







Université du Québec  
à Rimouski

**Patrons d'éclosion et de survie larvaire du lançon (*Ammodytes*  
spp.) dans un fjord de la côte sud-ouest du Groenland (Nuup  
Kangerlua)**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats  
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© Valérie de Carufel

Juin 2022



**Composition du jury :**

**Gesche Winkler, présidente du jury, Institut des Sciences de la Mer**

**Dominique Robert, directeur de recherche, Institut des Sciences de la Mer**

**Christian Nozais, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Caroline Bouchard, codirectrice de recherche, Pinngortitaleriffik**

**Jean-Sébastien Moore, examinateur externe, Université Laval**

Dépôt initial le 11/01/2022

Dépôt final le 21/06/2022



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 autrice, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'autrice 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'autrice 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 Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'autrice à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'autrice conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont elle possède un exemplaire.





À Jeannine et Thérèse



## REMERCIEMENTS

L'écriture de ce mémoire n'aurait pas été possible sans le soutien et l'aide de nombreuses personnes. Je tiens tout d'abord à remercier mes directeurs et directrice, Dominique Robert, Caroline Bouchard et Christian Nozais. Merci Dominique pour ton support, ta disponibilité, et tes judicieux conseils. Merci Caroline pour ton accueil chaleureux, pour ton encadrement et pour le partage de tes connaissances. Merci Christian pour ton aide considérable et pour avoir embarqué dans ce projet, ce fut un plaisir de pouvoir continuer de travailler avec toi. Merci sincèrement à vous trois pour ce projet passionnant et pour toutes les opportunités en or tout au long de mon parcours.

Les premiers mois de ma maîtrise se sont déroulés à l'Institut groenlandais des ressources naturelles à Nuuk. Je m'y suis sentie rapidement accueillie par tous les gens y travaillant et je leur en suis très reconnaissante. Je veux adresser un merci particulier aux personnes qui m'ont accompagnées sur le terrain, Jørgen Sethsen, Else Ostermann, Mette, Margrét, Dorte, Markus, France et Alex. Merci à Karl Henning Jakobsen pour le transport et Merci à Flemming Heinrich qui conduisait avec brio l'Avataq et qui a une fois libéré ma main prise dans un câble. Merci aussi à Anja Retzel et Rasmus Nygaard pour avoir confirmé l'identification de mes premières larves, à John Mortensen et Lorenz Meire pour leur aide avec le CTD et à Mie Hylstofte Sichlau Winding et Thomas Juul-Pederson pour m'avoir fourni les données de zooplancton.

Pour mon laboratoire d'extraction d'otolithes, j'ai eu la chance d'avoir de l'aide d'Anaïs Royer, je la remercie pour sa contribution substantielle. Merci à Pauline Fortin qui m'a fourni des larves de pratique et merci à Safouane Khamassi qui m'a aidé à photographier mes premiers otolithes. Merci à Dr Francis Fontaine et à Valérie Côté pour leurs soins à ma tendinite après trop de temps passé au binoculaire.

J'adresse mes remerciements à Peter Grønkjær, qui m'a si bien accueillie au sein de son équipe à Aarhus. Merci pour ton aide précieuse lors de la production de mes premiers résultats, merci pour nos nombreuses conversations et pour tes idées qui ont permis de trouver un nouvel aspect à mon projet qui est maintenant le cœur de ce mémoire.

Je remercie également Gesche Winkler et Jean-Sébastien Moore pour avoir accepté d'être membre de mon jury d'évaluation.

Pour leur soutien financier, je remercie le Fonds de recherche du Québec-Nature et technologies, Ressources Aquatiques Québec, le Programme de formation scientifique dans le Nord et le programme de mobilité North2North.

