



Université du Québec
à Rimouski

**Variations saisonnières de la croissance somatique et de la reproduction contrôlées
par les conditions environnementales d'une espèce de krill sub-arctique *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

© **Laurie Emma Cope**

Août 2019

Composition du jury :

Réjean Tremblay, président du jury, Université du Québec à Rimouski/Institut des sciences de la mer

Gesche Winkler, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski/Institut des sciences de la mer

Stéphane Plourde, codirecteur de recherche, Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans Canada

Réjean Tremblay, examinateur interne, Université du Québec à Rimouski/Institut des sciences de la mer

Frédéric Maps, examinateur externe, Université Laval

Dépôt initial le 25/04/2019

Dépôt final le 05/08/2019

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.

To live is to risk it all. Otherwise
you are just an inert chunk of randomly
assembled molecules drifting wherever
the universe blows you

– Rick Sanchez

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, un énorme merci à Gesche Winkler, directrice de mon projet de maîtrise, pour son soutien, ses nombreux encouragements et conseils tout au long de mon cheminement. Je la remercie pour son positivisme et son enthousiasme et d'avoir toujours été présente et disponible pour répondre à mes nombreuses questions.

Je remercie aussi Stéphane Plourde, co-directeur de mon projet, pour sa précieuse aide tout au long du projet. Je le remercie pour son enthousiasme face au projet, son support et tous les conseils qui ont fait de ce projet ce qu'il est aujourd'hui.

Un merci spécial à Pierre Joly, technicien à Pêches et Océans Canada, pour l'échantillonnage ainsi que le travail de laboratoire et Caroline Lehoux, Pêches et Océans Canada, pour toute son aide statistique.

Je remercie aussi tous les étudiants du laboratoire de Gesche et du projet krill pour leurs conseils, aide et encouragements.

Je tiens spécialement à remercier Antoine Filion, pour sa patience, son aide et son support moral durant toute la durée de la maîtrise. Merci pour ta précieuse aide et tes nombreux conseils statistiques. Merci de m'avoir accompagné dans mon cheminement et d'avoir été là pour m'encourager dans les moments difficiles.

RÉSUMÉ

L'estuaire (ESL) et le golfe (GSL) du Saint-Laurent abrite plusieurs espèces de krill formant une partie importante de la biomasse de zooplancton, maillon important du réseau trophique. Très peu de connaissances existent sur la dynamique de population du krill dans l'ESL et le GSL ainsi que sur leurs possibles réponses aux changements climatiques. Ce projet de maîtrise, mené dans le cadre du projet CRSNG-stratégique « KRILL », a pour but principal d'acquérir des connaissances sur la dynamique de population d'une espèce de krill subarctique, *Thysanoessa raschii*, dans le système ESL-GSL. Ce projet se concentre principalement sur deux composantes de la croissance totale de *T. raschii*, soit la croissance somatique et la reproduction. Cette étude a deux objectifs principaux : 1) décrire les variations saisonnières de la croissance somatique et de la reproduction de *T. raschii* et 2) analyser les relations fonctionnelles entre la croissance somatique, la reproduction et les conditions environnementales en réponse à des facteurs abiotiques et biotiques.

La première hypothèse de recherche est que les maximums de croissance somatique et de reproduction sont synchronisés à la floraison phytoplanctonique. Nos résultats ont montré un patron saisonnier de la croissance somatique et de reproduction influencé par la chl. *a* avec des valeurs augmentant au printemps pour rester élevées durant l'été avant de diminuer à l'automne. La deuxième hypothèse de recherche est que la croissance somatique et la reproduction augmentent avec la température de l'eau mais diminuent lorsque la température s'approche d'une valeur élevée critique. Nos résultats ont montré des fenêtres optimales de température à l'extérieur desquelles des effets négatifs ont été observés. Finalement, la troisième hypothèse était que la croissance somatique et la reproduction sont fortement dépendantes de la concentration en phytoplancton, étant donné le régime plutôt herbivore de *T. raschii*. Nos résultats ont montré qu'un seuil minimum de concentration de chl. *a* était nécessaire pour induire un effet positif sur la croissance somatique et la reproduction de *T. raschii*.

Mots clés : *Thysanoessa raschii*, Estuaire du Saint-Laurent, croissance somatique, production d'œufs, taux de croissance instantané

ABSTRACT

The St. Lawrence Estuary (SLE) and Gulf of St. Lawrence (GSL) is home to several krill species that are an important part of the zooplankton community, key organisms in the food web. Very little is known yet about krill population dynamics in the SLE and GSL and their possible responses to climate change. This master's project, conducted as part of the NSERC-Strategic Project "KRILL", had for primary objective to acquire new knowledge about the population dynamics of a subarctic krill species, *Thysanoessa raschii*, in the SLE-GSL system. This project focused mainly on two components of the total growth of *T. raschii*: somatic growth and reproduction. This study had two main objectives: 1) describe seasonal variations in somatic growth and reproduction of *T. raschii* and 2) analyze the functional relationships between somatic growth, reproduction and environmental conditions in response to biotic and abiotic factors.

The first research hypothesis was that somatic growth and reproductive events are synchronised with the phytoplankton bloom. Our results showed a seasonal pattern of somatic growth and reproduction influenced by chl. *a* where values increased during spring to remain high throughout the summer and decreased afterward during fall. The second research hypothesis was that somatic growth and reproduction increase with water temperature up to a critical value inducing a decrease in metabolic functions. Our results showed optimal windows of temperature outside of which negative effects were observed. Finally, the third research hypothesis was that somatic growth and reproduction are highly dependent on phytoplankton concentration owing to the herbivorous regime of *T. raschii*. Our results showed that a minimum concentration of chl. *a* was necessary to induce a positive effect on the somatic growth and reproduction of *T. raschii*.

Keywords: *Thysanoessa raschii*, St. Lawrence Estuary, somatic growth, egg production, instantaneous growth rate

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
RÉSUMÉ.....	xi
ABSTRACT.....	xii
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX.....	xv
LISTE DES FIGURES.....	xvi
LISTE DES ANNEXES.....	xix
LISTE MATERIELS SUPPLEMENTAIRES.....	xx
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xxii
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GENERALE.....	2
1.1 LE KRILL DANS L'ÉCOSYSTEME.....	2
1.2 CYCLE DE VIE.....	3
1.2.1 CYCLE DE MUE.....	3
1.2.2 CROISSANCE SOMATIQUE ET REPRODUCTION.....	4
1.3 VARIATIONS DE LA CROISSANCE SOMATIQUE ET LA REPRODUCTION.....	5
1.3.1 Effet des saisons.....	6
1.3.2 Effets de la température.....	7
1.3.3 Effet de la nourriture.....	8
1.3.4 Effet de la taille.....	10
1.4 <i>THYSANOESSA RASCHII</i>	11
1.5 L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT.....	12
1.5.1 Conditions océaniques.....	12

1.5.2 <i>Thysanoessa raschii</i> dans l'ESL et le GSL	13
1.6 PROBLEMATIQUE	14
1.7 OBJECTIFS ET HYPOTHESES	16
CHAPITRE 2 VARIATIONS SAISONNIERES DE LA CROISSANCE SOMATIQUE ET LA REPRODUCTION CONTROLEES PAR LES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES D'UNE ESPECE SUBARCTIQUE, THYSANOESSA RASCHII, DANS L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT	
2.1 RESUME EN FRANÇAIS	17
2.2 SEASONAL VARIATION OF SOMATIC GROWTH AND REPRODUCTION DRIVEN BY ENVIRONMENTAL CONDITIONS ON A SUB-ARCTIC KRILL SPECIES <i>THYSANOESSA</i> <i>RASCHII</i> IN THE GULF OF ST. LAWRENCE	18
INTRODUCTION	19
METHODS	21
RESULTS	28
DISCUSSION	38
CONCLUSION	42
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	43
ANNEXES.....	46
SUPPLEMENTARY MATERIAL.....	49
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	57

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1 : Equations describing the different relationships used for the energy budget conversion. Abbreviations are total body length (TBL), telson length (TL), wet weight (WW) and dry weight (DW).....	26
Table 2.3 Generalized Additive Models (GAM) testing the effect of temperature and chl. <i>a</i> on somatic growth of females and males and egg production for the entire moult period. Averaged number of weeks used indicated after each variable where w = week. All models had lgt_premolt as fixed effect. Models marked in bold are the best model fit.....	34

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1: Cycle de mue pour une femelle <i>M. norvegica</i> (Cuzin-Roudy et Buchholz 1999; Buchholz et Buchholz 2010).	3
Figure 1.2 : Variation saisonnière de la croissance somatique et la reproduction du krill et principaux paramètres environnementaux influençant la variation. Dans la littérature, la croissance somatique et la reproduction sont surtout mesurées au printemps, lorsque la température et la chl. <i>a</i> augmentent, et durant l'été. À la fin de l'été vers l'automne, la température et la chl. <i>a</i> diminue (Smith 1991; Kawaguchi <i>et al.</i> 2006; Pinchuk et Hopcroft 2007).....	6
Figure 1.3 : Variation du taux de croissance (mm.j^{-1}) de <i>Thysanoessa inermis</i> en fonction des mois dans le Golfe de l'Alaska. Figure tirée de Pinchuk et Hopcroft, 2007.	7
Figure 1.4 : Courbe théorique de l'effet de la croissance sur le taux de croissance du krill. Adapté des résultats de Atkinson <i>et al.</i> 2006, Tarling <i>et al.</i> , 2006 et de Brown <i>et al.</i> 2010.	8
Figure 1.5 : Variation du taux de croissance spécifique (j^{-1}) de <i>Thysanoessa inermis</i> dans le Golfe de l'Alaska en fonction de la chlorophylle <i>a</i> (mg m^{-3}). Figure tirée de Pinchuk et Hopcroft, 2007.	9
Figure 1.6 : Photographie d'un individu de l'espèce. https://en.wikipedia.org/wiki/Thysanoessa_raschii#/media/File:Thysanoessa_raschii.jpg	11
Figure 1.7 : Variations de la température de l'eau du GSL en fonction de la profondeur pour différent mois de l'année. Figure tirée de Galbraith <i>et al.</i> 2012.....	13
Figure 1.8 : Anomalies de températures moyennes normalisées pour la couche de surface (haut), la couche intermédiaire froide (milieu) et la couche profonde (bas) dans le Golfe du Saint-Laurent. Les anomalies positives signifient que les températures sont plus chaudes que la moyenne et les anomalies négatives signifient des températures plus faibles que la moyenne. Figure tirée de Galbraith <i>et al.</i> 2017.	15

- Figure 2.1: Mean predicted number of eggs laid for each successive clutch in a reproductive cycle (a). Values are adjusted to a mean total body length (23.3mm) and error bars represent the 95% confidence interval. Number of females that laid one, two and three clutches (b). The x axis represents the day when the first clutch was laid.24
- Figure 2.2: Mean predicted GI (%) for the entire moult period with incubation day by month for males (blue), females (red).29
- Figure 2.3 : Environmental conditions from April to October (a) T₀₋₅₀ (°C), (b) T₅₀₋₁₅₀ (°C), (c) chl. *a*₀₋₅₀ (mg.m⁻²) and (d) chl. *a*_{max} Mean values are calculated for the five years of experiments from 2010 to 2016. Error bars show de 95% confidence interval of the mean.30
- Figure 2.4 : (a) Mean predicted GI (%bodyDW) for the entire moult period from spring to fall for females (red) (n between 5 and 96) and males (blue) (n between 1 and 50) and (b) mean egg production (%bodyDW) (n between 35 and 154) for the entire moult period from spring to fall. Prediction values are adjusted for a mean length and error bars represent 95% confidence interval and based on experiments from 2010 to 2016. Letters represent statistical differences between groups ($p < 0.05$), uppercase for females and lowercase for males.32
- Figure 2.5 : Partial effects of (a) T₅₀₋₁₅₀ (°C) and (b) chl. *a*_{max} (mg.m⁻³) on weight specific GI (%bodyDW) for the entire moult period for *T. raschii* females (n=227). Shaded areas represent 95% confidence intervals. Dashed lines represent zone of positive effects, (i.e) above the intercept 0.35
- Figure 2.6 : Partial effects of (a) T₅₀₋₁₅₀ (°C) and (b) chl. *a*_{max} (mg.m⁻³) on weight specific GI (%bodyDW) for the entire moult period for *T. raschii* males (n=88). Shaded areas represent 95% confidence intervals. Dashed lines represent zone of positive effects, (i.e) above the intercept 0.36
- Figure 2.7 : Partial effects of (a) T₀₋₅₀ (°C) and (b) chl. *a*₀₋₅₀ (mg.m⁻²) (n=273) on weight specific egg production (%bodyDW) for the entire moult period. Shaded areas represent 95% confidence intervals. Dashed lines represent zone of positive effects, (i.e) above the intercept 0.37

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Frequency histogram of (a) growth increment (%) and (b) number of eggs laid in each spawning event (data express in cubic root to normalise data). Dashed lines represent the 95% confidence interval.	46
Annexe 2 : Length frequency distribution by month for males (blue), females (red) and juveniles (green).	47
Annexe 3 : Boxplot representing variations of the growth increment (GI, %bodyDW) for the entire moult period by months for (a) females and (b) males.	48

LISTE MATÉRIELS SUPPLÉMENTAIRES

Table I : Number of krill individuals incubated for each month of each year and total per year.	49
Table II : Generalized Additive Models (GAM) testing the effect of temperature and chl. <i>a</i> on somatic growth of females and males and egg production for the entire moult period. Averaged number of weeks used indicated after each variable where w = week. All models had lgt_premolt as fixed effect. Models marked in bold are the best model fit and are presented in the results.	50

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

ESL/SLE	Estuaire du Saint-Laurent/St. Lawrence Estuary.
GSL	Golfe du Saint-Laurent/Gulf of St. Lawrence.
CIF/CIL	Couche intermédiaire froide/Cold intermediate layer
IGR	Instantaneous growth rate.
IMP	Intermoult period.
GI	Growth Increment.

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GENERALE

1.1 LE KRILL DANS L'ÉCOSYSTÈME

Présents dans tous les océans du monde avec plus de 80 espèces (Everson, 2000, Mangel and Nicol 2000), les euphausiacés sont des crustacés marins communément appelés krill. Bien qu'ils aient une capacité de nage non négligeable, ils sont considérés partie intégrante de la faune zooplanctonique des océans puisqu'ils sont des organismes dont les déplacements horizontaux sont essentiellement contrôlés par la circulation marine. En formant de denses agrégats dans la colonne d'eau, ils ont un rôle important à jouer dans le transfert d'énergie et de carbone au sein du réseau trophique des écosystèmes marins. En effet, ils se nourrissent de phytoplancton et de petits organismes méso-zooplanctons et sont une source de nourriture importante pour les poissons, les oiseaux et mammifères marins (Simmard and Lavoie, 1999; Everson, 2000; Savenkoff *et al.* 2013). Dans certains secteurs de l'océan Antarctique, l'espèce de krill *Euphausia superba* constitue une proie essentielle pour les populations de pingouins qui s'en nourrissent presque exclusivement (Everson, 2000).

La majorité des études et des connaissances acquises sur le cycle de vie et la dynamique de population du krill sont concentrées sur cette espèce antarctique, *Euphausia superba*, dû à son importance commerciale et écologique (Nicol *et al.* 2012). Les nombreuses connaissances acquises ont permis de bien décrire la dynamique de population de cette espèce ainsi que de mieux comprendre les effets des conditions environnementales sur celle-ci. Par exemple, les augmentations de températures de l'eau ainsi que la réduction du couvert de glace engendrent un déclin important du recrutement de la population en Antarctique (Atkinson *et al.* 2004; Piñones and Fedorov, 2016). En effet, ces études ont observé une diminution de la concentration en chl. *a*, et donc de la nourriture pour *E. superba*, lors d'un faible couvert de glace en hiver ce qui réduit le potentiel reproduction des adultes et réduit le potentiel de survie des larves. En conséquence, dans certaines régions de l'Antarctique, les individus *E. superba* voit leurs aires d'habitats réduits du a

les variations de l'environnement et s'en suit une diminution ou déplacement de la population, ce qui crée aussi des répercussions négatives sur la dynamique de population des prédateurs marins s'en nourrissant (Hill *et al.* 2013).

De plus en plus d'études se concentrent aujourd'hui sur d'autres espèces de krill, notamment les espèces nordiques, comme *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa inermis* et *Thysanoessa raschii* (Tarling *et al.* 2006; Pinchuk and Hopcroft, 2006; Pinchuk and Hopcroft, 2007; Buchholz and Buchholz, 2010; Cuzin-Roudy, 2010; Jory *et al.* 2019). Bien que beaucoup de connaissances aient été acquises dans les dernières années sur ces espèces nordiques, leurs cycles de vie et dynamique de population sont toujours méconnus. Il est donc important et nécessaire d'étudier davantage ces espèces pour mieux comprendre les effets des changements dans leur milieu sur leur biologie ainsi que sur l'écosystème dont elles se trouvent.

1.2 CYCLE DE VIE

1.2.1 CYCLE DE MUE

Les euphausiacés ont un cycle de vie composé de plusieurs stades larvaires pélagiques qui se succèdent, variant légèrement entre les espèces. Au cours de leur développement, la survie de chaque individu dépend fortement de leur capacité à croître dans leur environnement. Pour croître dans leur environnement, les euphausiacés doivent passer par des mues successives (fig.1.1).

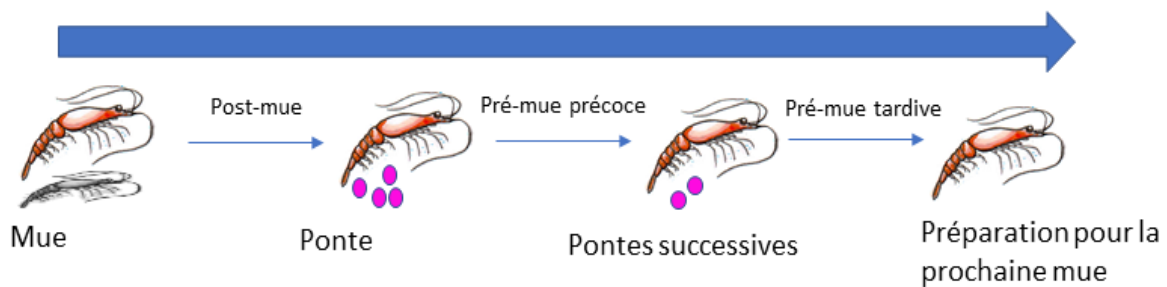


Figure 1.1: Cycle de mue pour une femelle *M. norvegica* (Cuzin-Roudy et Buchholz 1999; Buchholz et Buchholz 2010).

Beaucoup de connaissances ont été acquises sur le cycle de mue et la croissance somatique de l'espèce boréale *M. norvegica* et l'espèce antarctique *E. superba*, et bien peu sur les espèces du genre *Thysanoessa* spp. Le cycle débute par la mue, c'est-à-dire l'extraction de la cuticule recouvrant le corps de l'individu. Cette étape est directement reliée à la croissance somatique car elle permet à l'individu de changer sa taille. Le cycle est ensuite divisé en deux phases principales, soit la phase de post-mue et la phase de pré-mue, elle-même divisée en pré-mue précoce et tardive (fig.1.1). La phase de post-mue constituerait environ 30% du cycle (Buchholz et Buchholz 2010) et est la phase suivant la mue où la nouvelle cuticule des individus s'épaissit et durcit. Ensuite, suit la phase de pré-mue, où les individus se préparent pour la prochaine mue, ce qui recommencera le cycle. Bien que le patron du cycle de mue soit similaire chez les adultes et les juvéniles, il a été observé chez les juvéniles que la fréquence des mues est beaucoup plus élevée que pour les adultes femelles et mâles. Les larves et juvéniles ont donc un taux de croissance plus élevé que les adultes et croissent plus rapidement.

