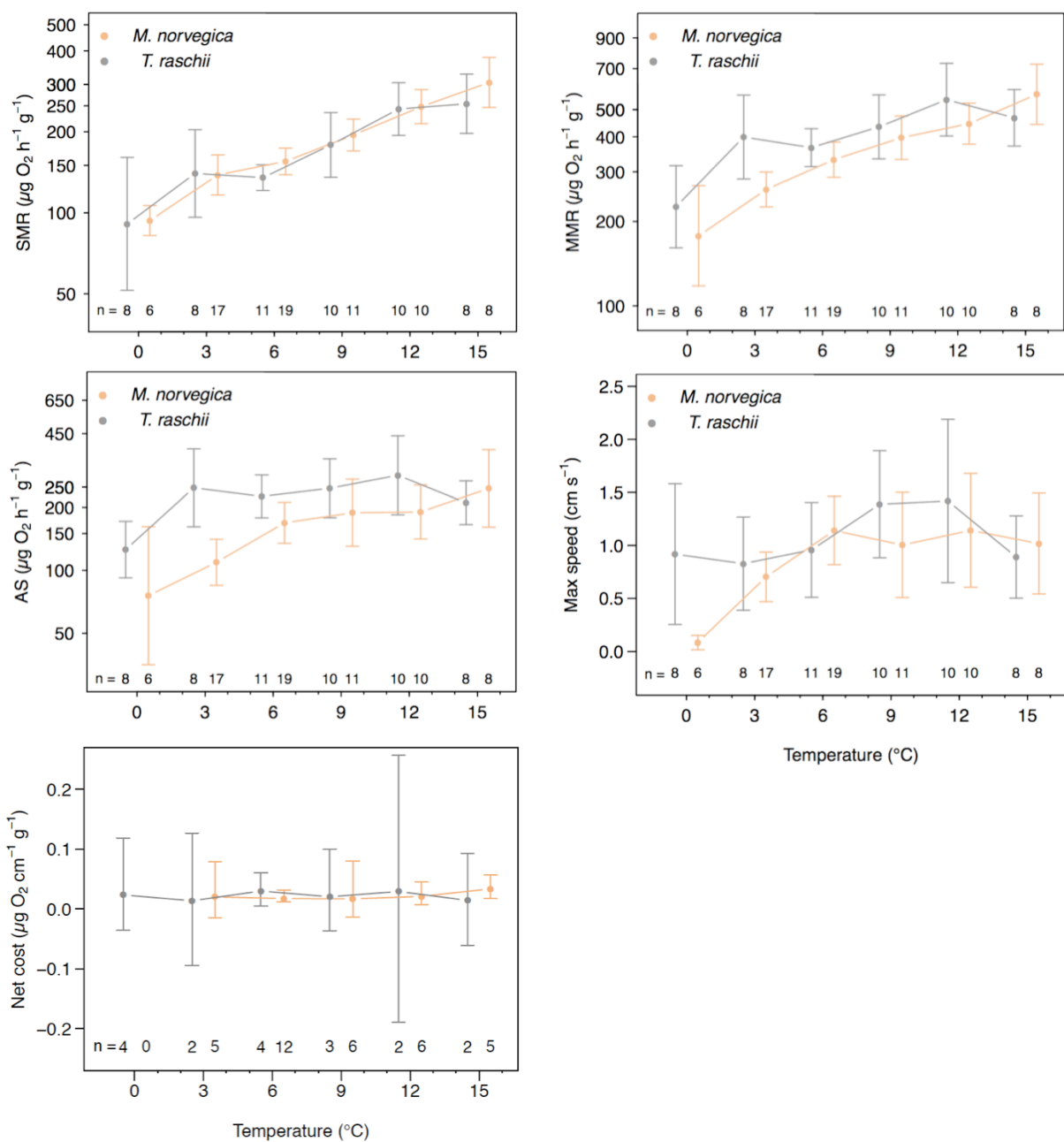
$$V_{eau} = \frac{m_{eau}}{\rho_{eau}}$$

Avec V_{eau} : volume de l'eau (cm³) ; m_{eau} : masse de l'eau (g) ; ρ_{eau} : masse volumique de l'eau (0.99748 g cm⁻³), à température moyenne de la salle (23.24 °C). La température de la salle a été prise à l'aide d'un thermomètre ayant une très bonne précision (4000 Traceable® Digital Thermometer).