Ce projet m'a amené à rencontrer des gens extraordinaires qui m'ont tous épaulée à leur manière. Je dis un merci tout spécial donc à mes presque colocs du Blok 15, à Mette, à Anika et à Pia. Merci aux poulichonnes, Alana, Catherine M., Jade et Marie-Pier. Merci à ma famille rimouskoise, Evelyne, Louis, Justine, Annabelle, Lucky, Pomme, Fred, Pauline, Cécilia, Félix, Catherine F. et Jérôme. Merci à Mathilde et à Jordan, vous me manquez beaucoup.

À mes parents, France et Guy qui m'ont toujours encouragée et soutenue dans mes études, merci mille fois. Merci Ariane pour ton écoute et pour le vidéo qui m'a permis de capturer plein de larves. Merci à vous pour les encouragements gastronomiques tout au long de mon parcours.

Finalement, merci à Alex pour ton aide au quotidien, mais aussi pour tous les aspects de mon projet où ton aide a été inestimable, sur le terrain, avec mes données et avec mes figures. Merci d'être mon complice, j'ai hâte que ce soit ton tour.



## RÉSUMÉ

Dans les écosystèmes marins de l'hémisphère nord, le lançon (*Ammodytes* spp.) occupe un rôle clé en tant qu'espèce fourragère. Il est consommé par une panoplie d'espèces de prédateurs et les fluctuations de son abondance peuvent affecter grandement les espèces qui s'en nourrissent. L'étude de l'écologie larvaire du lançon est essentielle pour comprendre les dynamiques affectant son recrutement, la survie des jeunes stades de vie étant déterminante du recrutement chez les poissons. Dans le fjord Nuup Kangerlua, au sud-ouest du Groenland, des résultats préliminaires indiquent que des larves sont présentes dans la colonne d'eau durant plusieurs mois, de l'hiver au printemps. Durant cette période, les conditions environnementales comme la disponibilité en nourriture peuvent grandement varier. Cette étude vise à décrire pour la première fois une saison d'éclosion complète de larves de lançon dans cette région et à définir comment la disponibilité en nourriture affecte la survie larvaire. Les larves ont été échantillonnées de janvier à juin 2018 de manière hebdomadaire et les otolithes ont été extraits afin de déterminer l'âge et la date d'éclosion de chaque individu. Les patrons de survie larvaire ont été comparés aux données d'abondance de zooplancton de la région et les données historiques d'abondance de zooplancton de 2006 à 2018 ont été utilisées pour connaître la variabilité interannuelle. En 2018, la saison d'éclosion s'est déroulée sur 5 mois, de février à juin. Avant le 16 mai, aucune larve âgée de plus de 18 jours n'a été pêchée, et les proies de prédilection des jeunes larves (œufs et nauplii de copépodes) ont été observées pour la première fois le 24 mai. L'abondance et la phénologie des proies des larves varient interannuellement. Nous expliquons la saison d'éclosion prolongée par la température froide du milieu, la durée d'éclosion étant corrélée à la température chez le lançon. Aussi, étant donné la grande variabilité interannuelle chez les proies, nous suggérons qu'une saison d'éclosion prolongée puisse refléter une stratégie permettant de minimiser l'asynchronie potentielle entre l'éclosion des larves et la disponibilité de leurs proies, ce qui diminue le risque d'un échec du recrutement. Pour des espèces à courte longévité comme le lançon, ce genre de stratégie peut contribuer à maintenir la santé d'une population.

Mots clés : *Ammodytes*, larves, éclosion, otolithes, Groenland, *Match-mismatch*