Un autre paramètre important de la survie du krill est la reproduction qui, chez les femelles, dépend également du cycle de mue. En effet, c'est durant la phase de post-mue que se fait la maturation des œufs en vue de la ponte, qui elle débute lors de la pré-mue précoce (fig.1.1). Lorsque la maturation des œufs est terminée, les femelles relâchent leurs œufs en plusieurs pontes successives, pouvant s'étaler sur deux à trois jours consécutifs (Cuzin-Roudy et Buchholz 1999, Cuzin-Roudy *et al.* 2004). De plus, pour les espèces *M. norvegica* et *E. superba*, il a été observé que la ponte se faisait lors d'un cycle reproducteur ayant lieu à tous les deux cycles de mue (Cuzin-Roudy and Buchholz 1999). Il existe des différences entre les mâles et femelles. En effet, lors de la saison reproductive, la fréquence de mue chez les femelles semble plus élevée que pour les mâles (Buchholz and Buchholz, 2010). Cependant, la taille finale des femelles était similaire à celle des mâles, la fréquence des mues augmentait chez les femelles, et non le taux de croissance.

1.2.2 CROISSANCE SOMATIQUE ET REPRODUCTION

Une caractéristique propre aux krill est d'avoir une croissance continue, même à maturité, accompagnée par la capacité de croissance négative, c'est-à-dire de rétrécir après la mue lorsque

les conditions sont défavorables (Ikeda and Dixon 1982; Buchholz, 2003). Lorsqu'ils sont adultes, la maintenance des individus dépend non seulement de leur croissance somatique mais aussi de leur capacité de reproduction. Pour la majorité des espèces, les femelles vont produire plusieurs épisodes de pontes de façon cyclique lors d'une saison reproductive (Cuzin-Roudy *et al.* 1999; Cuzin-Roudy, 2010).

La croissance somatique ainsi que la reproduction sont deux activités biologiques coûteuses en énergie. En effet, les femelles de l'espèce Antarctique *E. superba* perdraient environ 34% de leur masse corporelle lorsqu'elles pondent des œufs (Nicol *et al.* 1995). Dû à la grande demande en énergie que représente la reproduction, les individus doivent avoir une stratégie d'allocation d'énergie et donc doivent faire un compromis entre allouer de l'énergie vers leur reproduction au détriment de leur croissance somatique. Bien que peu de connaissances soient acquises sur la demande énergétique de la reproduction chez les mâles, quelques études récentes ont suggéré que l'énergie allouée à la reproduction chez les mâles serait plus importante qu'estimé précédemment (Buchholz *et al.* 1996; Virtue *et al.* 2006). Par exemple, Virtue *et al.* (2006) ont observé une diminution de la croissance somatique et une augmentation du taux de mortalité plus important chez les mâles matures sexuellement que chez les femelles. L'allocation d'énergie vers la reproduction serait donc augmentée au détriment de la croissance somatique et même causerait des risques de mortalité chez les individus mâles. De plus, ils ont montré que dans des conditions alimentaires favorables pour les juvéniles, femelles et mâles, ces derniers avaient moins de lipides emmagasinés que les femelles et juvéniles suggérant ainsi que cette réserve est allouée pour la production de spermatophores (Virtue *et al.* 2006).

1.3 VARIATIONS DE LA CROISSANCE SOMATIQUE ET LA REPRODUCTION

La croissance somatique et la reproduction chez le krill ont la caractéristique d'être très plastique et de varier rapidement avec les conditions du milieu (Mangel et Nicol, 2000). Ces deux activités varient en fonction des paramètres internes (hormonal, enzymatiques), des conditions environnementales (Buchholz et Buchholz 2010) ainsi que de la taille des individus (Fowler *et al.* 1971). De plus, elles varient en fonction des saisons, contrôlé par les variations des conditions environnementales (fig.1.2; Smith 1991; Kawaguchi *et al.* 2006; Pinchuk et Hopcroft 2007).

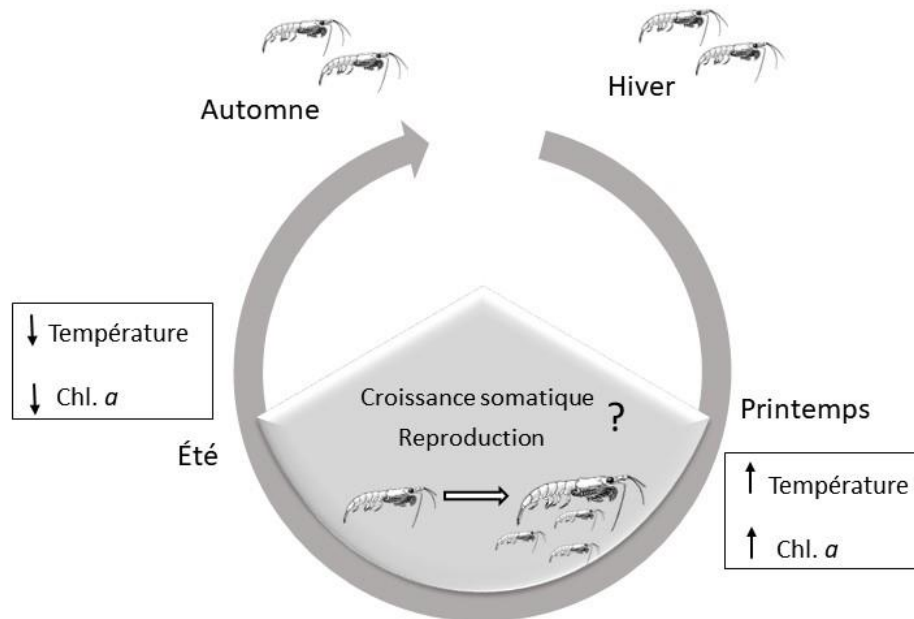


Figure 1.2 : Variation saisonnière de la croissance somatique et la reproduction du krill et principaux paramètres environnementaux influençant la variation. Dans la littérature, la croissance somatique et la reproduction sont surtout mesurées au printemps, lorsque la température et la chl. *a* augmentent, et durant l'été. À la fin de l'été vers l'automne, la température et la chl. *a* diminue (Smith 1991; Kawaguchi *et al.* 2006; Pinchuk et Hopcroft 2007).

Dans la littérature, les paramètres environnementaux connus pour influencer ces deux activités sont la température de l'eau et la disponibilité de la nourriture (Falk-Petersen et Hopkins 1981; Cuzin-Roudy et Buchholz 1999).

1.3.1 Effet des saisons

La croissance somatique et la reproduction chez le krill est connu pour varier avec les saisons. Plusieurs espèces de krill ont une période de croissance somatique et de reproduction débutant au

printemps et se prolongeant durant l'été suivant les augmentations de températures et les augmentations de l'abondance de la nourriture. Par exemple, pour les espèces du genre *Thysanoessa* dans le golfe de l'Alaska (Pinchuk et Hopcroft, 2006; Pinchuk et Hopcroft, 2007) ainsi que dans la mer de Bering (Smith, 1991), une augmentation du taux de croissance était observée au printemps et durant l'été suivi d'une diminution vers la fin de l'été et l'automne. Ces études ont aussi observé que l'augmentation du taux de croissance ainsi que le début de la température de l'eau. La variation saisonnière du taux de croissance pour *Thysanoessa inermis* dans le Golfe de l'Alaska est illustré à la figure 1.3.

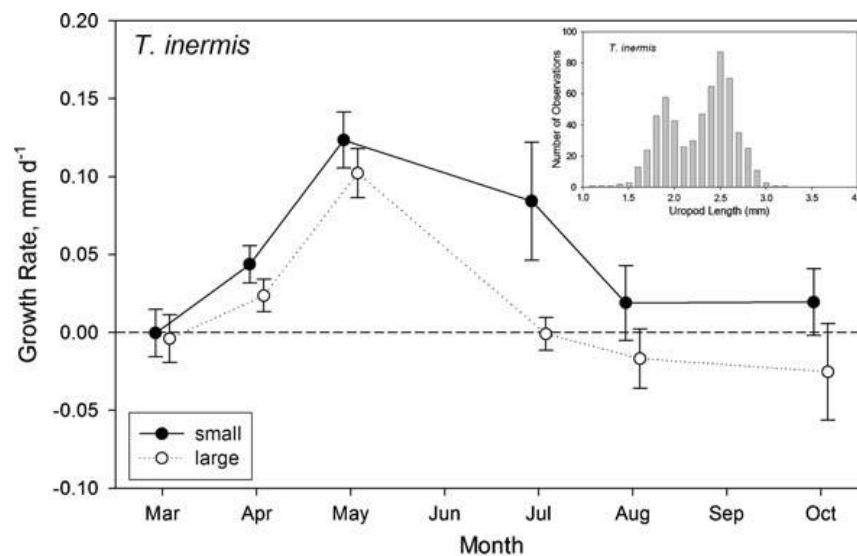


Figure 1.3 : Variation du taux de croissance ($\text{mm}\cdot\text{j}^{-1}$) de *Thysanoessa inermis* en fonction des mois dans le Golfe de l'Alaska. Figure tirée de Pinchuk et Hopcroft, 2007.

1.3.2 Effets de la température

La température de l'eau est un facteur ayant un effet important sur le taux de croissance du krill. La majorité des études analysant l'effet de la température sur la croissance du krill en laboratoire se sont concentrées sur l'espèce Antarctique, *E. superba* et l'espèce boréale, *M. norvegica* (Buchholz 1991, Cuzin-Roudy et Buchholz, 1999; Atkinson *et al.* 2006; Tarling *et al.* 2006; Brown *et al.* 2010). Ces études ont montré qu'il existait une température optimale où le taux de croissance somatique était à son maximum. Lorsque les températures devenaient trop élevées, l'effet sur la croissance était négatif et le taux de croissance diminuait (fig.1.4).

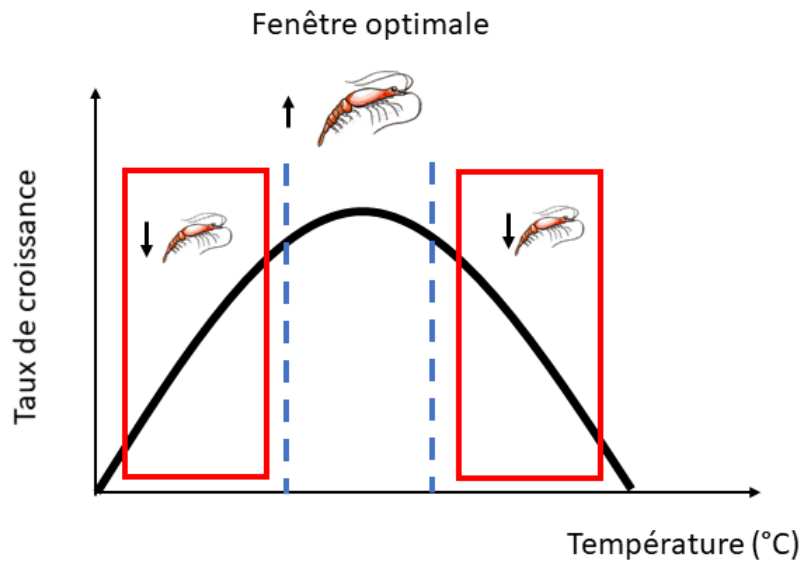


Figure 1.4 : Courbe théorique de l'effet de la croissance sur le taux de croissance du krill. Adapté des résultats de Atkinson *et al.* 2006, Tarling *et al.*, 2006 et de Brown *et al.* 2010.

Par exemple, les températures optimales observées pour *E. superba*, une espèce d'eau froide, sont de 1°C (Brown *et al.* 2010) et de 2°C (Atkinson *et al.* 2006). En effet, en laboratoire lorsque que les individus étaient soumis à des températures plus élevées, leur taux de croissance diminuait. Des températures de 3°C et 4°C semblaient être la limite physiologique que les individus pouvaient supporter (Atkinson *et al.* 2006; Tarling *et al.* 2006). De plus, lorsque les températures sont défavorables pour les individus, le taux de croissance peut devenir négatif. En effet, pour plusieurs espèces de krill, des taux de croissance négatif ont été observé lorsque les conditions sont défavorables (Ikeda et Dixon, 1982). Un taux de croissance négatif signifie que la taille post-mue est inférieure à la taille pré-mue et cette caractéristique particulière du krill est observée lorsque les conditions du milieu deviennent défavorables et pourrait être une stratégie adaptative pour les conditions hivernales (Ikeda et Dixon, 1982).

1.3.3 Effet de la nourriture

L'abondance de la nourriture dans le milieu est aussi un facteur important influençant la croissance somatique et la reproduction du krill. En effet, dans plusieurs études, l'augmentation

du taux de croissance des individus était associée à l'augmentation de l'abondance de la nourriture dans le milieu. Par exemple, pour l'espèce *T. inermis* se nourrissant principalement de phytoplancton dans le Golfe de l'Alaska, le taux de croissance augmentait avec l'augmentation de la chl. *a* dans le milieu jusqu'à une valeur d'environ $1.5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ où le taux de croissance se stabilisait ensuite (fig. 1.5).

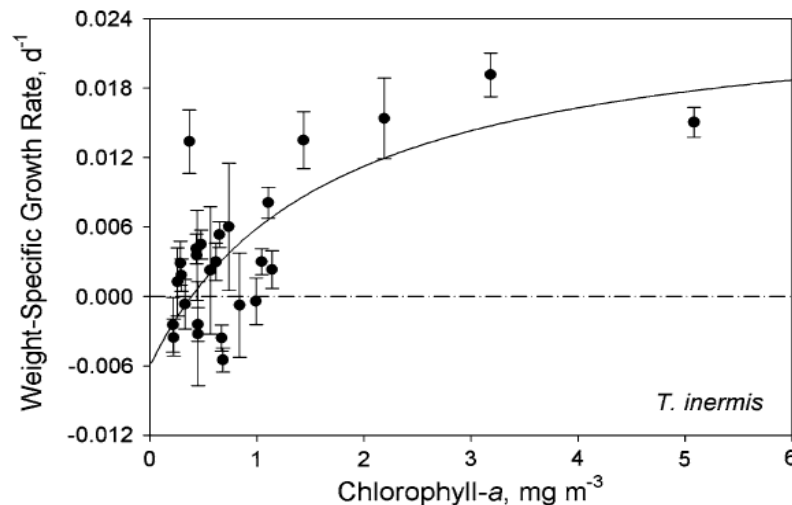


Figure 1.5 : Variation du taux de croissance spécifique (j^{-1}) de *Thysanoessa inermis* dans le Golfe de l'Alaska en fonction de la chlorophylle *a* (mg m^{-3}). Figure tirée de Pinchuk et Hopcroft, 2007.

Une quantité minimale d'environ $0.4 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ était nécessaire pour observer une croissance positive. Une faible quantité de nourriture disponible dans le milieu peut causer une diminution du taux de croissance et même engendrer une croissance négative chez le krill, c'est-à-dire un rétrécissement des individus. En effet, Cependant, lorsque la concentration de nourriture était inférieur à $0.4 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ dans le golfe de l'Alaska, une diminution du taux de croissance allant jusqu'à une croissance négative était observée pour *T. inermis*. Des observations similaires ont été fait chez la plupart des espèces de krill étudiées en laboratoire où des conditions de sous-alimentation engendrait une diminution de la croissance et une croissance négative (Buchholz, 1991; Nicol *et al.* 1992; Tarling *et al.* 2006; Shaw *et al.* 2010; Auerswald *et al.* 2015).

L'abondance de la nourriture est aussi importante pour la reproduction du krill. Dans certaines régions de l'océan Antarctique, les conditions du phytoplancton n'assurent plus la reproduction des femelles (Piñones et Fedorov, 2016). Les femelles doivent donc se déplacer vers d'autres

régions plus productives pour supporter la reproduction. De plus, la nourriture est essentielle pour la production des œufs. En effet, dans des conditions de faible abondance de nourriture, le processus de maturation des œufs peut être affecté et peut engendrer la oosorption des œufs dans l'ovaire des femelles, comme observé chez les femelles *M. norvegica* (Cuzin-Roudy, 2010). Ce processus est en fait la réabsorption des oocytes par la femelle pour l'utilisation de cette énergie vers d'autres activités métaboliques, ce qui diminue considérablement le nombre d'œufs produit lors de la saison reproductive.

1.3.4 Effet de la taille

Le principe de relation allométrique en biologie est un concept important s'appliquant à plusieurs espèces. Ce concept reconnu depuis longtemps en écologie est défini comme une variation de taille d'une partie du corps d'un organisme corrélée avec la taille totale de l'individu (Gayon 2000). Chez le krill, il existe plusieurs relations allométriques permettant d'estimer plusieurs paramètres de la dynamique de population. Il existe une allométrie du taux de croissance de chaque individu en fonction de la taille totale de l'individu. Cette corrélation est négative, c'est-à-dire que les individus de grande taille ont un taux de croissance plus faible que les plus petits individus, et est observé chez plusieurs espèces de krill (Fowler *et al.* 1971; Siegel, 2000; Atkinson *et al.* 2006; Pinchuk et Hopcroft, 2007). Par exemple, pour *Thysanoessa inermis* dans le golfe de l'Alaska, les individus de grande taille ont un taux de croissance plus faible que les individus de petites tailles durant la période de croissance (fig. 1.3). De plus, la croissance diminue beaucoup plus rapidement pour les individus de grande taille que ceux de petites tailles lorsque les conditions du milieu deviennent défavorables.

De plus, une allométrie est aussi observée entre la fécondité des femelles krill et la taille totale de celle-ci. La relation allométrique est positive, plus les femelles dans la population sont de grande taille, plus le nombre d'œufs pondus est élevé ce qui augmente la fécondité annuelle de chaque femelle dans la population (Tarling *et al.* 2007). Cette relation allométrique a été observé chez plusieurs espèces de krill, par exemple, pour les femelles de l'espèce antarctique *Euphausia superba*, celles de plus grande taille pondent plus d'œufs lors d'un épisode de ponte et ont donc une fécondité annuelle plus élevée que les femelles de plus petites tailles (Quetin et Ross, 1991; Cuzin-Roudy, 2000).

1.4 *THYSANOESSA RASCHII*

Plusieurs espèces de krill préfèrent les eaux froides et se retrouvent dans les hautes latitudes. C'est le cas de l'espèce subarctique *Thysanoessa raschii* (fig. 1.6).