Annexe 3 : Respiromètre annulaire utilisé au cours des expériences



Annexe 4 : Représentation graphique des données métaboliques (TMS, TMM, RA), la moyenne de l'activité natatoire spontanée maximale et le coût net de la locomotion en fonction de la température pour chaque espèce.



Annexe 5: Analyses statistiques des deux espèces de krill, incluant les six températures, pour les données métaboliques (TMS, TMM, RA), l'activité spontanée de nage (vitesse maximales moyennes, vitesses moyennes) et le coût net de la locomotion.

Modèle complet (Interaction double)					
SMR	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.0136	0.0136	0.7016	0.4042
Temperature	5	2.6017	0.5203	26.8818	< 0.0001
Log wet mass	1	0.00002	0.00002	0.0012	0.9720
Species: Temp.	5	0.0264	0.0053	0.2732	0.9268
Species: Log wet mass	1	0.0206	0.0206	1.0625	0.3051
Temp. : Log wet mass	5	0.1421	0.0284	1.4686	0.2066
Species: Temp. : Log wet mass	5	0.1071	0.0214	1.1071	0.3614
Residuals	102	1.9744	0.0194		
MMR	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.1505	0.1505	8.123	< 0.01
Temperature	5	1.8462	0.3692	19.9249	< 0.0001
Log wet mass	1	0.0253	0.0253	1.3644	0.2455
Species: Temp.	5	0.1940	0.0388	2.0937	0.0722
Species: Log wet mass	1	0.0153	0.0153	0.8274	0.3652
Temp. : Log wet mass	5	0.1062	0.0212	1.1457	0.3413
Species: Temp. : Log wet mass	5	0.1447	0.0289	1.5614	0.1777
Residuals	102	1.8902	0.0185		
AS	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.7692	0.7692	17.8203	< 0.0001
Temperature	5	1.6795	0.336	7.7818	< 0.0001
Log wet mass	1	0.1003	0.1003	2.3237	0.1305
Species: Temp.	5	0.4849	0.0970	2.2466	0.0553
Species: Log wet mass	1	0.0164	0.0164	0.3790	0.5395
Temp. : Log wet mass	5	0.1470	0.0294	0.6810	0.6388
Species: Temp. : Log wet mass	5	0.3104	0.0621	1.4384	0.2169
Residuals	102	4.4028	0.0432		

Max. speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.9330	0.9332	2.2163	0.1396
Temperature	5	6.7920	1.3584	3.2263	< 0.01
Log wet mass	1	2.8710	2.8711	6.8190	< 0.05
Species: Temp.	5	3.5030	0.7006	1.6640	0.1501
Species: Log wet mass	1	0.2890	0.2893	0.6872	0.4090
Temp. : Log wet mass	5	1.6770	0.3354	0.7965	0.5546
Species: Temp. : Log wet mass	5	3.1280	0.6256	1.4858	0.2009
Residuals	102	42.9460	0.4210		
Mean speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.0028	0.0028	0.0517	0.8206
Temperature	5	0.6648	0.1330	2.4598	< 0.05
Log wet mass	1	0.7728	0.7728	14.2971	< 0.001
Species: Temp.	5	0.6007	0.1201	2.2227	0.0576
Species: Log wet mass	1	0.1111	0.1111	2.0562	0.1546
Temp. : Log wet mass	5	0.2531	0.0506	0.9363	0.4608
Species: Temp. : Log wet mass	5	0.4771	0.0954	1.7653	0.1266
Residuals	102	5.5134	0.0540		
Net cost of locomotion	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.000006	0.000006	0.0082	0.9285
Temperature	4	0.0005	0.0001	0.1621	0.9557
Log wet mass	1	0.0002	0.0002	0.3430	0.5629
Species: Temp.	4	0.0015	0.0004	0.5280	0.7161
Species: Log wet mass	1	0.00001	0.00001	0.0179	0.8945
Temp. : Log wet mass	4	0.0013	0.0003	0.4568	0.7666
Species: Temp. : Log wet mass	4	0.0026	0.0006	0.8782	0.4900
Residuals	27	0.0198	0.0007		