## ABSTRACT

In the marine ecosystems of the northern hemisphere, sand lance (*Ammodytes* spp.) plays a key role as a forage species. It is consumed by a variety of predators and fluctuations in its abundance can greatly affect its predator's populations. Studying the larval stage of sand lance is essential to understand recruitment dynamics, since the survival of the early life stages affects the recruitment rate. In the Nuup Kangerlua fjord in South-west Greenland, preliminary results indicate that larvae are present in the water column for several months, from winter to spring. During this period, environmental conditions, such as prey availability, can vary greatly. The goals of this study are to describe for the first time a complete hatching season of sand lance larvae in this region and to define how prey availability affects larval survival. Larvae were sampled weekly from January to June 2018 and otoliths were extracted to determine the age and the hatch date of each individual. Larval survival patterns were compared to zooplankton abundance data from the region. Historical data of zooplankton abundance from 2006 to 2018 was used to study interannual variability. In 2018, the hatching season took place over 5 months, from February to June. Prior to May 16, no larvae over 18 days of age were caught, and the preferred prey for young larvae (copepod eggs and nauplii) were observed for the first time on May 24. There is interannual variability in timing and abundance of larval sand lance prey. We explain the extremely protracted season by the cold temperature of the area, the length of the hatching season being correlated with temperature for sand lance. Given the great interannual variability in timing and abundance of prey, we propose the hypothesis that a protracted hatching season reflects the strategy to minimize a potential asynchrony between the hatching of the larvae and the availability of their prey, which would decrease the risk of a complete recruitment failure. For short-lived species like the sand lance, such a strategy could help maintain the health of the population.

*Keywords: Ammodytes, larvae, hatching, otoliths, Greenland, Match-mismatch*





## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	ix
RÉSUMÉ.....	xii
ABSTRACT .....	xiv
TABLE DES MATIÈRES .....	xvi
LISTE DES FIGURES.....	xix
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.    LES ESPECES FOURRAGERES .....	1
2.    L'IMPORTANCE DU STADE LARVAIRE .....	2
2.1    Période critique .....	2
2.2    Dérive aberrante.....	3
2.3 <i>Match-Mismatch</i> .....	4
3.    OTOLITHOMETRIE .....	5
4.    ECOLOGIE DU LANÇON.....	7
4.1    Importance du lançon en tant que poisson fourrage .....	7
4.2    Habitat et comportement.....	8
4.3    Cycle de vie.....	9
4.4    Alimentation .....	11
5.    L'ECOSYSTEME MARIN DE L'OUEST DU GROENLAND .....	12
6.    PROBLEMATIQUE.....	13
CHAPITRE 1 Patrons d'Écllosion et de survie larvaire du lançon ( <i>Ammodytes</i> spp.) dans un fjord de la côte sud-ouest du Groenland (Nuup Kangerlua) .....	15
1.1    RESUME EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE.....	15
1.2    HATCHING AND EARLY LARVAL SURVIVAL PATTERNS OF SAND LANCE ( <i>AMMODYTES</i> spp.) IN A WEST GREENLAND FJORD (NUUP KANGERLUA) .....	16

1.3	INTRODUCTION .....	16
1.4	METHODS .....	18
1.5	RESULTS.....	21
1.6	DISCUSSION.....	29
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	37
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	44



## LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Illustration de la période critique (traduit de Houde, 2008). La ligne A représente un scénario théorique où une cohorte ne subit pas de forte mortalité et la ligne B représente une situation réaliste où une forte mortalité survient au moment de l'absorption du sac vitellin. Après 100 jours, le nombre de larves survivantes et recrutées est 50 fois plus faible pour le scénario B.....3
- Figure 2. L'hypothèse du *Match-Mismatch* de Cushing (1969, 1990). Une situation de *Match* est représentée par une synchronie entre les prédateurs (les larves de poissons) et leurs proies. Les proies sont alors disponibles pour leurs prédateurs dans le système. Une situation de *Mismatch* est représentée par un décalage ( $t_0$ ) entre le pic d'abondance de prédateur ( $m_1$ ) et le pic d'abondance de proie ( $m_2$ ). Plus ce décalage est grand, plus il y aura un impact sur la survie des prédateurs (Durant *et al.*, 2007).....5
- Figure 3. Distribution des diverses espèces de lançon de l'Atlantique Nord (Reay, 1997).....7
- Figure 4. Cycle de vie du lançon annoté. (Smigielski *et al.*, 1984 ; Brêthes *et al.*, 1992 ; Wright & Bailey, 1996).....11
- Figure 5. Nuup Kangerlua fjord system in Greenland with the sampled station (GF3) and the Fyllas bank located at the mouth of the fjord. 250 m isobaths.....19
- Figure 6. Mean temperature within the first 30m of the water column for each sampling day. ....21
- Figure 7. Larval abundance through the season. Raw data are represented by the dots and the mean of the replicates is represented by the line.....22
- Figure 8. Hatch date frequency distribution of sand lance larvae in the Nuup Kangerlua fjord .....23
- Figure 9. Age distribution of sand lance larvae for each day of sampling. Each dot represents one individual.....24
- Figure 10. Individual otolith trajectory of larval sand lance. Each line represents the otolith radius length for each day of life. The color on the lines represents the hatch date of each individual.....25