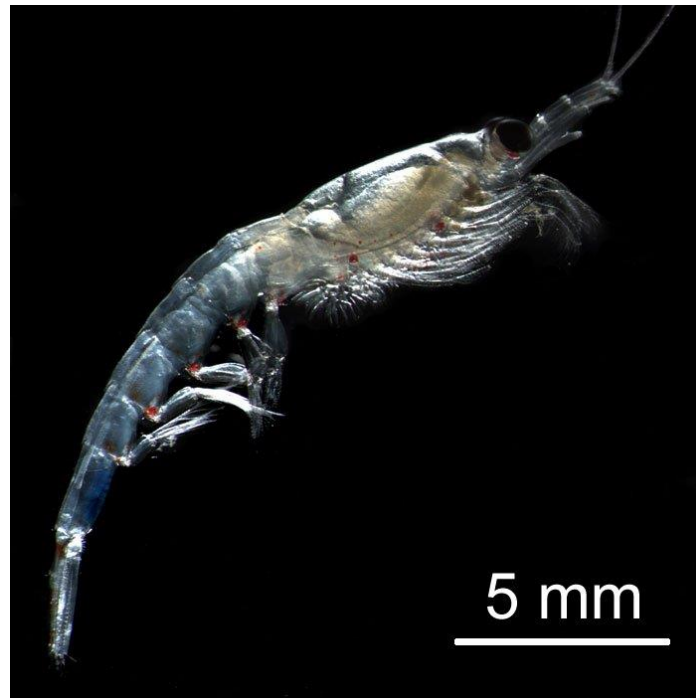


Figure 1.6 : Photographie d'un individu de l'espèce.

https://en.wikipedia.org/wiki/Thysanoessa_raschii#/media/File:Thysanoessa_raschii.jpg

Cette espèce de krill vit dans le nord de l'océan Atlantique et Pacifique. Elle préfère les eaux froides et sa limite sud de répartition est le 40°N (Everson, 2000). Dans l'Atlantique, les populations se trouvent principalement dans l'Estuaire et le Golfe du Saint-Laurent, autour du Groenland, dans la mer de Bering, la mer de Barents, ainsi que dans de nombreux fjords de la Norvège (Falk-Peterson and Hopkins, 1981; Siegel 2000; Harvey *et al.* 2012). Dans l'océan Pacifique, les populations se retrouvent dans le golfe de l'Alaska (Pinchuk and Hopcroft, 2007).

1.5 L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT

Sur les quatre espèces de krill présentes dans l'ESL et le GSL, *T. raschii*, ainsi que l'espèce boréale *Meganectyphanes norvegica* sont les deux espèces les plus abondantes. *T. raschii* est une espèce d'eau froide et vit dans des conditions particulières retrouvées dans le système du Saint-Laurent.

1.5.1 Conditions océaniques

L'ESL et le GSL du Saint-Laurent forment un milieu océanique semi-fermé et relié à l'océan Atlantique par deux détroits dont le détroit de Belle Isle au nord et le détroit de Cabot au sud. Ils reçoivent des apports importants en eau salée de l'Atlantique et en eau douce provenant du bassin versant du Saint-Laurent. L'ESL et le GSL sont caractérisés par la présence du chenal Laurentien, atteignant 400 mètres de profondeur par endroit, s'étendant du détroit de Cabot jusqu'à l'embouchure du fjord du Saguenay, où la bathymétrie remonte drastiquement (Therriault 1991). De plus, situés dans une région subarctique, l'ESL et le GSL sont partiellement recouverts de glace de décembre à mars. Au printemps, la température de l'eau à la surface se réchauffe et se crée durant l'été une colonne d'eau stratifiée en trois couches : une couche de surface chaude, une couche intermédiaire froide (CIF), créée par les eaux froides mélangées en surface en hiver, et une couche plus profonde et plus chaude d'eau d'origine Atlantique (Galbraith *et al.* 2006; Galbraith *et al.* 2012 fig. 1.7).

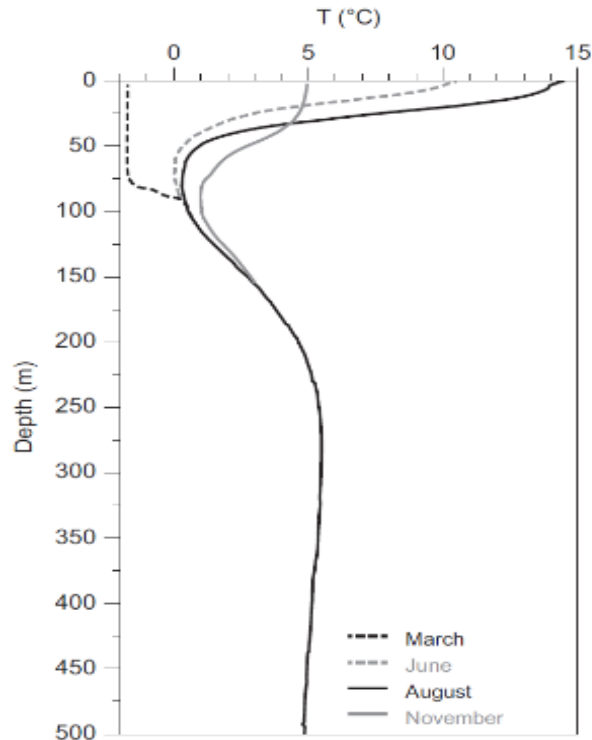


Figure 1.7 : Variations de la température de l'eau du GSL en fonction de la profondeur pour différents mois de l'année. Figure tirée de Galbraith *et al.* 2012.

La couche de surface ainsi que la couche intermédiaire froide sont plus influencées par la température de l'air et varient de façon saisonnière tandis que la couche profonde subit peu d'influence de la température de l'air (Galbraith *et al.* 2012). L'épaisseur de la CIF varie donc en fonction des saisons et peut s'étendre de 50m de profondeur jusqu'à 150m de profondeur (fig. 1.7).

1.5.2 *Thysanoessa raschii* dans l'ESL et le GSL

Un échantillonnage réalisé à l'été 2008 et 2009 dans l'ESL et le GSL montre que la distribution de *T. raschii* varie saisonnièrement (McQuinn *et al.* 2015). Cette espèce se retrouve généralement le long de la pente descendante du chenal Laurentien le long des côtes nord et sud de l'ESL ainsi que le long de la côte de la péninsule gaspésienne dans le GSL. De plus, une forte abondance se trouve à la tête du chenal Laurentien en raison de l'interaction entre la circulation estuarienne générale et les forts courants de marée qui génèrent d'importantes remontées d'eau de fond. Cette particularité de l'ESL en fait un important lieu d'alimentation pour plusieurs prédateurs marins,

notamment pour les baleines bleues se nourrissant presque exclusivement de *T. raschii* (Gavrilchuk et al. 2014).

T. raschii effectue des migrations nyctémérales, c'est-à-dire qu'elle fait des migrations journalières verticales entre la surface et les profondeurs de la colonne d'eau. Les individus migrent en profondeur le jour pour éviter les prédateurs et remontent en surface la nuit pour s'alimenter sur le phytoplancton (Everson, 2000). Dans un environnement stratifié comme l'ESL et le GSL, ce comportement migratoire impose au krill de traverser d'importants gradients de nourriture et de températures. Comme *T. raschii* est une espèce d'eau froide, elle se retrouve dans la CIF ou tout près de sa limite inférieure durant le jour. En effet, Plourde *et al.* (2014) ont montré que cette espèce se trouvait le jour entre 50 et 150 mètres de profondeur avec un centre de gravité de la population à 90 mètres de profondeur. La nuit, les individus quittent les profondeurs sombres, froides et dépourvues de phytoplancton pour migrer en surface et s'y nourrir. Cette espèce à caractère herbivore se nourrit surtout de phytoplancton et principalement de diatomées (Cabrol *et al.* 2019)

Les quelques études portant sur *T. raschii* dans l'ESL et le GSL se sont concentrées seulement sur sa reproduction jusqu'à présent. Elles ont déterminé que la reproduction de cette espèce débutait en mai, coïncidant avec la floraison phytoplanctonique qui est source principale de nourriture pour cette espèce, pour se terminer en septembre (Berkes 1976; Plourde *et al.* 2011). Il serait toutefois intéressant d'étudier plus en détail les variations saisonnières, non seulement de la reproduction, mais aussi de la croissance somatique de cette espèce. L'étude simultanée et plus détaillée de ces deux paramètres permettrait de mieux comprendre la dynamique de cette espèce dans le système du Saint-Laurent.

1.6 PROBLÉMATIQUE

Les changements climatiques sont des enjeux majeurs pour les écosystèmes marins en particulier pour les océans polaires. En effet, les océans des hautes latitudes sont les plus sensibles aux variations des conditions environnementales et subissent les effets des changements climatiques plus rapidement que les autres océans (Wasmann *et al.* 2011; Doney *et al.* 2012). Ces changements ont de grandes répercussions sur les organismes marins et l'écosystème. Ainsi, en réaction aux changements de leur habitat, ceux-ci modifient leur comportement, leur croissance et leur

abondance ou se déplacent vers d'autres habitats plus favorables (Wasmann *et al.* 2011). De plus, ces changements de comportement de distribution biogéographiques affectent l'ensemble du réseau trophique et les autres organismes dépendant de ceux-ci pour leur survie (Brierley et Kingsford, 2009; Wassman *et al.* 2011; Doney *et al.* 2012).

Depuis la dernière décennie, des anomalies positives importantes de température sont observées pour les trois couches d'eau de l'ESL et du GSL, c'est-à-dire des températures plus élevées que la moyenne (fig. 1.8; Galbraith *et al.* 2017).

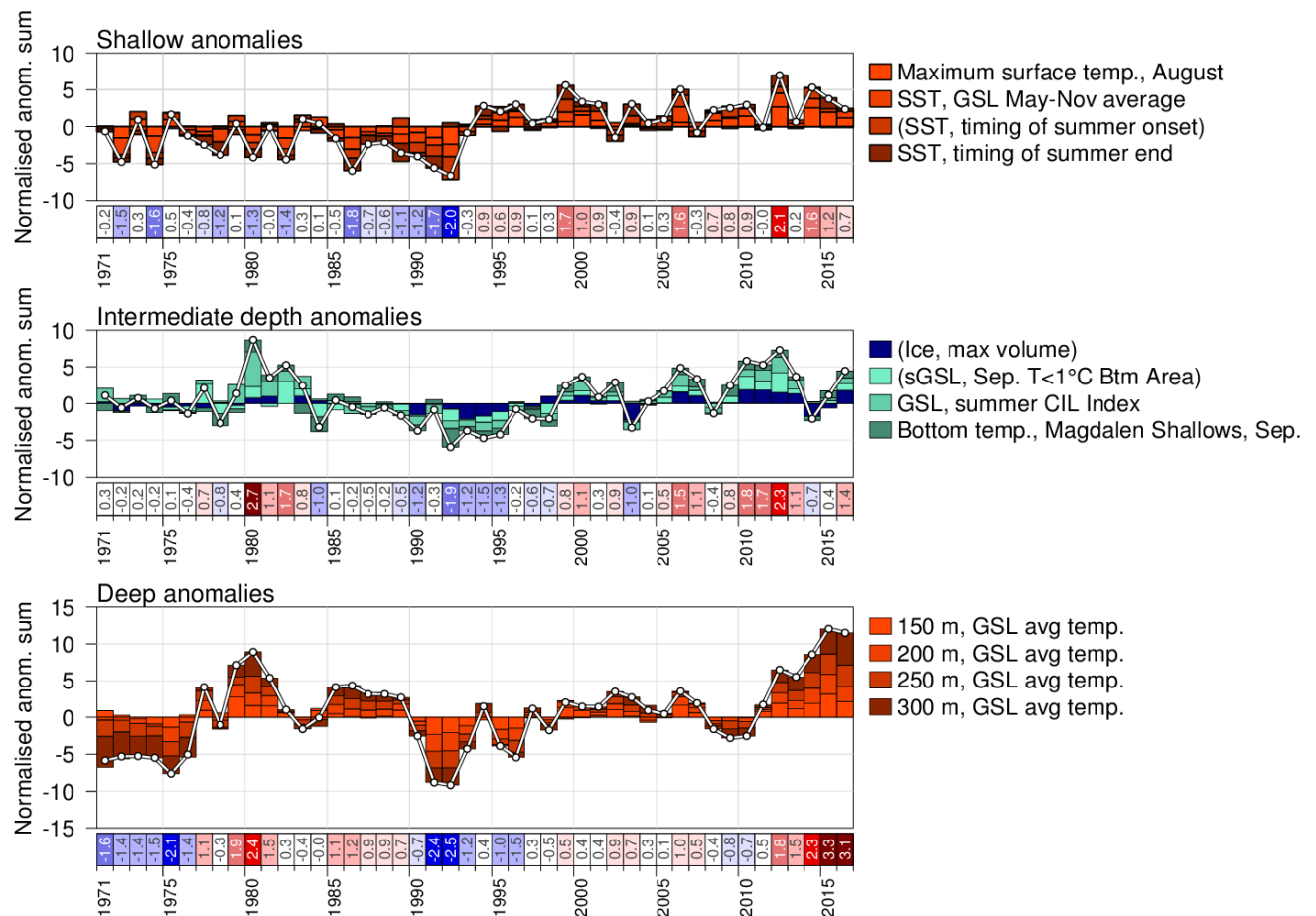


Figure 1.8 : Anomalies de températures moyennes normalisées pour la couche de surface (haut), la couche intermédiaire froide (milieu) et la couche profonde (bas) dans le Golfe du Saint-Laurent. Les anomalies positives signifient que les températures sont plus chaudes que la moyenne et les anomalies négatives signifient des températures plus faibles que la moyenne. Figure tirée de Galbraith *et al.* 2017.

Peu de connaissances sont acquises jusqu'à ce jour sur l'effet de ces augmentations de température sur la croissance somatique et la reproduction de *T. raschii* dans l'ESL, ainsi que la façon dont ces deux paramètres biologiques varient avec les saisons. Ce manque de connaissances rend difficile

l'analyse des possibles impacts des changements environnementaux sur cette espèce. Cette étude va donc permettre de mieux comprendre la dynamique de population de *T. raschii* et ainsi de prédire le potentiel impact des changements environnementaux sur cette espèce.

1.7 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

L'objectif principal de cette étude était d'acquérir plus de connaissances fondamentales sur la dynamique de croissance et de la reproduction de *T. raschii* en fonction des conditions environnementales dans l'ESL. Le premier objectif spécifique de ce mémoire est de décrire les variations saisonnières de la croissance somatique et de la reproduction de *T. raschii*. L'hypothèse testée pour répondre à cet objectif spécifique est que les maximums de croissance somatique et de reproduction sont observés au printemps avec la floraison de phytoplancton puis diminuent pendant la période d'été pour augmenter à l'automne, lors de la seconde floraison. Le second objectif spécifique est d'analyser les relations fonctionnelles entre la croissance somatique, la reproduction et les conditions environnementales en réponse à des facteurs abiotiques et biotiques. La première hypothèse testée pour répondre à cet objectif spécifique est que la croissance somatique et la reproduction augmentent avec la température de l'eau mais diminuent lorsque la température s'approche d'une valeur élevée critique. La seconde hypothèse testée est que la croissance somatique et la reproduction sont fortement dépendantes de la concentration en phytoplancton, étant donné que *T. raschii* est une espèce plutôt herbivore.

CHAPITRE 2

**VARIATIONS SAISONNIERES DE LA CROISSANCE SOMATIQUE ET LA
REPRODUCTION CONTROLEES PAR LES CONDITIONS
ENVIRONNEMENTALES D'UNE ESPECE SUBARCTIQUE, THYSANOESSA
RASCHII, DANS L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT**

2.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS

Le krill est une composante importante de la biomasse zooplanctonique qui joue un rôle clé dans le réseau trophique des écosystèmes marins. Malgré leur rôle important d'espèces fourragères dans l'écosystème marin, peu de connaissances sont acquises sur la dynamique des populations de krill dans l'estuaire (ESL) et le golfe du Saint-Laurent (GSL). L'objectif principal de cette étude était d'acquérir des connaissances fondamentales sur la croissance et la reproduction d'une espèce clé dans le système ESL-GSL, *T. raschii*, en réponse aux conditions environnementales. Des individus de *T. raschii* ont été échantillonnés dans l'estuaire du Saint-Laurent, Québec, Canada, pendant cinq ans entre 2010 et 2016, du printemps à la fin de l'été. Les individus ont été incubés à 4°C dans de l'eau de mer filtrée pendant un maximum de 6 jours, au cours desquels deux composantes de la croissance totale ont été mesurées : la croissance somatique et la reproduction. Des observations journalières ont été effectuées afin de collecter les mues fraîches et les œufs qui ont ensuite été comptés. Les mues et les individus qui ont nouvellement mués ont été mesurés afin de calculer un taux de croissance en suivant la méthode du taux de croissance instantanée (IGR). Nos résultats ont montré que la croissance somatique et la reproduction de *T. raschii* suivent un patron saisonnier lié à des facteurs abiotiques (température) et biotiques (chl. *a*). La croissance somatique et la production d'œufs augmentent au cours de l'été en suivant les températures et les concentrations de chl. *a*. Cependant, une diminution de la croissance somatique est observée en août où la production d'œufs est maximale, suggérant un compromis possible entre croissance somatique et reproduction. De plus, les analyses des relations fonctionnelles ont montré des fenêtres de température optimales pour la croissance somatique et la production d'œufs. En effet, la croissance somatique était maximisée à des températures de la CIF (T_{50-150m}) comprises entre 1,2°C et 2,0°C alors que la production d'œufs l'était à des températures entre 3,8°C et 5,7°C de la couche de surface (T_{0-50m}). Nos résultats ont montré que des concentrations de chl. *a* minimum de 9 mg.m⁻³ pour la croissance somatique et de 80 mg.m⁻² pour la production œufs étaient nécessaires pour soutenir ces deux activités. Nos résultats ont également montré l'importance de conserver des conditions optimales sur une période allant entre une et trois semaines afin soutenir les activités biologiques des individus de *T. raschii*.

2.2 SEASONAL VARIATION OF SOMATIC GROWTH AND REPRODUCTION DRIVEN BY ENVIRONMENTAL CONDITIONS ON A SUB-ARCTIC KRILL SPECIES *THYSANOESSA RASCHII* IN THE GULF OF ST. LAWRENCE

Laurie Emma Cope, Gesche Winkler and Stéphane Plourde

Abstract

Krill is an important component of the zooplankton biomass that plays a key role in the food web of marine ecosystems. Despite their important role as forage species in the marine ecosystem, little is known about krill population dynamics in the St. Lawrence Estuary (SLE) and Gulf of St. Lawrence (GSL). The aim of this study was to obtain fundamental knowledge about the growth and reproduction of a key species in the SLE- GSL system, *T. raschii* in response to environmental conditions. *T. raschii* individuals were sampled in the SLE, Québec, Canada, for five years between 2010 and 2016 from spring to late summer. These individuals were incubated at 4°C in filtered sea water for a maximum of 6 days where two components of total growth were measured: somatic growth and reproduction. Fresh moults and eggs were collected and counted daily. Moults and recently moulted individuals were measured to calculate a growth increment following the instantaneous growth rate method (IGR). Our results showed that somatic growth and reproduction of *T. raschii* followed a seasonal pattern related to abiotic (temperature) and biotic (chl. *a*) factors. Somatic growth and egg production increase during summer with temperatures and chl. *a* concentration. However, a decrease in somatic growth was observed in August when egg production is maximum, suggesting a possible trade-off between somatic growth and reproduction. Furthermore, functional relationships analyses showed optimal temperature windows for both somatic growth and egg production. Somatic growth was maximized at temperatures between 1.2°C and 2.0°C in the CIL (T_{50-150m}), whereas egg production was maximized at temperatures between 3.8°C and 5.7°C above the CIL (T_{0-50m}). Our results showed required minimum concentrations of chl. *a* of 9 mg.m⁻³ for somatic growth and 80 mg.m⁻² for egg production, Finally, our results also showed the importance of optimal conditions lasting for one to three weeks to support biological activities of *T. raschii* individuals.

INTRODUCTION

Climate change is a global threat to marine ecosystems from polar to tropical regions because it modifies physical and chemical conditions that induces changes in physiological response of marine organisms (Doney *et al.* 2012). Studies and interests on the impact of climatic change on euphausiids were mainly concentrated on Antarctic krill species, *Euphausia superba*, (Nicol 2006; Brown *et al.* 2010; Groeneveld *et al.* 2015) which is a crucial staple species in this system and is itself of high importance for commercial fishing (Nicol *et al.* 2012). However, krill are found in all oceans (Everson 2000; Mangel and Nicol 2000) and are an important part of the food web, ensuring the carbon transfer between primary producers and predators at higher trophic levels such as crustaceans, fish, bird and marine mammals (Croxall *et al.* 1999; Savenkoff *et al.* 2013). Thus, it is important to dedicate further research on other species than *E. superba* to better understand the eco-physiology of krill in changing environments.