Interaction simple					
SMR	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.0136	0.0136	0.6981	0.4053
Temperature	5	2.6017	0.5203	26.748	< 0.0001
Species: Temp.	5	0.0264	0.0053	0.2717	0.9277
Species: Log wet mass	2	0.0206	0.0103	0.5296	0.5904
Temp. : Log wet mass	5	0.1421	0.0284	1.4613	0.2086
Residuals	107	2.0816	0.0194		
MMR	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.1505	0.1505	7.9153	< 0.01
Temperature	5	1.8462	0.3692	19.4156	< 0.0001
Species: Temp.	5	0.1834	0.0367	1.9289	0.0955
Species: Log wet mass	2	0.0512	0.0256	1.3461	0.2646
Temp. : Log wet mass	5	0.1062	0.0212	1.1165	0.3561
Residuals	107	2.0349	0.0190		
AS	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.7692	0.76921	17.4626	< 0.0001
Temperature	5	1.6795	0.3359	7.6256	< 0.0001
Species: Temp.	5	0.4489	0.0898	2.0383	0.0790
Species: Log wet mass	2	0.1526	0.0763	1.7324	0.1818
Temp. : Log wet mass	5	0.1470	0.0294	0.6674	0.6490
Residuals	107	4.7133	0.0440		
Max. speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.9330	0.9332	2.1671	0.1440
Temperature	5	6.7920	1.3584	3.1547	< 0.05
Species: Temp.	5	3.0380	0.6076	1.4112	0.2261
Species: Log wet mass	2	3.6250	1.8126	4.2094	< 0.05
Temp. : Log wet mass	5	1.6770	0.3354	0.7788	0.5671
Residuals	107	46.074	0.4306		

Mean speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.0028	0.0028	0.0499	0.8236
Temperature	5	0.6648	0.1330	2.3748	< 0.05
Species: Temp.	5	0.5057	0.1011	1.8064	0.1177
Species: Log wet mass	2	0.9790	0.4895	8.7431	< 0.001
Temp. : Log wet mass	5	0.2531	0.0506	0.9040	0.4814
Residuals	107	5.9905	0.0560		
Net cost of locomotion	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.000006	0.000006	0.0083	0.9278
Temperature	4	0.0005	0.0002	0.1647	0.9547
Species: Temp.	4	0.0014	0.0004	0.4992	0.7365
Species: Log wet mass	2	0.0004	0.0002	0.2578	0.7744
Temp. : Log wet mass	4	0.0013	0.0003	0.4641	0.7615
Residuals	31	0.0224	0.0007		

Masse comme covariable					
SMR	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.0136	0.0136	0.6838	0.4100
Temperature	5	2.6017	0.5203	26.2000	< 0.0001
Log wet mass	1	0.00002	0.00002	0.0012	0.9723
Species: Temp.	5	0.0264	0.0053	0.2663	0.9307
Residuals	113	2.2443	0.0199		
MMR	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.1505	0.1505	7.8882	0.0060
Temperature	5	1.8462	0.3692	19.3490	< 0.0001
Log wet mass	1	0.0253	0.0253	1.3250	0.2521
Species: Temp.	5	0.1940	0.0388	2.0332	0.0792
Residuals	113	2.1564	0.0191		

AS	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.7692	0.76921	17.8241	< 0.0001
Temperature	5	1.6795	0.3359	7.7835	< 0.0001
Log wet mass	1	0.1003	0.1003	2.3242	0.1302
Species: Temp.	5	0.4849	0.09698	2.2471	0.0544
Residuals	113	4.8766	0.04316		
Net cost of locomotion	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	0.000006	0.000006	0.0091	0.9244
Temperature	4	0.0005	0.0002	0.1803	0.9471
Log wet mass	1	0.0003	0.0002	0.3816	0.5406
Species: Temp.	4	0.0015	0.0004	0.5874	0.6738
Residuals	36	0.0237	0.0007		

Modèle complet pour <i>M. norvegica</i>					
Max. speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Temperature	5	6.5617	1.3123	3.8668	< 0.01
Log wet mass	1	3.5536	3.5536	10.4709	< 0.01
Temp. : Log wet mass	5	0.5782	0.1156	0.3407	0.8861
Residuals	59	20.0235	0.3394		
Mean. Speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Temperature	5	0.9208	0.1842	3.3889	< 0.01
Log wet mass	1	0.9410	0.9410	17.3158	< 0.001
Temp. : Log wet mass	5	0.0795	0.0159	0.2928	0.9151
Residuals	59	3.2063	0.0543		