Figure 11. Individual otolith growth trajectory of sand lance larvae through the hatching season. .... 25

Figure 12. Monthly abundance of *Calanus* spp., *Pseudocalanus* spp. and *Acartia* spp. nauplii from 2006 to 2018. The dashed line in the 2018 graph represents day 136 (May 16<sup>th</sup>). Note that the y-axis differs among graphs. .... 27

Figure 13. Monthly abundance of *Microsetella norvegica* and *Oithona* spp. nauplii from 2006 to 2018. The dashed line in the 2018 graph represents day 136 (May 16<sup>th</sup>). Note that the y-axis differs among graphs. .... 28

Figure 14. Monthly abundance of eggs from 2005 to 2018. The dashed line in the 2018 graph represents day 136 (May 16<sup>th</sup>). Note that the y-axis differs among graphs. .... 29







## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### 1. LES ESPECES FOURRAGERES

Au sein des réseaux trophiques pélagiques, le transfert d'énergie des producteurs primaires jusqu'aux prédateurs d'apex passe souvent par l'intermédiaire de quelques espèces clés de poissons : les espèces fourragères (Van Deurs *et al.*, 2013; Sisson & Baker, 2017). Ces poissons forment un groupe d'espèces définies entre autres par une croissance rapide, une maturation précoce et une alimentation planctonivore (Alder *et al.*, 2008). Se nourrissant principalement de zooplancton, ils permettent de transformer la production secondaire en énergie disponible pour les niveaux trophiques supérieurs (Bakun *et al.*, 2010). De nombreux écosystèmes marins sont caractérisés par une grande diversité d'espèces de producteurs primaires et de prédateurs, mais une faible diversité d'espèces mi-trophiques fourragères qui assurent le lien entre les niveaux inférieur et supérieur du réseau trophique (Howells *et al.*, 2017). Chacune de ces espèces fourragères joue donc un rôle crucial dans l'équilibre des écosystèmes.

En plus de leur rôle fonctionnel au sein des écosystèmes, ces espèces ont une valeur commerciale notable puisqu'elles représentent, en poids, plus de 35% des débarquements mondiaux et sont par conséquent essentielles pour la sécurité alimentaire de plusieurs pays en voie de développement (Smith *et al.*, 2011). Elles contribuent aussi à la valeur des débarquements d'autres poissons à valeur commerciale qui s'en nourrissent (Pikitch *et al.*, 2014).

## **2. L'IMPORTANCE DU STADE LARVAIRE**

Le recrutement chez les populations de poissons est étroitement lié à la mortalité des premiers stades de vie (principalement des œufs et des larves), étant donné que ces stades subissent généralement les taux de mortalité les plus élevés (Houde, 2008). La santé d'une population peut ainsi être grandement affectée par les taux de mortalité des jeunes stades, puisque la force d'une classe d'âge est dépendante du nombre d'individus qui réussissent à survivre lors de leur première année de vie (Anderson, 1988). Pour expliquer comment des taux de mortalité élevés au cours des premiers stades de la vie peuvent entraîner une variabilité du recrutement, deux hypothèses ont été présentées par Hjort (1914) : la « période critique » et la « dérive aberrante ».