Just like all crustacean organisms, krill development goes through successive moults that are tied to physiological traits such as somatic growth and reproduction. These two components of the moult cycle are controlled by internal factors (hormones) and environmental parameters (Buchholz and Buchholz 2010). They are also size dependent (Fowler *et al.* 1971). Somatic growth and reproduction vary on a seasonal scale governed by changes in environmental factors (Smith 1991; Kawaguchi *et al.* 2006; Pinchuk and Hopcroft 2007). They are mainly driven by changes in temperature and food availability (Falk-Petersen and Hopkins 1981; Cuzin-Roudy and Buchholz 1999). The growth increment of krill is affected by temperature (Brown *et al.* 2010; Atkinson *et al.* 2006) and unfavorable environmental conditions can lead to body shrinkage (Ikeda and Dixon 1982). Food availability has a strong influence on both somatic growth and reproduction (Falk-Petersen and Hopkins 1981; Atkinson *et al.* 2006).

The cold-water krill species, *Thysanoessa raschii*, is a key component of the marine food web in the St. Lawrence Estuary (SLE) and Gulf of St. Lawrence (GSL) where it also constitutes the preferred prey of the blue whale (Gavrilchuk *et al.* 2014). *T. raschii* performs strong diel vertical migrations (DVM) with individuals migrating between their deep daytime habitat within or near

the cold intermediate layer (CIL) and their nighttime habitat in the surface layer (Plourde *et al.* 2014) to feed on phytoplankton (Sourisseau *et al.* 2008; Simard *et al.* 1986). The SLE and GSL are sub-Arctic regions with a seasonal sea ice cover generally from December to March. In spring, a three-layer water column forms in response to the atmospheric seasonal warming: a warm surface layer, a cold intermediate layer (CIL) and a slightly warmer deep layer (Galbraith *et al.* 2006, Galbraith *et al.* 2012). Since 2010, higher-than-normal temperatures in these three layers have been observed (Galbraith *et al.* 2017). These water layer characteristics suggests that *T. raschii* would experience temperature variations at daily, seasonal and interannual scales, with potentially strong impacts on its biology.

T. raschii is an omnivorous species consuming phytoplankton and small crustaceans (Smith 1991, Pinchuk and Coyle, 2008, Cabrol *et al.* 2019). However, this species depends mostly on phytoplankton during the spring and summer months (Seather *et al.* 1986; Cabrol *et al.* 2019), an important food source to ensure reproduction of this species during the reproductive season (Harvey *et al.* 2012). Indeed, Berkes (1976) and Plourde *et al.* (2011) found that the seasonal variations in spawning were mostly correlated to the phytoplankton blooms. However, in the St. Lawrence system, no information is available on the seasonal pattern in somatic growth and reproduction of *T. raschii* and how variations in these traits might be governed by environmental conditions (e.g., temperature and food availability). This lack of knowledge hampers our ability to assess how variations in environmental conditions would affect *T. raschii* population dynamics and productivity in the region now and in future conditions.

The aim of this study was to obtain fundamental knowledge about the growth and reproduction dynamics of *T. raschii* over a wide range of environmental conditions in the SLE. More specifically, our objectives were 1) to describe the seasonal variations in somatic growth of males and females as well as female egg production and 2) to describe functional relationships between these traits and abiotic and biotic environmental conditions. This study was based on short-term experiments and the instantaneous growth rate method was used (Quetin and Ross, 1991; Nicol *et al.* 1992; Tarling *et al.* 2006 and Atkinson *et al.* 2006). To our best knowledge, somatic growth was measured for the first time simultaneously with reproductive output.

METHODS

Sampling

Krill individuals were collected in the SLE from April to October for five years between 2010 and 2016. They were caught with a Jacknet (1m diameter; 333 μ m), equipped with a strobe light to limit krill net avoidance, at depths between 50 and 150 meters which corresponded to the day-time depth of *T. raschii* (Plourde *et al.* 2014, McQuinn *et al.* 2015). On board, krill were gently transferred to 4L jars filled with filtered sea water and kept at near ambient temperature of 5°C for 3-4 hours until arrival in the laboratory.

Laboratory

Many *T. raschii* individuals were incubated for different months between 2010 and 2016 (see Table 1, supplementary material). *T. raschii* individuals were sorted and only those in good apparent condition (good swimmers, physically intact etc.) were chosen. They were placed individually in jars (1 L) filled with filtered (0.2 μ m) and sterilized (UV) sea water (28 PSU; 4°C). Each jar was equipped with an egg separator (Plourde and Runge 1993) with a 1-mm mesh to allow the eggs to sink down out of reach of the animal to minimize cannibalism. *T. raschii* individuals were incubated at 4°C for 4 to 6 days. Each one was checked daily (24h) for moults and eggs according to the instantaneous growth rate method (Quetin and Ross 1991; Nicol *et al.* 1992; Nicol, 2000 and Tarling *et al.* 2006).

Somatic growth

When an individual moulted, the moult was collected, photographed under a stereomicroscope-digital camera system and the telson was measured using the image capture software PixeLInK (A Navitar Company). Somatic growth was calculated as growth increment (GI in %) following equation 1 (Tarling *et al.* 2006) for the entire moult period where T_a is the telson length of the freshly moulted animal and T_e is the telson length of the moult.

$$GI = \frac{Ta - Te}{Te} \cdot 100 \quad (1)$$

Egg production

Whenever eggs were observed, they were collected by delicately pouring the water from the jar over a 73- μ m sieve. The sieve was then rinsed to collect the eggs, minimizing egg loss. The eggs were counted under a binocular.

At the end of the experiment, each animal was photographed, sexed and species identification was confirmed, as in some cases (9.8%) the congeneric *Thysanoessa inermis* may have been confounded with *T. raschii* during live sorting. Total body length, telson length and eye diameters were measured (PixeLInk). The eye diameter can be used to indicate whether or not an individual shrank as the eye diameter remains constant even while krill is shrinking (Sun *et al.* 1995; Shin and Nicol, 2002). Individuals were stored in a 4% formaldehyde solution with their moult and/or eggs. Somatic growth and egg production were calculated for an entire moult period.

Data correction

Because of the high variability observed in the data, we used a statistical approach to exclude data that looked extreme due to various and often unknown reasons. Hence, a 95th percentile computation was calculated on the whole dataset frequency distribution of growth increment and egg production and the upper and lower 5% of the data were excluded (Annex 1).

Corrections were applied on both somatic growth and egg production to minimize the effects of the duration of the experiments. Indeed, decreasing performance of both activities were observed within a few days of incubation due to the lack of food (Nicol *et al.* 1992; Kawaguchi *et al.* 2006; Tarling *et al.* 2006).

To correct for the effect of incubation time on somatic growth, we used a generalized linear model (GLM) in which sex, month and year were included as fixed effect as well as the interactions between these fixed effects and incubation days (see results below).

Moulting and egg production were observed at any given time throughout the moult cycle and no evidence of synchronization within the population was observed, has been reported for other krill species like *Meganyctiphanes norvegica* (Buchholz *et al.* 1996; Tarling *et al.* 1999; Tarling and Cuzin-Roudy, 2003). *T. raschii* females generally laid their eggs in two or three successive clutches (different spawning events) during their reproductive cycle and the eggs were laid mostly on two or three consecutive days. Indeed, 84% of the females that laid eggs in two clutches did it within two consecutive days or with only a one-day interval. We also observed that the first clutch was larger than the second one (Fig. 2.1a) and assumed that this was a natural effect of decreasing number of eggs laid with successive clutches as observed for *M. norvegica* (Cuzin-Roudy, 2010), and not related to incubation time. However, the later the first clutch was laid, the fewer clutches were laid by females (Fig. 2.1b), which was more likely to be related to incubation time than moult cycle stage, as no synchronization was observed within the population. When the first egg clutch was laid on the first day of incubation, females generally laid eggs in two clutches (61%), and even in three (12%) in some occasions. However, when the first clutch was laid on day two and three, the number of females laying a second clutch was lower (18.75% and 6.82% respectively) and none of the females produced a third clutch. When the first clutch was laid on day four, five and six, no successive clutches were observed. We assumed that the general behavior (without incubation effects) was laying eggs in two successive clutches as observed when the first clutch was laid on the first day of incubation.

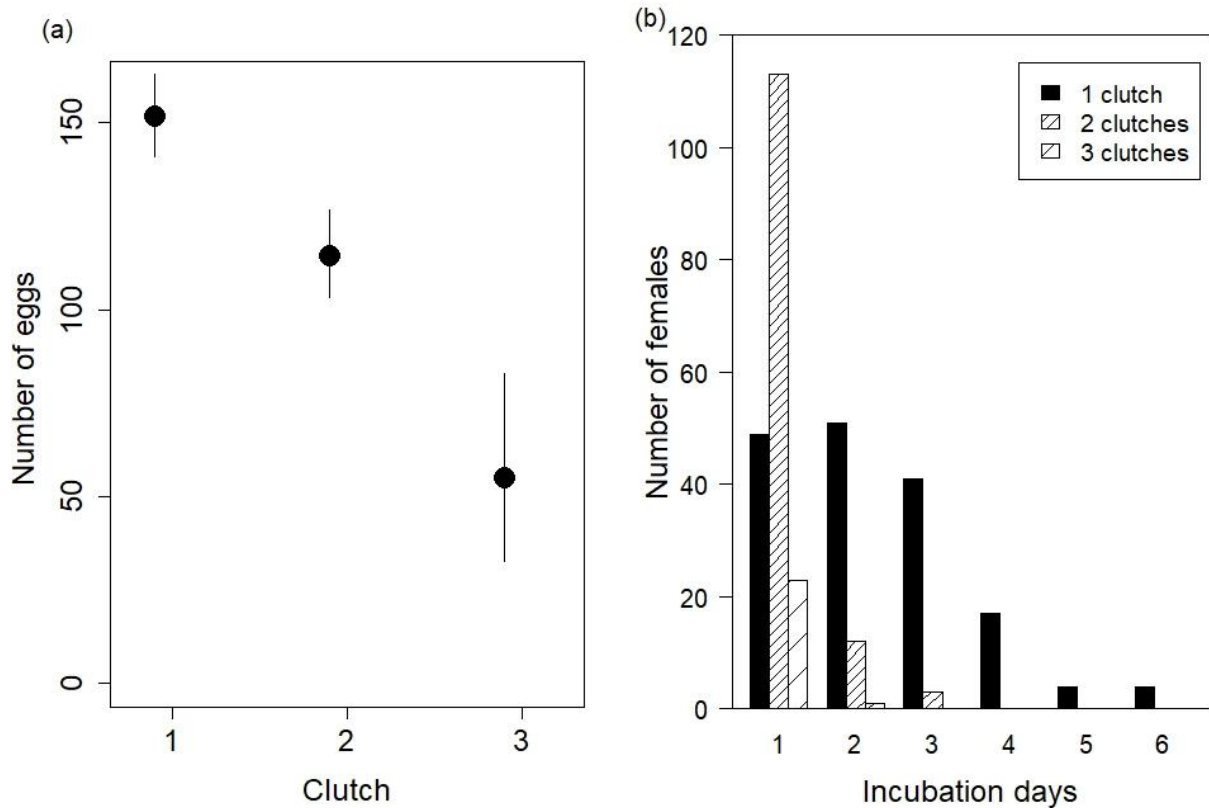


Figure 2.1: Mean predicted number of eggs laid for each successive clutch in a reproductive cycle (a). Values are adjusted to a mean total body length (23.3mm) and error bars represent the 95% confidence interval. Number of females that laid one, two and three clutches (b). The x axis represents the day when the first clutch was laid.

Different corrections were applied to egg production depending of the observations. The general behavior observed was females laying two clutches during incubation time, which means that they were captured before they started to lay eggs and they laid most of their eggs during the incubation. Thus, no correction was applied to these observations and was used to assume and correct other observations. We assumed that females that laid their first clutch on day one and had only one clutch during all the incubation time were capture after they laid their first clutch. Thus, we assumed that the observed clutch was the second one and we estimated a first clutch. We also assumed that females that laid one clutch late in the incubation were captured early during the intermolt period and did not have the time to lay all its eggs. We then estimated a second clutch

for these females. For the corrections and assumption of additional clutches, we calculated the proportion of the total number of eggs produced during an intermoult period laid in the first and second clutches. Afterward, we averaged these values for each month in our data set. To determine the number of eggs laid in the second clutch, we used equation 2 where $\% \bar{x}_2$ is the mean percentage of the total number of eggs laid in the second clutch and $\% \bar{x}_1$ is the mean percentage of the total number of eggs laid in the first clutch.

$$\# \text{ eggs laid in clutch 2} = (\# \text{ eggs laid in clutch 1} * \% \bar{x}_2) / \% \bar{x}_1 \quad (2)$$

Energy budget

Somatic growth and egg production were both converted to a percentage of body dry weight (%bodyDW). Total body length, estimated by a total body length and telson length relationship for the moult, was converted to wet weight (WW) using a regression based on krill data from 2008 to 2014 (unpublished data). WW was converted into dry weight (DW), by a WW and DW relationship established by Harvey *et al.* (2012) (Table 2.1). Regarding egg production estimates, we used the mean diameter of the embryo and volume of *T. raschii* eggs reported by Timofeev (2006) and converted the egg volume in carbon weight with a value of 14% of carbon (estimated from Kiorboe, 1985). This was converted to DW with the percentage of carbon observed in the eggs of *Euphausia superba*, which was 47% (Iguchi and Ikeda, 1998). The estimated mean DW of an egg of *T. raschii* was $5.95 \pm 0.35 \mu\text{g}$ (standard error) and we multiplied it by the total number of eggs laid by females to obtain the % body DW of each spawning event in an entire moult period.

Table 2.1 : Equations describing the different relationships used for the energy budget conversion. Abbreviations are total body length (TBL), telson length (TL), wet weight (WW) and dry weight (DW).

<u>Relationship</u>	<u>Equations</u>	<u>R²</u>
Total body length and telson length	$TBL = 6.2113TL + 1.289$	0.585
Wet weight and total body length males	$WW = 0.0032e^{0.1229TBL}$	0.719
Wet weight and total body length Females	$WW = 0.0026e^{0.1367TBL}$	0.815
Dry weight and wet weight	$DW = 0.27WW^{0.965}$	0.96 (Harvey <i>et al.</i> 2012)

Data analysis

The abiotic (temperature and salinity) and biotic (chl *a* concentration, mesozooplankton biomass) environmental conditions used in our study were described by data collected following a standard protocol by the Atlantic Zone Monitoring Program (AZM) conducted by the Department of Fisheries and Oceans (DFO) since 1999 (see details in Devine *et al.* 2017). The data used in our analyses were collected from 2010 and 2016 in the central SLE at the Rimouski station (48° 40.00' N 68° 35.00' W; 336m) on quasi-weekly basis between April and November (Devine *et al.* 2017).

All analyses were conducted using the R software (3.3.2 version, R core team 2016). One-way analyses of covariance (ANCOVA) (car package, Fox and Weisberg 2011) were used to analyze seasonal variations of weight specific GI (%body DW) and egg production (%body DW) for the entire moult period. A square-root transformation was applied on egg production data to ensure normality. Length was used as a covariate to adjust for a mean length of females, and month was included as a fixed factor. Tukey HSD tests (agricolae package, Mendiburu 2017) were used to assess significant pairwise differences between months (significant level = 0.05).

Functional relationships between somatic growth, egg production and environmental conditions were described using generalised additive models (GAM; mgcv package, Wood *et al.* 2016). We used this multivariate approach as relationships between response variables and environmental conditions were likely to have different forms. Total length of individuals was used as a covariate and smoothers were applied to several environmental parameters with a low degree of smoothing ($k=3$) (Table 2.2). Temperature averaged in the 0-50 m (T_0-50) and 50-150 m (T_50-150) layers were used to represent the temperature experienced by *T. raschii* in its nighttime and daytime habitats, respectively (Plourde *et al.* 2014, McQuinn *et al.* 2015). The sum and the difference between T_0-50 and T_50-150 were also tested to represent the daily averaged variation in temperature and the potential metabolic cost associated with the use of different thermal habitat within a day. Furthermore, Plourde *et al.* (2014) found an empirical relationship between the daytime preferred depth of *T. raschii* and the surface salinity (0-10m). We used this relationship to estimate the varying daytime depth of *T. raschii* and tested whether temperature at the predicted daytime depth (T_predDay) would be a better predictor of growth and egg production. Finally, temperature at the depth of the maximum chl. *a* concentration ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) was also tested as a predictor since krill is known to optimize ingestion by targeting the densest food layers (Simard *et al.* 1986; Sourisseau *et al.* 2008). Different estimates of chl. *a* concentrations were also considered in order to explore which one would better represent food availability supporting growth and reproduction: integrated chl. *a* in the 0-50 m layer ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$; chl. *a*_0-50) and maximum chl. *a* ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$; chl. *a*_max) were tested in different models, as these two variables were strongly correlated ($R\text{-squared} = 0.8127$). Furthermore, as *T. raschii* is known to be omnivorous and also feed occasionally on small zooplankton, the mesozooplankton biomass ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$; zoo_biom) was calculated and also tested in the models in order to see if it has explicative power on observed growth and reproduction patterns. This might be the case if zooplankton represents an alternative food source when phytoplankton concentrations are low. Temperature and chl. *a* were autocorrelated with months, thus the factor month was not included in the GAM models. Somatic growth and egg production are associated with the moult cycle and thus potentially represent an integration of the effect of environmental conditions over the previous or current intermoult period. Assuming the individuals experienced the same environmental conditions, averaged values of the abiotic and biotic variables were computed for different time scales of 1, 2 and 3 weeks before capture to determine which timescale would be the most significant to explain variations in growth and egg production. Factors and timescales that explained the most variance were chosen using

the general cross-validation method (GCV). All models computed are shown in supplementary material (Table 2).

Table 2.2: Environmental parameters tested in the statistical models. Each parameter was tested for three timescales; one, two and three weeks before incubation date.

Temperature (°C)	Food source
T_0-50m	Chl. <i>a</i> _0-50m (mg.m ⁻²)
T_50-150m	Chl. <i>a</i> _max (mg.m ⁻³)
T_0-50m + T_50-150m	Zoo_biom (g.m ⁻²)
T_0-50m – T_50-150m	
T_predDay	
T_max chl. <i>a</i>	

RESULTS

Effect of incubation days on somatic growth

The best model selected (AIC= 1987.2) included sex and month as fixed effects and the interaction between sex and incubation days. The result of the GLM showed a decrease of GI with incubation days with different slopes for females (effect size= -0.2287 ± 0.4562) and males (effect size= -1.0114 ± 0.3847) (Fig. 2.2).