ANCOVA pour <i>M. norvegica</i>					
Max. speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
(Intercept)	1	22.5897	N/A	70.1758	< 0.0001
Temperature	5	8.2899	N/A	5.1506	< 0.001
Log wet mass	1	3.5536	N/A	11.0395	< 0.01
Residuals	64	20.6017	N/A		

Mean. speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
(Intercept)	1	4.0156	N/A	78.2130	< 0.0001
Temperature	5	1.2830	N/A	4.9980	< 0.001
Log wet mass	1	0.9410	N/A	18.3280	< 0.0001
Residuals	64	3.2859	N/A		

Modèle complet pour <i>T. raschii</i>					
Max. speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Temperature	5	3.2686	0.65372	1.2263	0.3134
Log wet mass	1	0.0716	0.07156	0.1342	0.7159
Temp. : Log wet mass	5	4.2266	0.84533	1.5857	0.1845
Residuals	43	22.9228	0.53309		
Mean. Speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Temperature	5	0.24963	0.049926	0.9305	0.47076
Log wet mass	1	0.03796	0.037961	0.7075	0.40492
Temp. : Log wet mass	5	0.65061	0.130121	2.4252	0.05055
Residuals	43	2.30708	0.053653		

ANCOVA pour <i>T. raschii</i>					
Max. speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Temperature	5	3.2686	0.65372	1.1558	0.3446
Log wet mass	1	0.0716	0.07156	0.1265	0.7236
Residuals	48	27.1494	0.56561		
Mean. speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Temperature	5	0.24963	0.049926	0.8102	0.5482
Log wet mass	1	0.03796	0.037961	0.6161	0.4364
Residuals	48	2.95769	0.061619		

ANOVA à un facteur pour <i>T. raschii</i>					
Max. speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
(Intercept)	1	61.531	N/A	110.7603	< 0.0001
Temperature	5	3.269	N/A	1.1767	0.3341
Residuals	49	27.221	N/A		
Mean. speed	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
(Intercept)	1	6.0183	N/A	98.4424	< 0.0001
Temperature	5	0.2496	N/A	0.8166	0.5437
Residuals	49	2.9956	N/A		

Annexe 6: Interactions non-significatives pour les deux espèces de krill à chaque température.

Two-way ANOVAs	Temperature		Species		Interactions	
	$F_{5,114}$	p	$F_{1,114}$	p	$F_{5,114}$	p
SMR	25.88	< 0.0001	1.48	0.22	0.27	0.93
MMR	18.32	< 0.0001	5.76	< 0.05	1.91	0.10
AS	7.04	< 0.0001	15.48	< 0.001	2.04	0.08
Two-way ANOVA	$F_{4,37}$	p	$F_{1,37}$	p	$F_{4,37}$	p
Net cost of locom.	0.12	0.97	0.21	0.65	0.55	0.70

Annexe 7: Analyses statistiques et relation allométrique de *M. norvegica* et *T. raschii*

Modèle complet (Interaction double)					
SMR individual	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	7.2510	7.2510	374.5917	< 0.0001
Temperature	5	3.0651	0.6130	31.6689	< 0.0001
Log wet mass	1	3.7311	3.7311	192.7518	< 0.0001
Species: Temp.	5	0.0264	0.0053	0.2732	0.9268
Species: Log wet mass	1	0.0295	0.0295	1.5244	0.2198
Temp. : Log wet mass	5	0.1332	0.0266	1.3762	0.2395
Species: Temp. : Log wet mass	5	0.1071	0.0214	1.1071	0.3614
Residuals	102	1.9744	0.0194		

Interaction simple					
SMR individual	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Species	1	7.2510	7.251	372.727	< 0.0001
Temperature	5	3.0651	0.613	31.5112	< 0.0001
Species: Temp.	5	0.3180	0.0636	3.2690	< 0.01
Species: Log wet mass	2	3.4601	1.7301	88.9318	< 0.0001
Temp. : Log wet mass	5	0.1421	0.0284	1.4613	0.2086
Residuals	107	2.0816	0.0195		

Modèle complet pour <i>M. norvegica</i>					
SMR individual	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Temperature	5	2.49673	0.49935	41.7494	< 0.0001
Log wet mass	1	3.06897	3.06897	256.5908	< 0.0001
Temp. : Log wet mass	5	0.06438	0.01288	1.0765	0.3827
Residuals	59	0.70567	0.01196		