### **2.1 Période critique**

L'hypothèse de la période critique stipule que la survie d'une cohorte est déterminée au début de la vie, plus précisément au cours de la première alimentation (Hjort, 1914). En effet, dès l'absorption du sac vitellin, les larves ont besoin de trouver une quantité suffisante de nourriture pour survivre, alors que leur capacité à capturer leurs proies est limitée (Houde, 2008). Lorsque les larves ne parviennent pas à se nourrir suffisamment en raison de conditions environnementales sous-optimales, une mortalité massive peut survenir, atteignant jusqu'à 90 % sur une période relativement courte (Houde, 2002). Dans cette situation, le nombre d'individus recrutés dans une population sera considérablement réduit par rapport à celui d'une cohorte ayant bénéficié de conditions d'alimentation optimales (Figure 1).

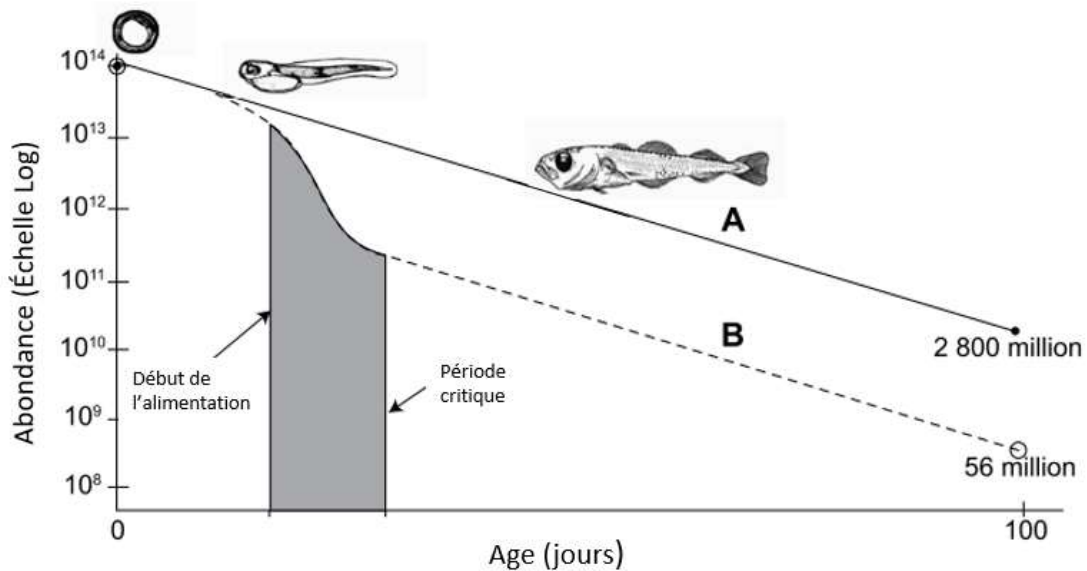


Figure 1. Illustration de la période critique (traduit de Houde, 2008). La ligne A représente un scénario théorique où une cohorte ne subit pas de forte mortalité et la ligne B représente une situation réaliste où une forte mortalité survient au moment de l'absorption du sac vitellin. Après 100 jours, le nombre de larves survivantes et recrutées est 50 fois plus faible pour le scénario B

## 2.2 Dérive aberrante

L'hypothèse de la dérive aberrante propose que les larves, en raison de leur faible capacité de nage, sont particulièrement sensibles à la dispersion par des courants défavorables (Hjort, 1914). Les jeunes larves peuvent être déplacées vers des zones aux conditions défavorables où elles mourront ou seront perdues pour le stock d'origine. Par leur hypothèse du « membre vagabond », Iles et Sinclair (1982) ont élargi l'hypothèse de Hjort en stipulant que les adultes ont tendance à frayer dans des zones de rétention spécifiques pour limiter l'advection de leurs œufs et larves en dehors des zones favorables à leur survie.