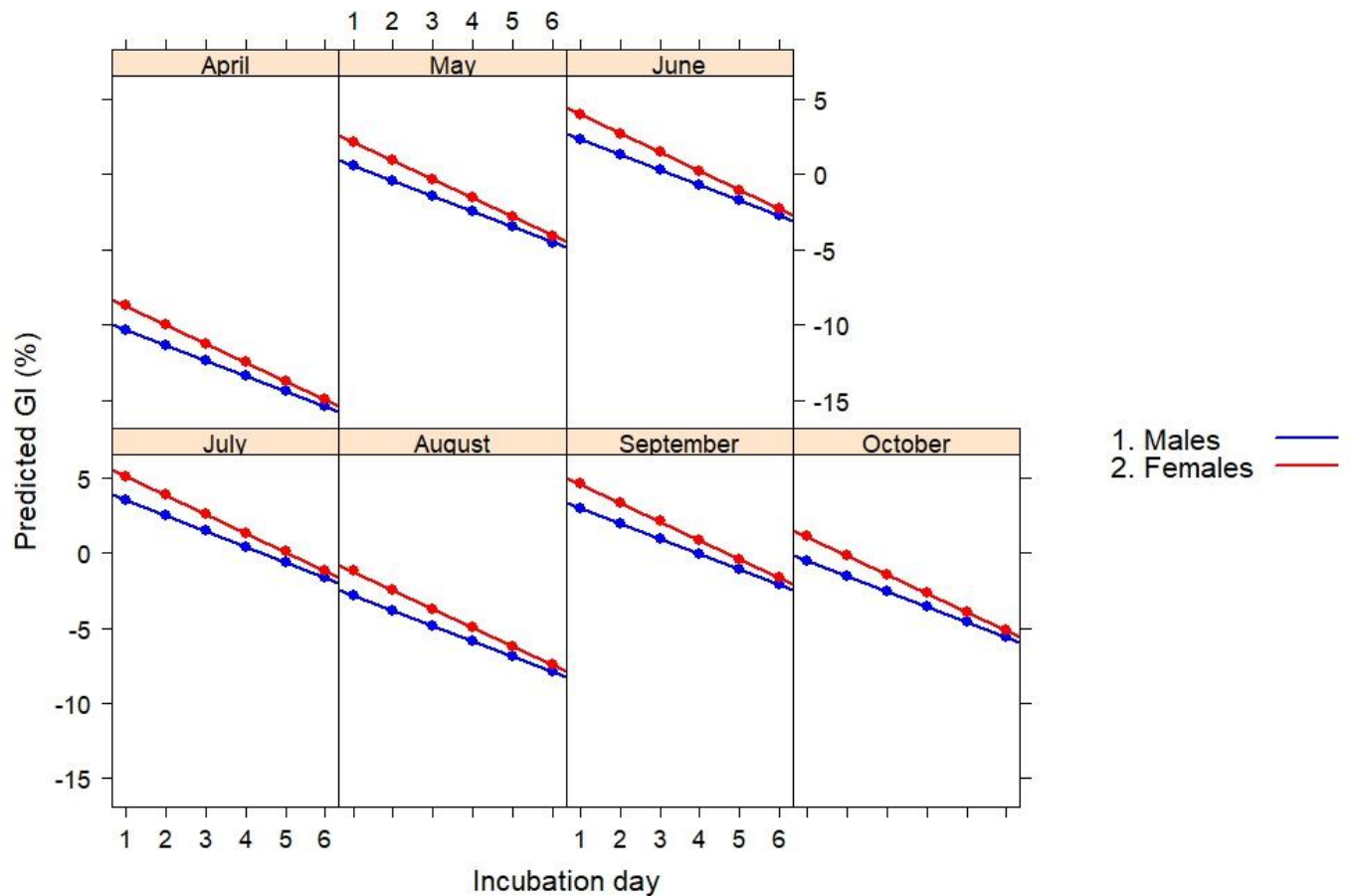


Figure 2.2: Mean predicted GI (%) for the entire moult period with incubation day by month for males (blue), females (red).

Environmental conditions in the SLE

T₀₋₅₀ showed a marked seasonal pattern ranging from 0.9°C to 5.0°C from April to October (Fig. 2.3a). Temperature was low in April and increased significantly throughout summer, with the maximum mean temperature observed in August at 5.0°C. Afterward, T₀₋₅₀ decreased from September to October. T₅₀₋₁₅₀ varied much less seasonally, ranging from 0.6°C to 2.1°C. T₅₀₋₁₅₀ increased during the summer with a maximum observed in August (Fig. 2.3b). A seasonal increase was observed for chl. *a*₀₋₅₀ concentration which ranged from 2.0 mg.m⁻² to 219.3 mg.m⁻² from April to October (Fig. 2.3c) with the maximum concentration observed in August. A decrease was then observed from September and throughout fall. Chl. *a*_{max} values ranged

between 0 mg.m^{-3} to 11.8 mg.m^{-3} (Fig.2.3d). Values were increasing during the summer with the maximum value reached in June.

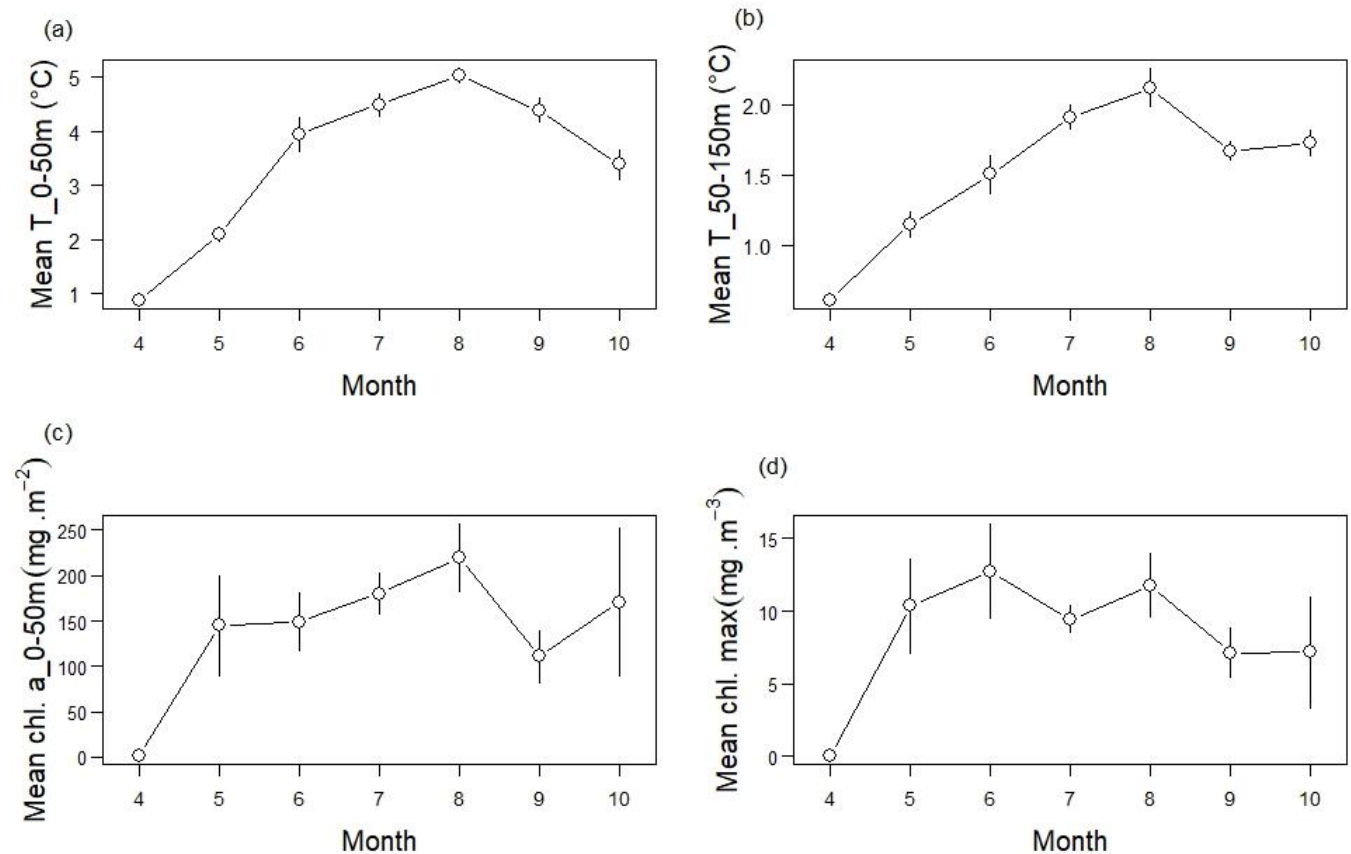


Figure 2.3 : Environmental conditions from April to October (a) T₀₋₅₀ (°C), (b) T₅₀₋₁₅₀ (°C), (c) chl. a₀₋₅₀ (mg.m⁻²) and (d) chl. a_{max} Mean values are calculated for the five years of experiments from 2010 to 2016. Error bars show de 95% confidence interval of the mean.

Seasonal variations of growth and reproduction

Somatic growth

Strong seasonal patterns in somatic growth were observed for females (ANCOVA, $F_{357} = 12.166$, $p < 0.01$) and males (ANCOVA, $F_{98} = 3.0904$, $p = 0.012$). Mean GI ranged from -8.43 to 21.44 (%bodyDW) for females and from -5.8 to 13.42 (%bodyDW) for males from April to October (Fig. 2.4a). GI was calculated for all females, the mean values represent GI for females that only moulted and those who moulted and produced egg. Mean GI was negative in April for females and

a significant increase was observed in May (Fig.2.4a). The highest mean values of GI were observed during in spring and part of the summer in May, June and July for both sexes. A significant decrease in GI was observed from July to August (Fig.2.4a) from 21.44 to 2.10 (%bodyDW) for females. These patterns were less pronounced in males.

Egg production

The first spawning was observed in May. Egg production increased significantly from May to July and remained high in August (ANCOVA, $F_{311} = 20.2748$, $p < 0.01$) ranging from 7.9 to 18.98 (%bodyDW) (Fig.2.4b). No spawning was observed during September and October.

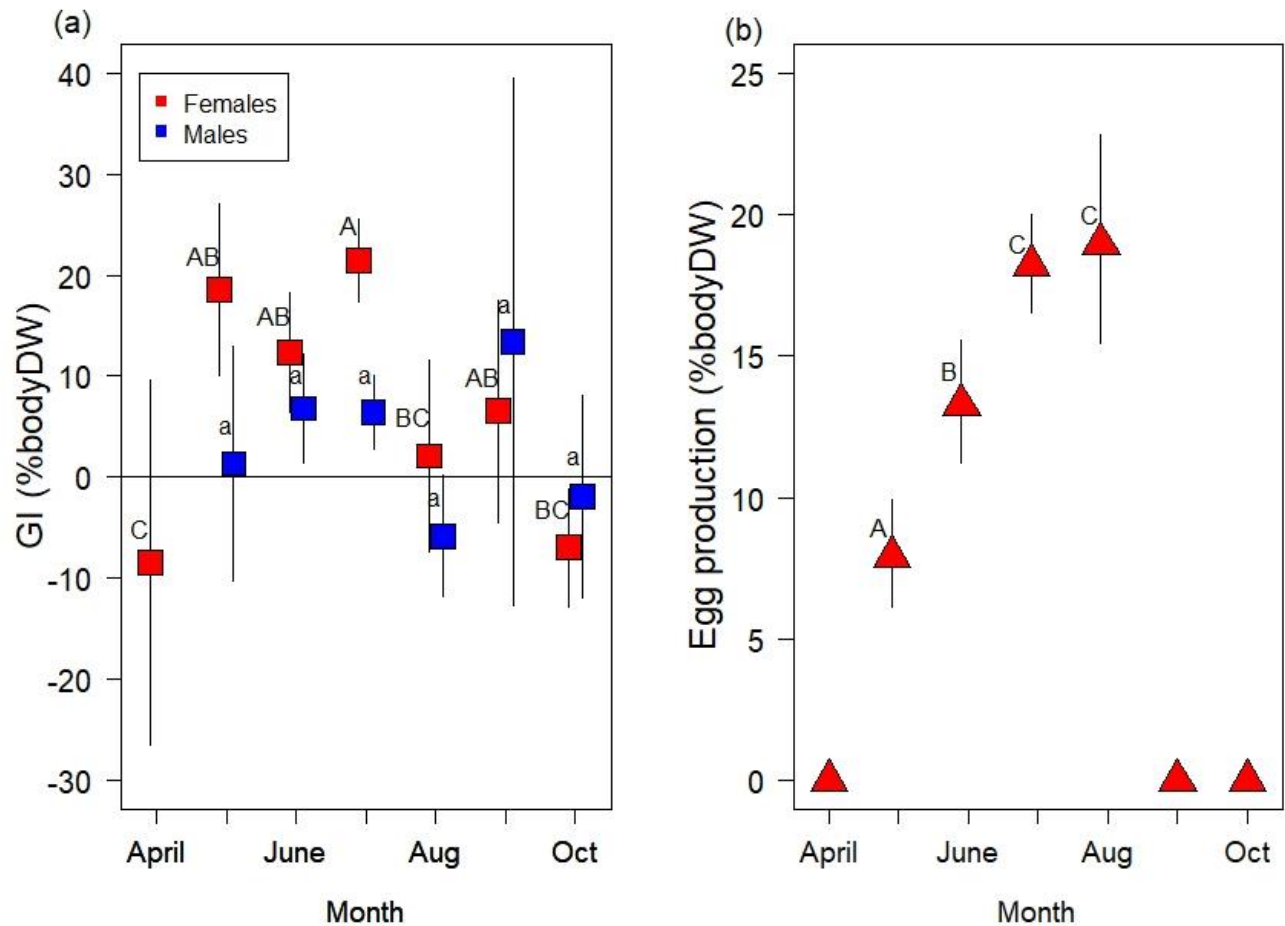


Figure 2.4 : (a) Mean predicted GI (%bodyDW) for the entire moult period from spring to fall for females (red) (n between 5 and 96) and males (blue) (n between 1 and 50) and (b) mean egg production (%bodyDW) (n between 35 and 154) for the entire moult period from spring to fall. Prediction values are adjusted for a mean length and error bars represent 95% confidence interval and based on experiments from 2010 to 2016. Letters represent statistical differences between groups ($p < 0.05$), uppercase for females and lowercase for males.

Effect of environmental conditions on somatic growth and reproduction

Somatic growth

The generalized additive models (GAMs) enabled us to identify the best environmental predictors of growth and egg production for the entire moult period. All models tested are shown in Table II (supplementary material). The best models for somatic growth of *T. raschii* males and females included T_50-150 (daytime habitat) and chl. *a*_max, explaining 24.4% and 31.9% of the deviance for females and males, respectively (Table 2.3). T_50-150 averaged over one week before capture had the highest effect on somatic growth of females ($F=10.90$, $p<0.001$) and males ($F=5.8195$, $p<0.001$). Similar results were observed for females and males for GI (%bodyDW) which increased with increasing T_50-150 (daytime habitat) and an optimum temperature window was observed between about 1.2°C and 2.0°C (Fig. 2.5a and 2.6a). Chl. *a*_max was the second factor affecting somatic growth and the best model was averaged values over two weeks. For females, GI (%bodyDW) increased with chl. *a*_max ($F=11.66$, $p<0.001$) and a minimum concentration of 9 mg.m⁻³ was needed to observe positive effect on somatic growth (Fig. 2.5b). For males, an increase in GI (%bodyDW) was observed with increasing chl. *a*_max ($F=4.094$, $p=0.03$) where an optimal window was observed between 10 mg.m⁻³ and 26 mg.m⁻³ having a positive effect on somatic growth (Fig. 2.6b).

Egg production

T_0-50 (nighttime habitat) and chl. *a*_0-50 was clearly the best model for egg production and explained 23.3% of the deviance (Table 2.3). T_0-50 averaged over three weeks had the strongest effect on egg production ($F=32.72$, $p<0.001$). Egg production (%bodyDW) increased with increasing T_0-50, a positive effect of temperature was observed with temperature between 3.8°C and 5.7°C (Fig. 2.7a). Chl. *a*_0-50 averaged over one week had also an effect on egg production ($F=10.52$, $p<0.001$). Egg production increased with increasing chl. *a*_0-50 and an optimum window was observed between 80 mg.m⁻² and 155 mg.m⁻² where it had a positive effect on egg production (Fig. 2.7b).

Table 2.3 Generalized Additive Models (GAM) testing the effect of temperature and chl. *a* on somatic growth of females and males and egg production for the entire moult period. Averaged number of weeks used indicated after each variable where w = week. All models had lgt_premolt as fixed effect. Models marked in bold are the best model fit.

<u>Response variable</u>	<u>Smoothers</u>	<u>% Deviance</u>	<u>GCV</u>
Female %bodyDW (n=227)	T_50-150; 1w + Chl. <i>a</i> _0-50; 2w	23.6	378.61
	T_50-150; 1w + Chl. <i>a</i>_max; 2w	24.4	374.78
	T_0-50; 1w + Chl. <i>a</i> _max; 2w	24.0	376.83
	T_0-50; 1w + Chl. <i>a</i> _0-50; 2w	9.3	444.66
Male %bodyDW (n=88)	T_50-150; 1w + Chl. <i>a</i>_max; 2w	31.9	176.01
	T_50-150; 1w + Chl. <i>a</i> _0-50; 2w	26.6	187.83
	T_0-50; 1w + Chl. <i>a</i> _max; 2w	24.6	193.87
	T_0-50; 1w + Chl. <i>a</i> _0-50; 2w	18.6	202.8
Egg production %bodyDW (n=273)	T_50-150; 3w + Chl. <i>a</i> _0-50; 1w	7.33	128.52
	T_50-150; 3w + Chl. <i>a</i> _max; 1w	7.08	129.22
	T_0-50; 3w + Chl. <i>a</i>_0-50; 1w	23.4	106.51
	T_0-50; 3w + Chl. <i>a</i> _max; 1w	16.7	115.04

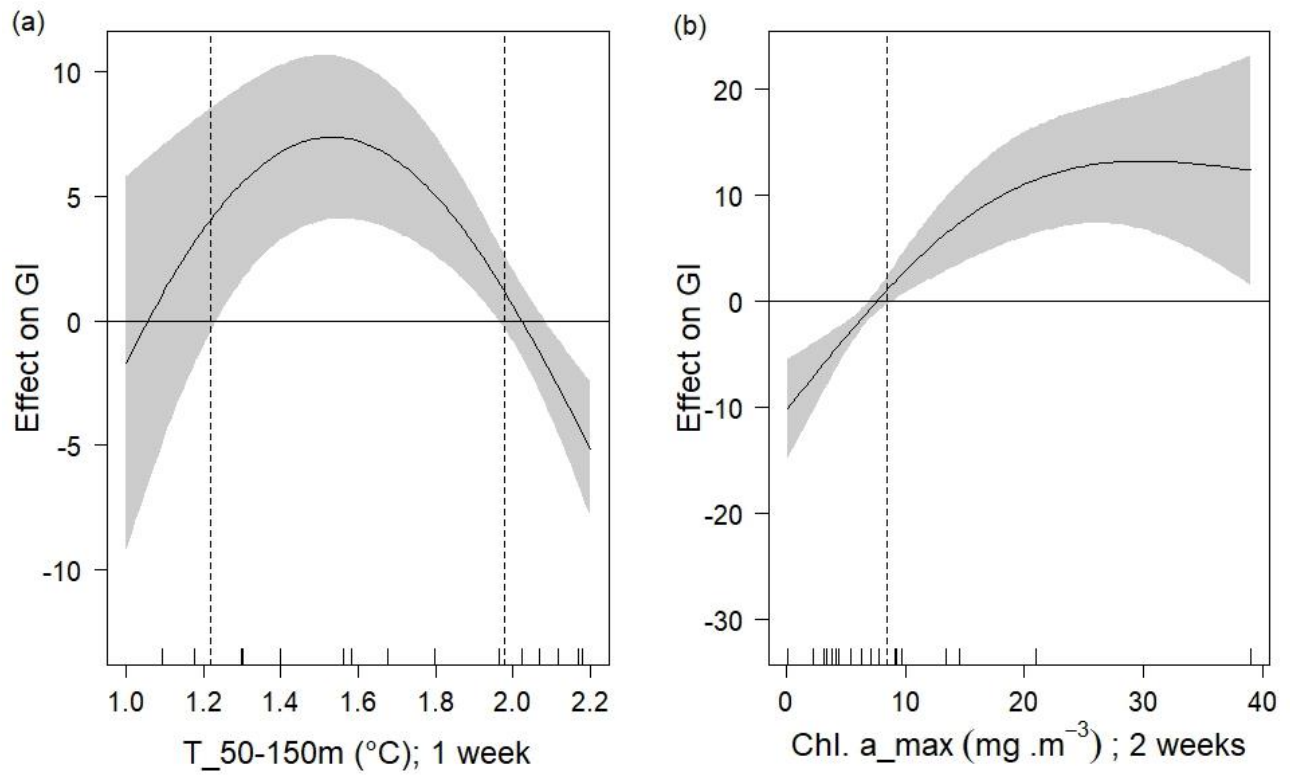


Figure 2.5 : Partial effects of (a) T_{50-150} ($^{\circ}\text{C}$) and (b) chl. a_{max} ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) on weight specific GI (%bodyDW) for the entire moult period for *T. raschii* females ($n=227$). Shaded areas represent 95% confidence intervals. Dashed lines represent zone of positive effects, (i.e) above the intercept 0.