ANCOVA pour <i>M. norvegica</i>					
SMR individual	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Temperature	5	2.49673	0.49935	41.501	< 0.0001
Log wet mass	1	3.06897	3.06897	255.067	< 0.0001
Residuals	64	0.77005	0.01203		

Modèle complet pour <i>T. raschii</i>					
SMR individual	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Temperature	5	0.48738	0.09748	4.9173	< 0.01
Log wet mass	1	0.32607	0.32607	16.4490	< 0.001
Temp. : Log wet mass	5	0.16143	0.03229	1.6287	0.1735
Residuals	42	0.83256	0.01982		

ANCOVA pour <i>T. raschii</i>					
SMR individual	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Temperature	5	0.48738	0.09748	4.6091	< 0.01
Log wet mass	1	0.32607	0.32607	15.4178	< 0.001
Residuals	47	0.99399	0.02115		

Il y a bien un effet de masse et de température sur la consommation d'oxygène (Figure 20).

L'exposant allométrique est différent pour les deux espèces.

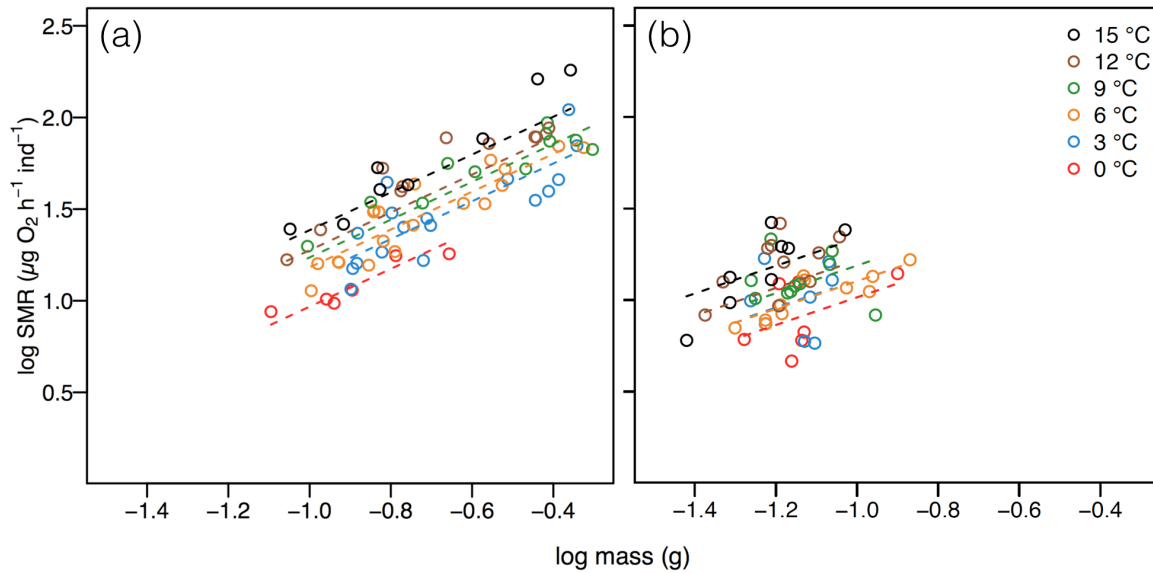


Figure 20 : Allométrie, relation linéaire entre TMS individuel et la masse humide des deux espèces de krill: (a) *M. norvegica* and (b) *T. raschii*. Chaque couleur représente une température expérimentale de 0 °C à 15 °C (voir la légende) avec les pentes associées. La valeur de l'exposant pour *M. norvegica* est 1.03, tandis qu'elle est de 0.75 pour *T. raschii*. Toutes les données ont été transformées en log.

Annexe 8 : Relation entre $\dot{M}O_2$ et activité de nage spontanée

Voici un exemple de trois *M. norvegica* à 6 °C (Figure 21). La même chose est observée pour *T. raschii* à chaque température (non montré). Parfois, le maximum $\dot{M}O_2$ n'est pas toujours observé lors de l'activité spontanée maximale (Figure 21a) et certaines pentes sont non-significatives ou négatives (Figure 21b,c).