### 2.3 *Match-mismatch*

Le *match-mismatch* découle de l'hypothèse de la période critique (Hjort, 1914) et a été proposé par Cushing pour la première fois en 1969. Selon cette hypothèse, le succès du recrutement larvaire est lié au chevauchement temporel et spatial entre l'éclosion des larves et la production de leurs proies, une asynchronie entre l'émergence des larves et celle de leurs proies entraînant une augmentation du risque de famine (Cushing 1969, 1990) (Figure 2). Si, au moment où les larves commencent à s'alimenter, leur environnement présente une absence ou une faible abondance de proies, les larves meurent de faim, ou sont caractérisées par un faible taux de croissance. En revanche, les larves qui s'alimentent bien présentent une croissance rapide et jouissent aussi d'un meilleur taux de survie (Gurkan *et al.*, 2012). Ces larves sont généralement caractérisées par une mortalité par prédation plus faible, puisqu'elles restent moins longtemps sous leur forme la plus vulnérable (Miller *et al.*, 1988; Arnott & Ruxton, 2002). Les larves qui atteignent une taille plus grande rapidement ont également plus de facilité à se nourrir (Miller *et al.*, 1988). La synchronie entre l'émergence des larves et celle de leurs proies est un facteur clé pour assurer un bon recrutement. Pour plusieurs populations de poissons, la variabilité interannuelle de la productivité de zooplancton peut expliquer la variabilité du taux de mortalité lors du stade larvaire (Stenseth & Mysterud, 2002).

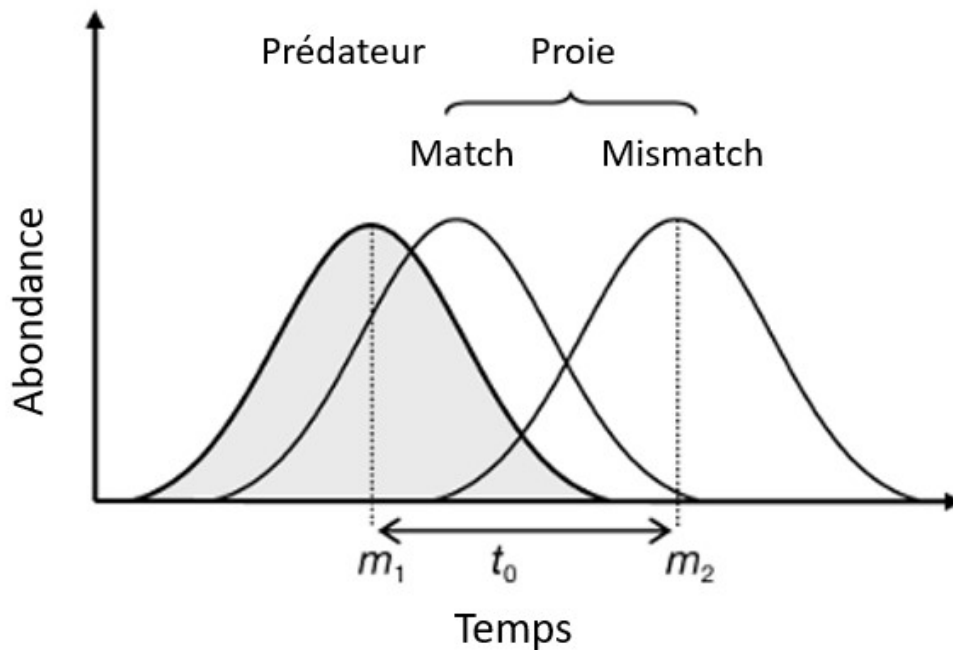


Figure 2. L'hypothèse du *Match-Mismatch* de Cushing (1969, 1990). Une situation de *Match* est représentée par une synchronie entre les prédateurs (les larves de poissons) et leurs proies. Les proies sont alors disponibles pour leurs prédateurs dans le système. Une situation de *Mismatch* est représentée par un décalage ( $t_0$ ) entre le pic d'abondance de prédateur ( $m_1$ ) et le pic d'abondance de proie ( $m_2$ ). Plus ce décalage est grand, plus il y aura un impact sur la survie des prédateurs (Durant *et al.*, 2007).