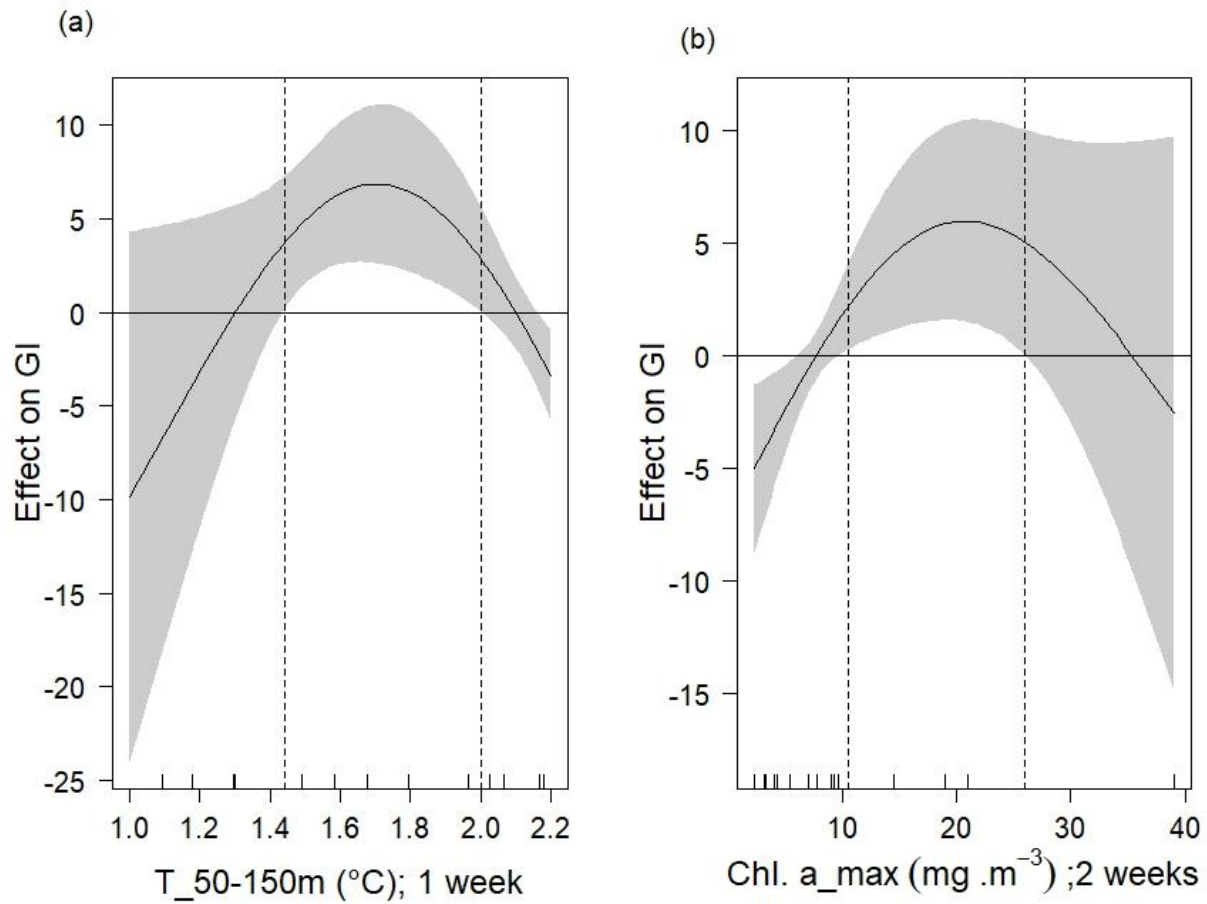


Figure 2.6 : Partial effects of (a) T₅₀₋₁₅₀ (°C) and (b) chl. a_{max} (mg.m⁻³) on weight specific GI (%bodyDW) for the entire moult period for *T. raschii* males (n=88). Shaded areas represent 95% confidence intervals. Dashed lines represent zone of positive effects, (i.e) above the intercept 0.

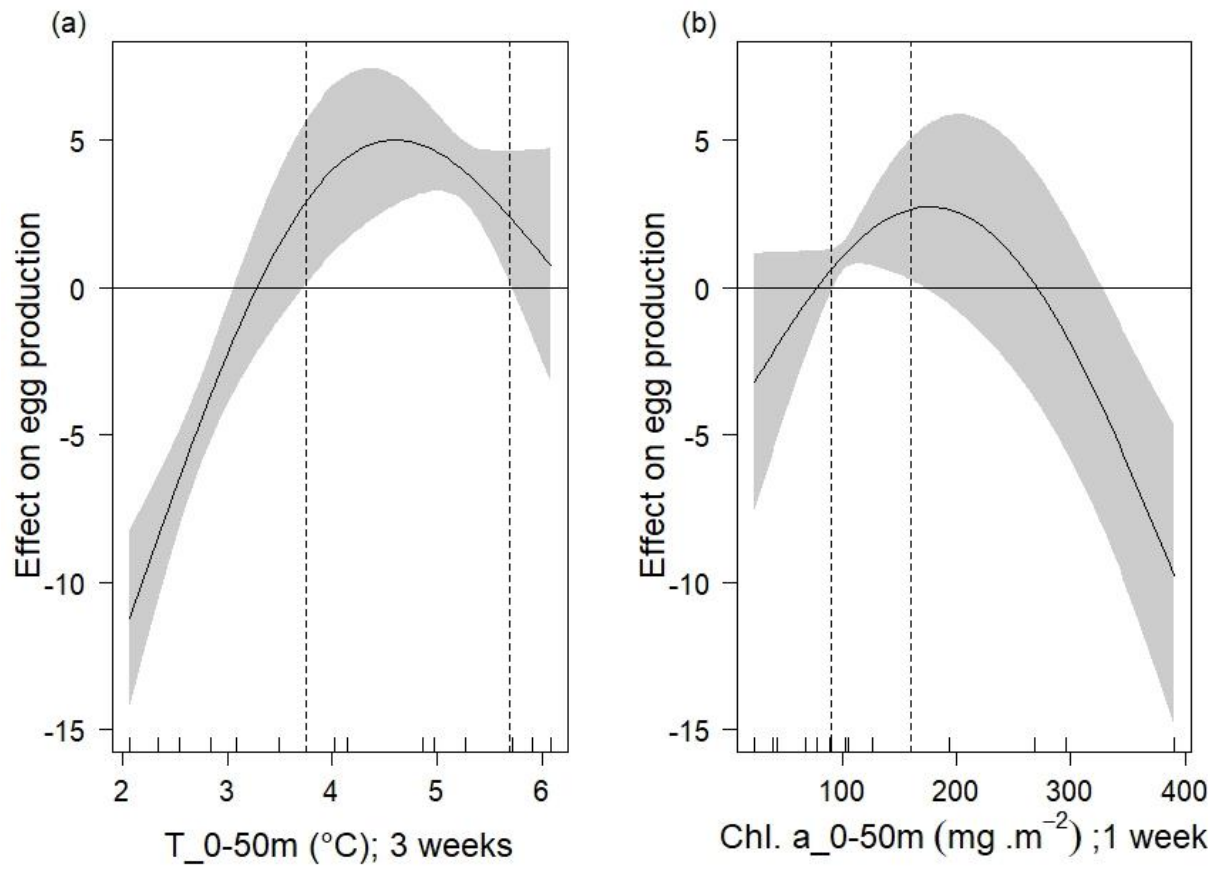


Figure 2.7 : Partial effects of (a) T₀₋₅₀ (°C) and (b) chl. a₀₋₅₀ (mg.m⁻²) (n=273) on weight specific egg production (%bodyDW) for the entire moult period. Shaded areas represent 95% confidence intervals. Dashed lines represent zone of positive effects, (i.e) above the intercept 0.

DISCUSSION

This is the first study, to our best knowledge, analyzing somatic growth and reproduction of *T. raschii* together using the instantaneous growth rate method. The results showed a strong seasonal pattern of somatic growth and egg production mostly driven by water temperature and food availability in the SLE. Optimal thermal windows (i.e. positive effects) were observed related to the T_50-150 (daytime habitat) for somatic growth and to the T_0-50 (nighttime habitat) for the egg production. Furthermore, we observed minimum thresholds of chl. *a* concentration inducing positive effects. Positive effects on somatic growth for both females and males were related to the chl. *a*_max concentration while positive effects on egg production were related to the chl. *a*_0-50m concentration.

Seasonal variability

The positive growth period of both females and males started in May and lasted until September following the seasonal variations in temperature and chl. *a*. The beginning of the phytoplankton bloom in the SLE was observed in May and the transition from pre-bloom to bloom conditions from April to May resulted in an important increase in females' somatic growth from negative growth in April to positive growth in May. Somatic growth for both sexes remained high and similar from May to July even though temperatures in both day and night habitats and chl. *a* were increasing. Similar observations were made by Falk-Petersen and Hopkins (1981) in the Balsfjorden, Norway, observing rapid growth of *T. raschii* in spring, coinciding with the phytoplankton bloom. However, unlike Falk-Petersen and Hopkins (1981), we observed a decrease in somatic growth and negative growth at the end of the summer and the beginning of autumn, coinciding with a decrease in temperatures and food availability. Shrinkage has been observed for many species of euphausiids (Ikeda and Dixon 1982; Dalpadado and Ikeda 1989; Nicol *et al.* 1992) likely in response to food limitation. Shrinkage was also observed in August in this study even though the food availability was high and might be explained by a change in energy allocation more than the effect of environmental conditions (see discussion below).

The spawning of *T. raschii* females was observed over the same time period, from May to August. Spawning began in May with the maximum clutch sizes observed in July and August, when temperatures and chl. *a* were high. This is coherent with observations by Plourde *et al.* (2011) using egg abundance showing that the spawning period of *T. raschii* in the SLE started in mid May until mid-September. This is also coherent with studies in the Bering Sea and in Norway where *T. raschii* is considered a spring breeder starting to spawn in mid-May together with the phytoplankton bloom (Falk-Petersen 1981; Smith 1991; Siegel 2000). The decrease in somatic growth observed in August while environmental conditions were optimal might be the result of a strategic investment towards reproduction. Indeed, from July to August, a steady length-frequency distribution was observed followed by the disappearance of larger individuals in September (Annex 2). The disappearance of largest individuals from the population suggests natural mortality of older individuals. Thus, as somatic growth and reproduction are highly energy demanding processes (Nicol *et al.* 1995; Virtue *et al.* 1996), the fitness of older females of 1+ in age benefit by investing more into their egg production in August, resulting in shrinkage even in potentially optimal environmental conditions (annexe 2).

Effect of temperature and food availability

Krill are ectotherm organisms that depend strongly on environmental conditions for maintaining their metabolic activities (Richardson, 2008). In the SLE somatic growth and reproduction of *T. raschii* were most influenced by temperature followed by chl. *a*. The results also showed the importance of good conditions and sustainable resources lasting for up to three consecutive weeks in some cases.

The results of this study showed optimal temperature windows where somatic growth and reproduction of *T. raschii* were at their maximum potential. Indeed, water temperature had a positive effect on both biological processes within an optimal window, outside of which both GI and egg production were decreasing. Similar observations were made in the laboratory for the Antarctic krill, *E. superba*. where an increase in somatic growth was observed between -1°C to 0°C and a decrease afterward when temperature reached 1°C (Atkinson *et al.* 2006; Brown *et al.* 2010). This was a narrow window, similar to the one observed in our study. Interestingly, the optimal temperature window for the GI was related to the temperature of the 50-150m layer (daytime habitat), which throughout the year is much less variable than the temperature of the 0-50m layer. In this case, a very small increase in water temperature, less than 1°C, caused a decrease

in growth performance. Yet, for egg production, the optimal temperature window was related to the temperature of the 0-50m layer, which varies much more along the seasons. Temperature is known to be the most important factor affecting metabolic rates in ectotherms marine organisms by altering growth and recruitment potential through increasing the cost of oxygen consumption (Saborowski et al. 2000; Portner and Knust, 2007, Sandersfeld *et al.* 2017). A recent study conducted by Ollier *et al.* (2018) showed the effect of temperature on *T. raschii* metabolic rate. They observed that an increase in water temperature from 0°C to 3°C resulted in a significant increase in the metabolic rate of individuals, thus increasing oxygen consumption. A higher respiration cost may result in a lower allocation of energy towards somatic growth and reproduction and can then alter the survival potential of the individuals. No critical temperature was observed in Ollier *et al.* (2018) during the 24h experiment suggesting that *T. raschii* individuals are plastic and can tolerate changes in the water temperature, as they experience during diel vertical migrations. However, our results suggest that optimal conditions should last for some time to positively influence *T. raschii* individuals biological rates (up to three weeks for the egg production) and that inversely, long-time exposure to temperature warmer than the upper thermal limit found in our study, would have negative impact on biological activities.

Somatic growth and reproduction performance of *T. raschii* in the SLE were also related to the chl. *a* concentration. Our study showed that there was a critical low chl. *a* threshold to be exceeded to support individual production. A negative effect on GI was observed for chl. *a* concentration lower than 9 mg.m⁻³ and 11 mg.m⁻³ for females and males, respectively, with positive effects observed as chl. *a* increased. Many studies observed a negative effect of food limitation on growth in laboratory. Indeed, a significant decrease in GI as well as shrinkage of individuals was observed when individuals were not fed during experiments (Buchholz, 1991; Tarling *et al.* 2006; Shaw et al. 2010; Auerswald et al. 2015). Furthermore, we observed that averaged optimal values of chl. *a* lasting for a long period is important to support biological activities. Indeed, our results showed that optimal chl. *a* concentration lasting up to two weeks, which correspond to the intermoult period of *Thysanoessa* spp. (Dalpadado and Ikeda, 1989; Huenerlage *et al.* 2015), is important for somatic growth of both sexes. Another threshold of chl. *a* was observed to support *T. raschii* egg production. Indeed, egg production increased considerably when chl. *a*₀₋₅₀ exceeded about 80 mg.m⁻² and more. Our results are coherent with Plourde *et al.* (2011) who observed an increase in egg abundance with chl. *a* concentration of 75 mg.m⁻² and more. Reduction in egg production has

also been observed for other krill species, such as *M. norvegica*, when low food resources caused the resorption of the eggs, which is the process of interfering with the maturation of the egg in the ovary and using this energy for other metabolic activities for survival instead of reproduction (Cuzin-Roudy, 2010). Quantity of food is important as well as its quality and the type of food available. We observed a negative response in egg production at high chl. *a* value which could be associate with inadequate algae quality.

Our results showed a clear seasonal pattern and effects of temperature and chl. *a* on both somatic growth and egg production, despite that the highest percentage of deviance explained by the functional relationship models was 32%. High inter-individual variability was observed for both somatic growth and egg production (Annex 3) when combining data from several years. Explaining such variability with a few environmental factors is challenging as biological fitness depends on individual biological conditions and age.

Future impacts on the ecosystem

Long-term trends of water temperatures have shown significant increases in water temperature worldwide (IPCC, 2004; NOAA, 2016). For the GSL, models predicted an increase in temperature of 1°C for the surface waters and of 1 to 2°C for the CIL and deep waters between the period of 1999-2012 and 2066-2085 (Plourde *et al.* 2016). Such an increase in temperature of the CIL will result in the reduction of its thickness and its potential disappearance altogether, removing an important thermal habitat for *T. raschii* populations. Our results showed that the growth of *T. raschii* is related to the 50-150m layer which includes the CIL (daytime habitat) and long-term rising temperature could potentially impact the biology of *T. raschii*. Important reduction in somatic growth of *T. raschii* with rising water temperature could in turn impact the rest of the ecosystem. Especially predators depending on this food source such as the endangered blue whale in the SLE and GSL (Gavrilchuk *et al.* 2014) that might have difficulties to meet their energetic needs. In Antarctic waters, a reduction of krill growth with rising temperature has been observed, resulting in a decrease in krill biomass and consequently in a decrease of the penguin population (Klein *et al.* 2018).

CONCLUSION

In conclusion, this study was the first to use the instantaneous growth rate on both somatic growth and reproduction at the same time. The results showed that seasonal patterns of somatic growth and egg production responded clearly to water temperature and chl. *a* condition in the SLE. Optimal temperature windows were detected for both somatic growth and egg production and a low critical level of chl. *a* in the system was important. Furthermore, it appeared important that optimal environmental conditions lasting for a long period of time (1, 2 and 3 weeks) to sustain biological activities. Rising water temperature in the GSL will have major impact on this crucial forage species in a highly productive ecosystem. It is of high importance to dedicate further research on the impact of warming on crucial forage species such as krill.

Acknowledgement

We are thankful to Pierre Joly for his help on the field catching live krill and for his help in the laboratory. To Caroline Lehoux for the help with statistical analyses. This research was financially supported by the strategic partnership grant (STPGP-447363) from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) awarded to GW and SP; Fisheries and Oceans Canada, Québec-Océan, Université du Québec à Rimouski/ Institut des sciences de la mer.

CONCLUSION GÉNÉRALE

La croissance somatique et la reproduction sont deux activités biologiques importantes pour la survie des euphausiacés et connues pour varier en fonction des paramètres environnementaux. Très peu d'études se sont concentrées sur le krill du Saint-Laurent et en particulier sur l'espèce subarctique *Thysanoessa raschii*.

Afin d'acquérir plus de connaissances sur la biologie de cette espèce d'eau froide ainsi que l'impact des changements environnementaux sur celle-ci, deux objectifs principaux ont été atteints. Le premier objectif était de décrire et d'analyser les patrons saisonniers de la croissance somatique et de la reproduction. Le deuxième était d'analyser les relations fonctionnelles existantes entre la croissance somatique, la reproduction et les paramètres abiotiques et biotiques du milieu. Pour ce faire, nous avons utilisé la méthode du taux de croissance instantanée et l'avons appliqué, pour la première fois sur les deux paramètres mesurés, c'est-à-dire la croissance somatique et la reproduction.

3.1 Principaux résultats

Pour le premier objectif, nos résultats ont montré que la croissance somatique et la production d'œufs suivaient le patron de température et de chl. *a*. En effet, nous avons observé une augmentation du taux de croissance d'avril à mai, suivant l'augmentation de la température et de la chl. *a*, des taux de croissance stables, mais élevés pour les mois de mai, juin et juillet suivi d'une diminution en août et à l'automne, avec la diminution de la température et de la chl. *a*. Cependant, une exception a été observée pour le mois d'août où le taux de croissance diminuait même si les conditions étaient favorables et semblables au mois de juillet (voir ci-dessous). Pour la production d'œufs, nous avons observé une augmentation de mai à juillet avec les valeurs les plus élevées en juillet et en août, suivant ainsi les augmentations de température et de chl. *a*.