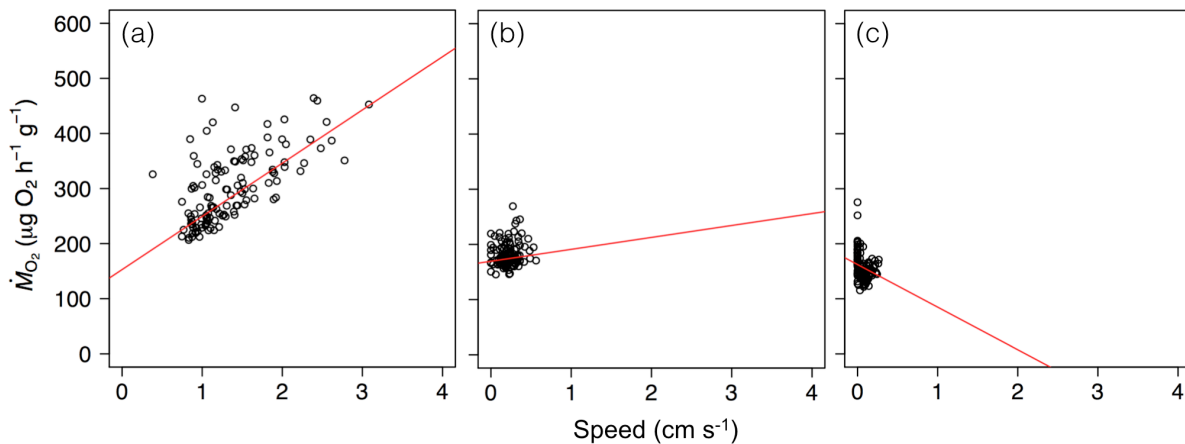


Figure 21 : Relation entre consommation d'oxygène ($\dot{M}O_2$, exprimé en masse humide) et l'activité de nage spontanée de trois individus *M. norvegica*, durant 48 h à 6 °C. Chaque panneau correspond à un individu et $\dot{M}O_2$ a été mesuré 123, 131, 125 fois, respectivement (chaque point est un cycle de respirométrie). (—) Une régression robuste (quantile, $p = 0.5$) a été utilisée. Différentes pentes ont été obtenues : (a) Pente significativement positive avec une grande gamme de vitesses; (b) Pente non-significative avec une gamme de vitesses étroite; (c) Pente significativement négative avec une gamme de vitesses étroite.

Ceci a probablement été causé par la variabilité importante de $\dot{M}O_2$ à chaque vitesse et la petite gamme de vitesse spontanée obtenue (Figure 22). La variabilité était élevée en raison de l'activité natatoire du krill spontanée, au lieu d'être forcée.

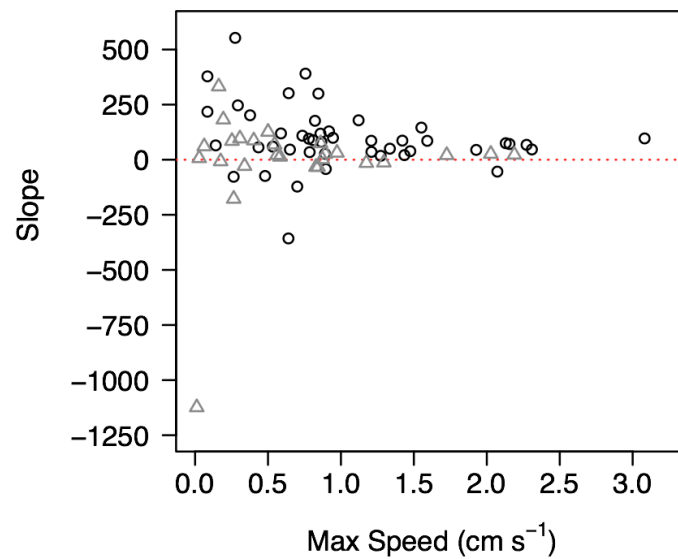


Figure 22 : Relation entre les pentes et la moyenne de l'activité natatoire spontanée maximale individuelle de *M. norvegica* ($n = 71$). Les pentes ont été calculées en utilisant une régression quantile ($p = 0.5$) provenant de la relation entre $\dot{M}O_2$ et l'activité de nage spontanée individuelle du krill. Les cercles (○) représentent les pentes significatives et les triangles (Δ) représentent les pentes non-significatives.