De plus, nos résultats suggèrent qu'il existe un compromis et une stratégie d'allocation d'énergie entre la croissance somatique et la reproduction potentiellement en fonction de l'âge des individus. En effet, la diminution du taux de croissance en août coïncide avec l'augmentation de la production

d'œufs lorsque les femelles d'âge 1+ semblent investissent leur énergie dans leur reproduction plutôt que dans leur croissance somatique.

Pour le deuxième objectif, nos résultats ont montré, en premier lieu, qu'il existait bien une fenêtre thermique optimale pour la croissance somatique et la production œufs. Nous avons observé une fenêtre thermique optimale de la croissance somatique associée aux températures de la couche 50-150m (habitat de jour), qui comporte de faibles variations annuelles de température. Les effets positifs de la température sur la croissance somatique étaient observés entre environ 1.2 °C et 2 °C pour les femelles et entre environ 1.4 °C et 2 °C pour les mâles. Pour la production d'œufs, nous avons observé une fenêtre thermique optimale associé aux températures de la couche 0-50m (habitat de nuit) et les effets positifs sur la production d'œufs se trouvaient entre 3.7 °C et 5.7 °C.

En deuxième lieu, nos résultats ont montré qu'il existait un seuil minimum critique de chl. *a* pour supporter la croissance somatique et la production œufs. En effet, nous avons observé qu'une quantité minimale d'environ 230 mg.m⁻² pour les femelles et d'environ 10 mg.m⁻³ pour les mâles étaient nécessaires pour avoir un effet positif sur la croissance somatique. Pour la production d'œufs, une quantité minimale d'environ 80 mg.m⁻² était nécessaire pour avoir un effet positif.

De plus, nos résultats suggèrent que des conditions optimales sur une période prolongée sont nécessaires pour soutenir les activités biologiques de *T. raschii*, et ce sur trois semaines consécutives dans certains cas.

3.2 Conclusion

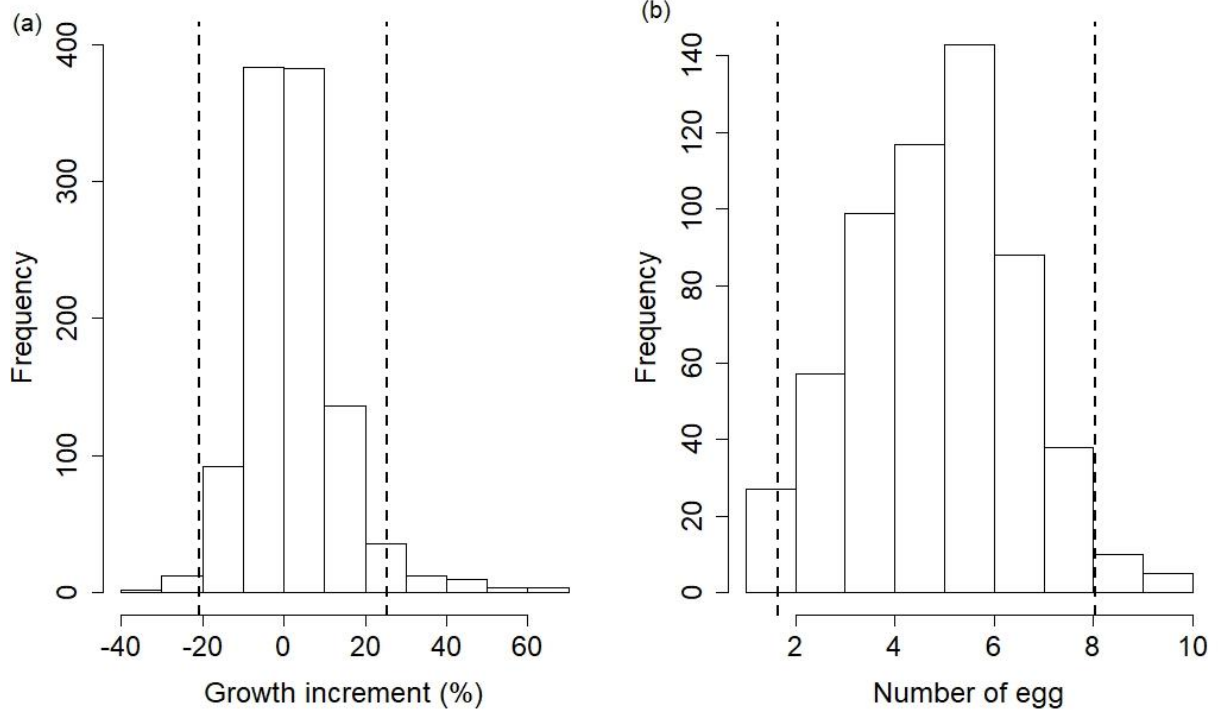
Cette étude a permis d'acquérir d'importantes connaissances sur la biologie de *Thysanoessa raschii* dans l'ESL et le GSL ainsi que de déterminer les facteurs environnementaux influençant la dynamique de cette population. Il serait important de poursuivre les études sur cette espèce clé pour mieux comprendre les impacts des changements climatiques sur sa croissance et sa reproduction ainsi que de prédire l'impact que ces changements auront sur l'écosystème du Saint-Laurent dans les années futures. De plus, nous avons montré au cours de cette étude que la méthode du taux de croissance instantanée peut s'appliquer autant pour la croissance somatique que la production d'œufs. Il serait intéressant d'utiliser cette méthode sur *T. raschii* dans d'autres endroits géographique pour étudier les relations entre les facteurs environnementaux et la reproduction pour ainsi comparer entre les populations. Cela permettrait d'approfondir les connaissances sur la

dynamique de population de cette espèce à travers le monde et de mieux comprendre comment les changements des conditions environnementales influencent la survie de cette espèce. Finalement, cette méthode pourrait aussi être utilisée pour étudier les autres espèces de krill dans l'ESL et le GSL ainsi que dans les autres océans du monde.

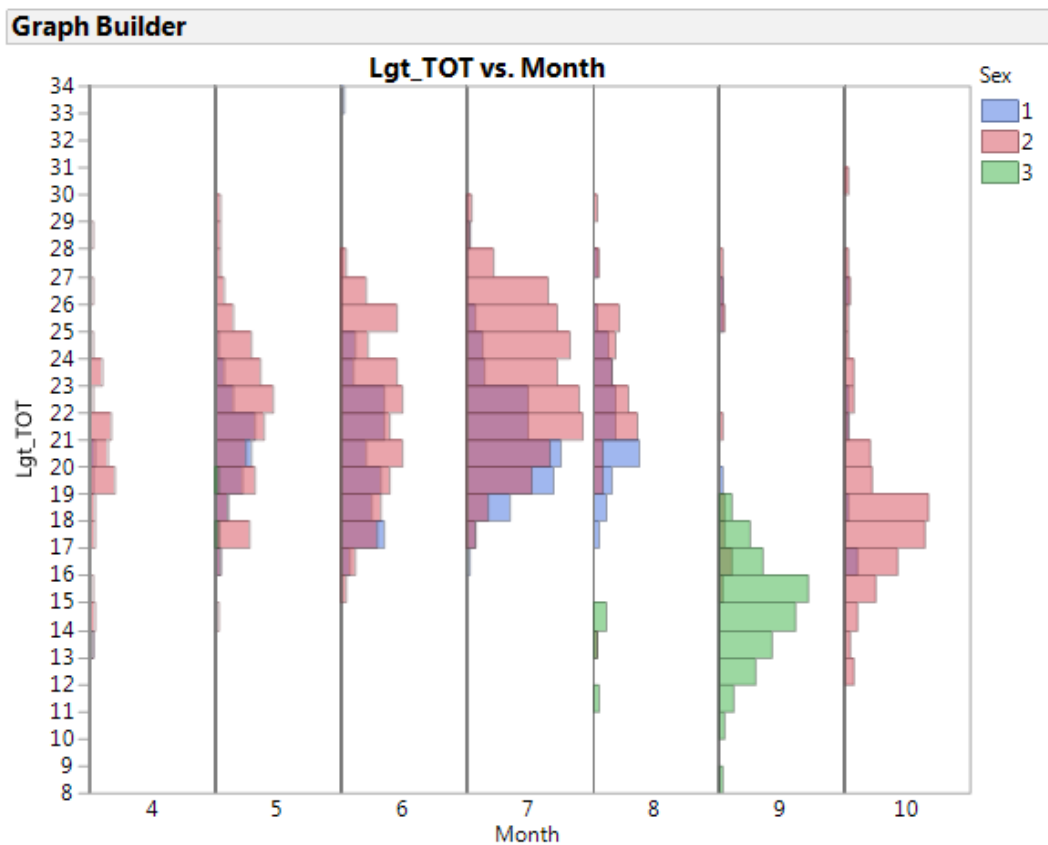
Dans un contexte appliqué, les résultats obtenus lors de mon étude pourraient servir de base permettant de prédire les mouvements migratoires des mammifères marins. En effet, plusieurs cétacés de l'ESL et du GSL suivent les mouvements du krill car ils s'en nourrissent, notamment le rorqual bleu se nourrissant uniquement de krill. Je prédis donc que, dans un contexte de changements climatiques, les populations de krill se déplacera vers les zones plus froide de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent afin de maximiser sa croissance et sa reproduction. En conséquence, les grands cétacés ce nourrissant de krill, particulièrement le rorqual bleu qui se nourrit exclusivement de krill, suivront les déplacements de leur proie. De futures recherches devraient donc se concentrer sur l'étude des mouvements de macro-zooplancton dans le Saint-Laurent et des moyens devant être mis en place pour maximiser la conservation des cétacés en dépendant.

ANNEXES

Annexe 1 : Frequency histogram of (a) growth increment (%) and (b) number of eggs laid in each spawning event (data express in cubic root to normalise data). Dashed lines represent the 95% confidence interval.

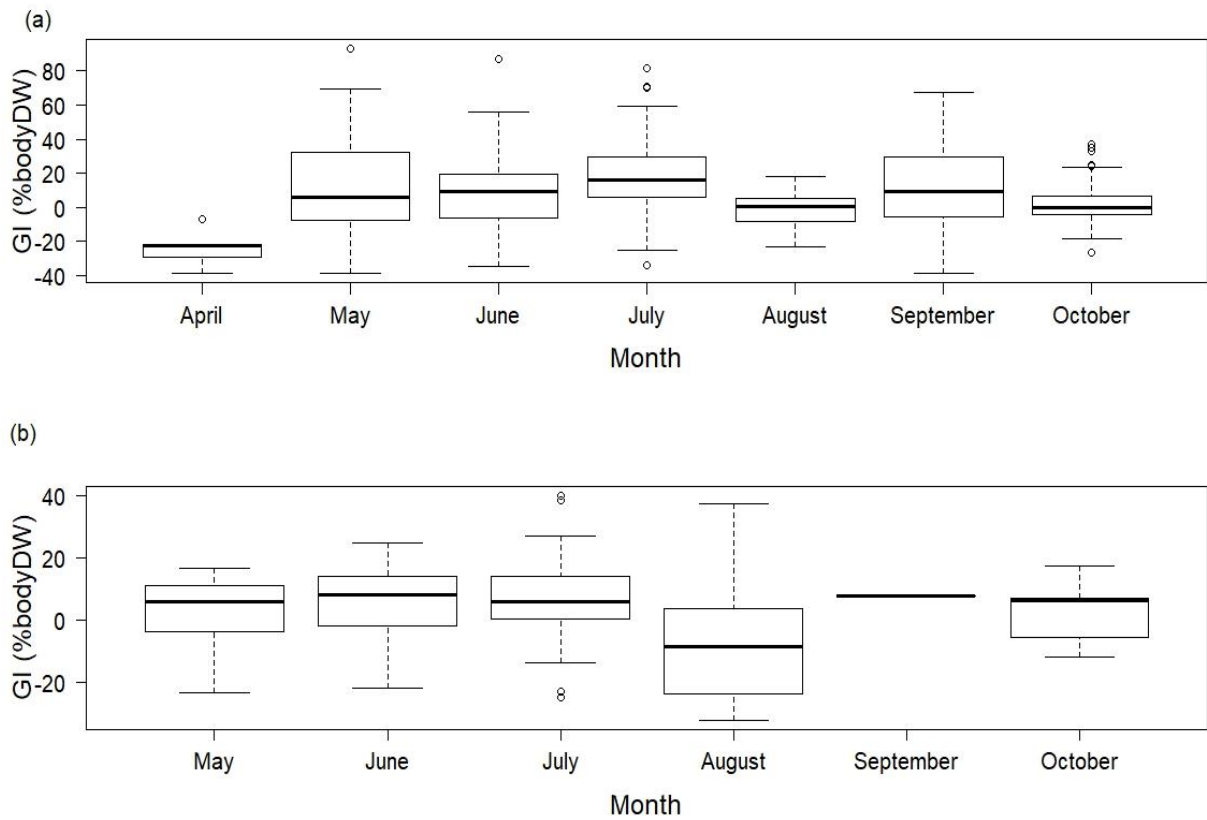


Annexe 2 : Length frequency distribution by month for males (blue), females (red) and juveniles (green).



Where(158 rows excluded)

Annexe 3 : Boxplot representing variations of the growth increment (GI, %bodyDW) for the entire moult period by months for (a) females and (b) males.



SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table I : Number of krill individuals incubated for each month of each year and total per year.

	2010	2011	2014	2015	2016
April		55			
May	58	175	30	191	
June	225	170	237		55
July	246	185	134	105	63
August	12		123	106	68
September			68	136	
October				139	
Total	541	585	592	677	186

Table II : Generalized Additive Models (GAM) testing the effect of temperature and chl. *a* on somatic growth of females and males and egg production for the entire moult period. Averaged number of weeks used indicated after each variable where w = week. All models had lgt_premolt as fixed effect. Models marked in bold are the best model fit and are presented in the results.

<u>Response variable</u>	<u>Smoothers</u>	<u>% Deviance</u>	<u>GCV</u>
Female %bodyDW (n=227)	T_0-50;1w + Chl. <i>a</i> _0-50; 1w	13.3	427.65
	T_0-50;1w + Chl. <i>a</i> _0-50; 2w	9.3	444.66
	T_0-50;1w + Chl. <i>a</i> _0-50; 3w	7.3	454.64
	T_0-50;2w + Chl. <i>a</i> _0-50; 1w	13	427.78
	T_0-50;2w + Chl. <i>a</i> _0-50; 2w	9.1	445.8
	T_0-50;2w + Chl. <i>a</i> _0-50; 3w	7.38	454.34
	T_0-50;3w + Chl. <i>a</i> _0-50; 1w	13.2	426.98
	T_0-50;3w + Chl. <i>a</i> _0-50; 2w	9.34	444.9
	T_0-50;3w + Chl. <i>a</i> _0-50; 3w	9.09	446.66
	T_50-150; 1w + Chl. <i>a</i> _0-50; 1w	21.7	387.9
	T_50-150; 1w + Chl. <i>a</i> _0-50; 2w	23.6	378.61
	T_50-150; 1w + Chl. <i>a</i> _0-50; 3w	20.7	392.21
	T_50-150; 2w + Chl. <i>a</i> _0-50; 1w	23.7	377.83
	T_50-150; 2w + Chl. <i>a</i> _0-50; 2w	24	374.98

T_50-150; 2w + Chl. a_0-50; 3w	22.1	382.97
T_50-150; 3w + Chl. a_0-50; 1w	19.1	400.3
T_50-150; 3w + Chl. a_0-50; 2w	20.8	392.57
T_50-150; 3w + Chl. a_0-50; 3w	16.3	411.61
T_0-50; 1w + Chl. a_max; 1w	20.2	392.58
T_0-50; 1w + Chl. a_max; 2w	24	376.83
T_0-50; 1w + Chl. a_max; 3w	16.4	414.12
T_0-50; 2w + Chl. a_max; 1w	20.3	391.97
T_0-50; 2w + Chl. a_max; 2w	20.3	394.85
T_0-50; 2w + Chl. a_max; 3w	13.8	423.11
T_0-50; 3w + Chl. a_max; 1w	19.2	397.37
T_0-50; 3w + Chl. a_max; 2w	18.3	401.75
T_0-50; 3w + Chl. a_max; 3w	13.2	425.98
T_50-150; 1w + Chl. a_max; 1w	21.8	387.01
T_50-150; 1w + Chl. a_max; 2w	24.4	374.72
T_50-150; 1w + Chl. a_max; 3w	21.3	388.52
T_50-150; 2w + Chl. a_max; 1w	23.6	378.2
T_50-150; 2w + Chl. a_max; 2w	25.3	369.62
T_50-150; 2w + Chl. a_max; 3w	22.6	381.94
T_50-150; 3w + Chl. a_max; 1w	19.5	396.12
T_50-150; 3w + Chl. a_max; 2w	22.2	384.89
T_50-150; 3w + Chl. a_max; 3w	18.2	403.05

Male %bodyDW (n=88)	T_0-50;1w + Chl. a_0-50; 1w	18.6	202.1
	T_0-50;1w + Chl. a_0-50; 2w	25.4	191.95
	T_0-50;1w + Chl. a_0-50; 3w	25.5	191.6
	T_0-50;2w + Chl. a_0-50; 1w	19.5	201.64
	T_0-50;2w + Chl. a_0-50; 2w	22	196.13
	T_0-50;2w + Chl. a_0-50; 3w	21.4	197.23
	T_0-50;3w + Chl. a_0-50; 1w	21.4	197.8
	T_0-50;3w + Chl. a_0-50; 2w	21.6	196.8
	T_0-50;3w + Chl. a_0-50; 3w	21.3	197.38
	T_50-150; 1w + Chl. a_0-50; 1w	26.6	187.83
	T_50-150; 1w + Chl. a_0-50; 2w	28.2	181.32
	T_50-150; 1w + Chl. a_0-50; 3w	27.9	181.9
	T_50-150; 2w + Chl. a_0-50; 1w	23.1	191.17
	T_50-150; 2w + Chl. a_0-50; 2w	25.9	185.53
	T_50-150; 2w + Chl. a_0-50; 3w	27	183.33
	T_50-150; 3w + Chl. a_0-50; 1w	21.2	196.13
	T_50-150; 3w + Chl. a_0-50; 2w	23	190.79
	T_50-150; 3w + Chl. a_0-50; 3w	23	190.74

	T_0-50; 1w + Chl. <i>a</i> _max; 1w	18.5	202.57
	T_0-50; 1w + Chl. <i>a</i> _max; 2w	24.6	193.87
	T_0-50; 1w + Chl. <i>a</i> _max; 3w	22.3	199.57
	T_0-50; 2w + Chl. <i>a</i> _max; 1w	19.4	201.69
	T_0-50; 2w + Chl. <i>a</i> _max; 2w	21.5	197.12
	T_0-50; 2w + Chl. <i>a</i> _max; 3w	19.3	200.65
	T_0-50; 3w + Chl. <i>a</i> _max; 1w	20.7	199.13
	T_0-50; 3w + Chl. <i>a</i> _max; 2w	21.3	197.38
	T_0-50; 3w + Chl. <i>a</i> _max; 3w	20.6	198.94
	T_50-150; 1w + Chl. <i>a</i> _max; 1w	25.2	189.65
	T_50-150; 1w + Chl. <i>a</i>_max; 2w	31.9	176.01
	T_50-150; 1w + Chl. <i>a</i> _max; 3w	30.7	178.85
	T_50-150; 2w + Chl. <i>a</i> _max; 1w	23.5	191.84
	T_50-150; 2w + Chl. <i>a</i> _max; 2w	27.5	185.07
	T_50-150; 2w + Chl. <i>a</i> _max; 3w	27.4	186.06
	T_50-150; 3w + Chl. <i>a</i> _max; 1w	20.8	197.34
	T_50-150; 3w + Chl. <i>a</i> _max; 2w	24.3	190.48
	T_50-150; 3w + Chl. <i>a</i> _max; 3w	22.6	193.97
Egg production	T_0-50;1w + Chl. <i>a</i> _0-50; 1w	23	107.2
%bodyDW	T_0-50;1w + Chl. <i>a</i> _0-50; 2w	18.6	113.2
(n=273)	T_0-50;1w + Chl. <i>a</i> _0-50; 3w	17.9	113.9
	T_0-50;2w + Chl. <i>a</i> _0-50; 1w	23	107.6
	T_0-50;2w + Chl. <i>a</i> _0-50; 2w	18.4	113.43

T_0-50;2w + Chl. a_0-50; 3w	18.1	113.74
T_0-50;3w + Chl. a_0-50; 1w	23.4	106.51
T_0-50;3w + Chl. a_0-50; 2w	18.3	112.84
T_0-50;3w + Chl. a_0-50; 3w	18.2	113.31
T_50-150; 1w + Chl. a_0-50; 1w	8.5	126.68
T_50-150; 1w + Chl. a_0-50; 2w	3.67	133.02
T_50-150; 1w + Chl. a_0-50; 3w	4.06	133
T_50-150; 2w + Chl. a_0-50; 1w	9.85	124.57
T_50-150; 2w + Chl. a_0-50; 2w	3.45	133.33
T_50-150; 2w + Chl. a_0-50; 3w	3.9	132.71
T_50-150; 3w + Chl. a_0-50; 1w	7.33	128.52
T_50-150; 3w + Chl. a_0-50; 2w	2.63	134.67
T_50-150; 3w + Chl. a_0-50; 3w	3.84	133.19
T_0-50; 1w + Chl. a_max; 1w	17.1	115.16
T_0-50; 1w + Chl. a_max; 2w	18.2	113.77
T_0-50; 1w + Chl. a_max; 3w	18.5	113.26
T_0-50; 2w + Chl. a_max; 1w	16.4	115.81
T_0-50; 2w + Chl. a_max; 2w	16.8	115.44
T_0-50; 2w + Chl. a_max; 3w	17.3	114.93
T_0-50; 3w + Chl. a_max; 1w	16.7	115.04
T_0-50; 3w + Chl. a_max; 2w	16.7	115.12
T_0-50; 3w + Chl. a_max; 3w	16.7	115.12

T_50-150; 1w + Chl. <i>a</i> _max; 1w	4.18	131.9
T_50-150; 1w + Chl. <i>a</i> _max; 2w	2.64	133.58
T_50-150; 1w + Chl. <i>a</i> _max; 3w	3.49	132.41
T_50-150; 2w + Chl. <i>a</i> _max; 1w	3.97	132.32
T_50-150; 2w + Chl. <i>a</i> _max; 2w	2.52	134.12
T_50-150; 2w + Chl. <i>a</i> _max; 3w	3.6	132.78
T_50-150; 3w + Chl. <i>a</i> _max; 1w	7.08	129.22
T_50-150; 3w + Chl. <i>a</i> _max; 2w	4.11	133.04
T_50-150; 3w + Chl. <i>a</i> _max; 3w	4.19	132.23

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Atkinson, A., Shreeve, R.S and Hirst, A.G. 2006. « Natural growth rates in Antarctic krill (*Euphausia superba*): II. Predictive models based on food, temperature, body length, sex, and maturity stage. » *Limnol. Oceanogr.* 51(2).
- Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E. and Rotherys, P. 2004. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature.* 432.
- Aueswald, L., Meyer, B., Teschke, M., Hagen, W. and Kawaguchi, S. 2015. « Physiological response of adult Antarctic krill, *Euphausia superba*, to long-term starvation. » *Polar. Biol.* 38.
- Berkes, F. 1976. « Ecology of euphausiids in the Gulf of St. Lawrence. » *J. Fish. Res. Board Can.* 33.
- Brierley, A.S. and Kingsford, M. J. 2009. « Impacts of Climate Change Review on Marine Organisms and Ecosystems. » *Curr. Biol.* 19.
- Brown, M., Kawaguchi, S., Candy, S. and Virtue, P. 2010. « Temperature effects on the growth and maturation of Antarctic krill (*Euphausia superba*). » *Deep Sea Res. II.* 57.
- Buchholz, F. (1991). « Moulting cycle and growth of Antarctic krill, *Euphausia superba*, in the laboratory. » *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69.
- Buchholz, F. 2003. « Experiments on the physiology of southern and northern krill, *Euphausia superba* and *Meganyctiphanes norvegica*, with emphasis on moulting and growth – a review. ».
- Buchholz, F. and Buchholz, C., 2010. « Growth and Moulting in Northern Krill (*Meganyctiphanes norvegica* Sars). » *Adv. Mar. Biol.* 57.
- Buchholz, F., Watkins, J.L., Priddle, J., Morris, D.J. and Ricketts, C. 1996. « Moulting in relation to some aspects of reproduction and growth in swarms of Antarctic krill, *Euphausia superba*. » *Mar. Biol.* 127.

- Cabrol, J., Trombetta, T., Amaudrut, S., Aulanier, F., Sage, R., Tremblay, R., Nozais, C., Starr, M., Plourde, S. and Winkler, G. 2018. «Trophic niche partitioning of dominant North-Atlantic krill species, *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa inermis*, and *T. raschii*. ». Limnol. Oceanogr. 00.
- Croxall, J.P., K. Reid and Prince, P.A. 1999. « Diet, provisioning and productivity responses of marine predators to differences in the availability of Antarctic krill. » Mar. Ecol. Prog. Ser. 177.
- Cuzin-Roudy, J. 2000. « Seasonal reproduction, multiple spawning, and fecundity in northern krill, *Meganyctiphanes norvegica*, and Antarctic krill, *Euphausia superba*. » Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57(Suppl. 3).
- Cuzin-Roudy, J. (2010). « Chapter Seven - Reproduction in Northern Krill (*Meganyctiphanes norvegica* Sars). » Adv. Mar. Biol. A. T. Geraint, Academic Press. 57.
- Cuzin-Roudy, J. and Buchholz, F. 1999. « Ovarian development and spawning in relation to the moult cycle in Northern krill, *Meganyctiphanes norvegica* (Crustacea: Euphausiacea), along a climatic gradient. » Mar. Biol. 133.
- Cuzin-Roudy, J., Tarling, G. A., and Stromberg, J. -O. 2004. « Life cycle strategies of Northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) for regulating growth, moult, and reproductive activity in various environments: the case of fjordic populations. » ICES J. Mar. Sci. 61.
- Cuzin-Roudy, J., Albessard, E., Virtue, P. And Mayzaud, P. (1999) « The Scheduling Of Spawning With The Moult Cycle In Northern Krill (Crustacea: Euphausiacea): A Strategy For Allocating Lipids To Reproduction. » Invertebr. Repr. Dev. 36.
- Dalpadado, P. and Ikeda, T. 1989. « Some observations on moulting, growth and maturation of krill (*Thysanoessa inermis*) from the Barents Sea. » J. Plankton Res. 11(1).
- Devine, L., Scarratt, M., Plourde, S., Galbraith, P.S., Michaud, S., and Lehoux, C. 2017. « Chemical and Biological Oceanographic Conditions in the Estuary and Gulf of St. Lawrence during 2015. » DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.
- Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Duffy, J.E., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N.N., Sydeman, W.J. and Talley L.D. 2012. « Climate change impacts on marine ecosystems. » Annu. Rev. Mar. Sci. 4.

- Everson, I. (2000). « Introducing Krill. Krill: Biology, Ecology and Fisheries. » I. Everson, Blackwell.
- Falk-Petersen, S. and Hopkins, C.C.E. 1981. « Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: population dynamics of the euphausiids *Thysanoessa inermis* (Kroyer), *Thysanoessa raschii* (M.Sars) and *Meganyctiphanes norvegica* (M.Sars) in 1976 and 1977. » J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 49.
- Fisheries and Oceans Canada. 2016. « Calanus species in a warmer northwest Atlantic: comparing projections performed with habitat models based on surface (CPR) and depth- integrated (plankton net) data. » 6IZPS, Bergen, May 9-13 2016
- Fowler, S.W., Small, L.F. and Keckes. S. 1971. « Effects of temperature and size on molting of euphausiid crustaceans. » Mar. Biol. 11.
- Fox, J. and Weisberg, S. 2011. « An {R} Companion to Applied Regression. » Second Edition.
- Galbraith, P. S. 2006. « Winter water masses in the Gulf of St. Lawrence. » J. Geophys. Res. 111.
- Galbraith, P. S., Larouche, P., Chasse, J. and Petri, B. 2012. « Surface temperature in relation to air temperature in the Gulf of St. Lawrence: Interdecadal variability and long term trends. » Deep Sea Res. II.
- Galbraith, P.S., Chasse, J., Caverhill, C., Nicot, P., Gilbert, D., Pettigrew, B., Lefavre, D., Brickman, D., Devine, L., and Lafleur, C. 2017. « Physical Oceanographic Conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2016. » DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.
- Gavrilchuk, K., Lesage, V., Ramp, C., Sears, R., Berube, M., Bearhop, S. and Beuplet, 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.
- Gayon, J. 2000. History of the concept of allometry. Amer. Zool., 40.
- Groeneveld J., Johst, K., Kawaguchi, S., Meyer, B., Teschke, M. and Grimm, V. 2015. « How biological clocks and changing environmental conditions determine local population growth and species distribution in Antarctic krill (*Euphausia superba*): a conceptual model. Ecological Modelling. » Ecol. Model. 303.

- Harvey, H. R., Pleuthner, R., Lessard, E.J., Bernhardt, M. J. and Shaw, C. T. 2012. « Physical and biochemical properties of the euphausiids *Thysanoessa inermis*, *Thysanoessa raschii*, and *Thysanoessa longipes* in the eastern Bering Sea. » Deep Sea Res. II.
- Hill, S.L., Phillips T, Atkinson A. 2013. Potential Climate Change Effects on the Habitat of Antarctic Krill in the Weddell Quadrant of the Southern. Ocean PLoS ONE 8(8).
- Huenerlage, K., Graeve, M., Buchholz, C. and Buchholz, F. 2015. « The other krill: overwintering physiology of adult *Thysanoessa inermis* (Euphausiacea) from the high-Arctic Kongsfjord. » Aquat. Biol. 23.
- Iguchi, N. and Ikeda, T. 1998. « Elemental composition (C, H, N) of the euphausiid *Euphausia pacifica* in Toyama Bay, southern Japan Sea. » Plankton Biol. Ecol. 45(1).
- Ikeda, T. and Dixon, P. 1982. « Body shrinkage as a possible over-wintering mechanism of the Antarctic krill, *Euphausia superba* dana. *J. E.Up.* » Mar. Biol. Ecol. 62.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2013. « Climate change 2013: The physical science basis. Working Group I contribution to the IPCC Fifth Assessment Report. » Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press. www.ipcc.ch/report/ar5/wg1.
- Kawaguchi, S., Candy, S. G., King, R., Naganobu, M. and Nicol, S. 2006. « Modelling growth of Antarctic krill. I. Growth trends with sex, length, season, and region. » Mar. Ecol. Prog. Ser. 306.
- Kiorboe, T., Flemming, M. and Hamburger, K. 1985. « Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action. » Mar. Ecol. Prog. Ser. 26.
- Klein Es, Hill Sl, Hinke Jt, Phillips, T. and Watters, G.M. 2018. « Impacts of rising sea temperature on krill increase risks for predators in the Scotia Sea. » PLoS ONE 13(1).
- Mangel, M. and Nicol, S. 2000. « Krill and the unity of biology. » Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57 (Suppl. 3).

- 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.
- Mendiburu, F. 2017. « *Agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research.* » R package version 1.2-8.
- Nicol S. 2000. « Understanding krill growth and aging: the contribution of experimental studies. » *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57(Suppl. 3).
- Nicol S. 2006. « Krill, Currents, and Sea Ice: *Euphausia superba* and Its Changing Environment. » *Biosci.* 56(2).
- Nicol, S., De La Mare, W.K. and Stolp, M. 1995. « The energetic cost of egg production in Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). » *Antarctic Sci.* 7(1).
- Nicol, S., Foster, J. and Kawaguchi, S. 2012. « The fishery for Antarctic krill- recent developments. » *Fish Fish.* 13.
- Nicol, S., Stolp, M., Cochran, T., Geijssels, P. and Marshall, J. 1992. « Growth and shrinkage of Antarctic krill *Euphausia superba* from the Indian Ocean sector of the Southern Ocean during summer. » *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 89.
- NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration). 2016. « NOAA Merged Land Ocean Global Surface Temperature Analysis (NOAAGlobalTemp): Global gridded 5° x 5° data. » National Centers for Environmental Information. Accessed June 2016. www.ncdc.noaa.gov/data-access/marineocean-data/noaa-global-surface-temperature-noaaglobaltemp.
- Ollier, A., Chabot, D., Audet, C. and Winkler, G. 2018. « Metabolic rates and spontaneous swimming activity of two krill species (Euphausiacea) under different temperature regimes in the St. Lawrence Estuary, Canada. » *J. Crust. Biol.*
- Pinchuk, A.I and Coyle, K.O. 2008. « Distribution, egg production and growth of euphausiids in the vicinity of the Pribilof Islands, southeastern Bering Sea, August 2004. » *Deep Sea Res. II* 55.
- Pinchuk, A.I. and Hopcroft, R.R. 2006. « Egg production and early development of *Thysanoessa inermis* and *Euphausia pacifica* (Crustacea: Euphausiacea) in the northern Gulf of Alaska. » *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 332.

- Pinchuk, A.I. and Hopcroft, R.R. 2007. « Seasonal variations in the growth rates of euphausiids (*Thysanoessa inermis*, *T. spinifera*, and *Euphausia pacifica*) from the northern Gulf of Alaska. » *Mar. Biol.* (2007) 151.
- Piñones, A., and Fedorov, A.V. 2016. « Projected changes of Antarctic krill habitat by the end of the 21st century. » *Geophys. Res. Lett.* 43.
- 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).
- Plourde, S., and Runge, J. A. 1993. « Reproduction of the planktonic copepod *Calanus finmarchicus* in the Lower St. Lawrence Estuary: relation to the cycle of phytoplankton production and evidence for a *Calanus* pump. » *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 102(3).
- Plourde, S., Winkler, G., Joly, P., St-Pierre, J-F. and Starr, M. 2011. « Long-term seasonal and interannual variations of krill spawning in the lower St Lawrence estuary, Canada, 1979–2009. » *J. Plankton Res.* 33(5).
- Pörtner, H. O. and Knust, R. 2007. « Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. » *Science* 315.
- Quetin L.B. and Ross, R.M. 1991. « Behavioural and physiological characteristics of the Antarctic krill, *Euphausia superba*. » *Am. Zool.* 31.
- R Core Team (2016). « R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. » Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Richardson, A. J. 2008. « In hot water: zooplankton and climate change. » *ICES J. Mar. Sci.* 65.
- Saborowski, R., Salomon, M. and Buchholz, F. 2000. « The physiological response of northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) to temperature gradients in the Kattegat. » *Hydrobiologia* 426.
- Sandersfeld, T., Mark, F.C. and Knust, R. 2017. « Temperature-dependent metabolism in Antarctic fish: Do habitat temperature conditions affect thermal tolerance ranges? » *Polar Biol.* (2017) 40.

- Savenkoff, C., Comtois, S. and Chabot, D. 2013. « Trophic interactions in the St. Lawrence Estuary (Canada): Must the blue whale compete for krill? » *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 129.
- Seather, O., Ellingsen, T.E. and Mohr, V. 1986. « Lipids of North Atlantic krill. » *J. Lipid Res.* 27.
- Shaw, T., Peterson, W.T. and Feinberg, L.R. 2010. « Growth of *Euphausia pacifica* in the upwelling zone off the Oregon coast. » *Deep Sea Res. II* 57.
- Shin, H.C. and Nicol, S. 2002. Using the relationship between eye diameter and body length to detect the effects of long-term starvation on Antarctic krill *Euphausia superba*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 239.
- Siegel, V. 2000. « Krill (Euphausiacea) life history and aspects of population dynamics. » *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57(Suppl. 3).
- Simmard, 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.
- Simmard, Y., Lacroix, G. and Legendre, L. 1986. « Krill scattering layer (*Thysanoessa raschi* and *Meganyctiphanes norvegica*) in stratified surface waters. » *Mar. Biol.* 91.
- Smith, S. L. 1991. « Growth, development and distribution of the euphausiids *Thysanoessa raschi* (M. Sars) and *Thysanoessa inermis* (Krbyer) in the southeastern Bering Sea. » Pp. 461-478 in Sakshaug, E., Hopkins, C. C. E. & Oritsland, N. A. (eds.): *Proceedings of the Pro Mare Symposium on Polar Marine Ecology*, Trondheim, *Polar Res.* 10(2).
- Sourrisseau, M., Simard, Y. and Saucier, F.J. 2008. « Krill diel vertical migration fine dynamics, nocturnals overturns, and their roles for aggregation in stratified flows. » *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65.
- Sun S, de la Mare W, Nicol S (1995) The compound eye as an indicator of age and shrinkage in Antarctic krill. *Antarct Sci.* 7.
- Tarling, G. A. and Cuzin-Roudy, J. 2003. « Synchronization in the molting and spawning activity of northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) and its effect on recruitment. » *Limnol. Oceanogr.* 48(5).

- Tarling, G.A., Cuzin-Roudy, J., Thorpe, S.E., Shreeve, R.S., Ward, P. and Murphy, E.J. 2007. « Recruitment of Antarctic krill *Euphausia superba* in the South Georgia region: adult fecundity and the fate of larvae. » *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 331.
- Tarling, G.A., Matthews, J. B. L., Saborowski, R. and Buchholz, F. 1999. « Vertical migratory behaviour of the euphausiid, *Meganyctiphanes norvegica*, and its dispersion in the Kattegat Channel. » *Hydrobiologia* 375/376.
- Tarling, G., Shreeve, R.S., Hirst, A.G., Atkinson, A., Pond, D.W., Murphy, E.J. and Watkins, J.L. 2006. « Natural growth rates in Antarctic krill (*Euphausia superba*): I. Improving methodology and predicting intermolt period. » *Limnol. Oceanogr.* 51(2).
- Therriault, I.-C. [ED.]. 1991. The Gulf of St. Lawrence: small ocean or big estuary? *Can. Spec. Pub. Fish. Aquat. Sci.* 113.
- Timofeev, S.F. 2006. « Adaptive Value of the Volume of Perivitelline Fluid in the Eggs of Euphausiids (Crustacea: Euphausiacea). » *Russ. J. Mar. Biol.* 3.
- Virtue, P., Nichols, P.D., Nicol, S. and Hosie, G. 1996. « Reproductive trade-off in male Antarctic krill, *Euphausia superba*. » *Mar. Biol.* 126.
- Wood, S.N., Pya, N. and Saefken, B. 2016. « Smoothing parameter and model selection for general smooth models (with discussion). » *J. Am. Stat. Assoc.* 111.
- Wassmann, P., Duarte, C.M., Agusti, S and Sejr, M.K. 2011. « Footprints of climate change in the Arctic marine ecosystem. » *Global Change Biol.* 17.