### 3. OTOLITHOMETRIE

L'analyse de la microstructure des otolithes est un outil puissant pour étudier les poissons. Les otolithes sont des structures calcifiées dans l'oreille interne des poissons téléostéens qui croissent continuellement (Campana & Neilson, 1985). Ces structures servent à l'audition et à l'équilibre (Campana, 1999). Chaque poisson possède 3 paires d'otolithes, de forme et de taille variées. Ces structures croissent en accumulant du nouveau matériel à leur surface tout au long de la vie du poisson. Lorsqu'un poisson se nourrit, une portion du calcium retrouvé dans l'alimentation est accumulée dans les otolithes (Morales-Nin, 2000). À l'inverse, lorsque le poisson s'alimente moins, les otolithes croissent moins rapidement. L'alternance entre ces deux phénomènes crée des anneaux visibles qui informent sur l'âge

du poisson (Morales-Nin, 2000). Chez les adultes, l'alternance entre une couche épaisse et opaque et une couche fine et translucide représente une année de vie et est appelée « annulus ». L'existence d'anneaux de croissance journaliers sur les otolithes a été décrite pour la première fois par Pannella (1971). Ceux-ci sont particulièrement utiles pour l'étude des jeunes stades puisqu'ils permettent de connaître l'âge des individus et donc d'estimer avec précision la date d'éclosion (Pannella, 1971). De plus, il est possible de trouver sur les otolithes des marques caractéristiques selon l'ontogénie de l'individu qui peuvent correspondre à l'éclosion, à la métamorphose, à un changement d'environnement ou à un stress (Gibb *et al.*, 2017).

Les otolithes peuvent également servir à étudier la trajectoire de croissance individuelle chez les poissons. Lorsqu'une relation entre la taille de l'otolithe et la taille d'un individu peut être établie, il est possible d'estimer la taille d'une larve à partir de la mesure du rayon de chaque incrément journalier (Campana & Neilson, 1985). Ainsi, la mesure de la distance entre les incréments journaliers permet de calculer le taux de croissance otolithique, proportionnel au taux de croissance somatique.

Chez le lançon (*Ammodytes* spp.), la présence d'incrément quotidiens sur l'otolithe sagitta a été confirmée par Wright (1993), le premier cerne étant formé au moment de l'éclosion (Wright, 1993; Gibb *et al.*, 2020). Un changement de forme permet d'identifier le moment de la métamorphose, l'otolithe passant d'une forme circulaire à ovale au moment de cette étape (Wright, 1993).

## 4. ECOLOGIE DU LANÇON

### 4.1 Importance du lançon en tant que poisson fourrage

Un des poissons fourrages avec une grande importance écologique dans l'hémisphère nord est le lançon (*Ammodytes* spp.) (Robards *et al.*, 1999; Staudinger *et al.*, 2020). Le genre *Ammodytes* est composé de huit espèces distinctes (Staudinger *et al.*, 2020) que l'on retrouve dans les zones côtières des océans Atlantique et Pacifique. Dans l'océan Atlantique, *Ammodytes dubius* et *Ammodytes americanus* sont retrouvés sur les côtes américaines et groenlandaises (Nizinski *et al.*, 1990) et *Ammodytes marinus* et *Ammodytes tobianus* occupent les côtes européennes (Mitchell *et al.*, 1998) (Figure 3).

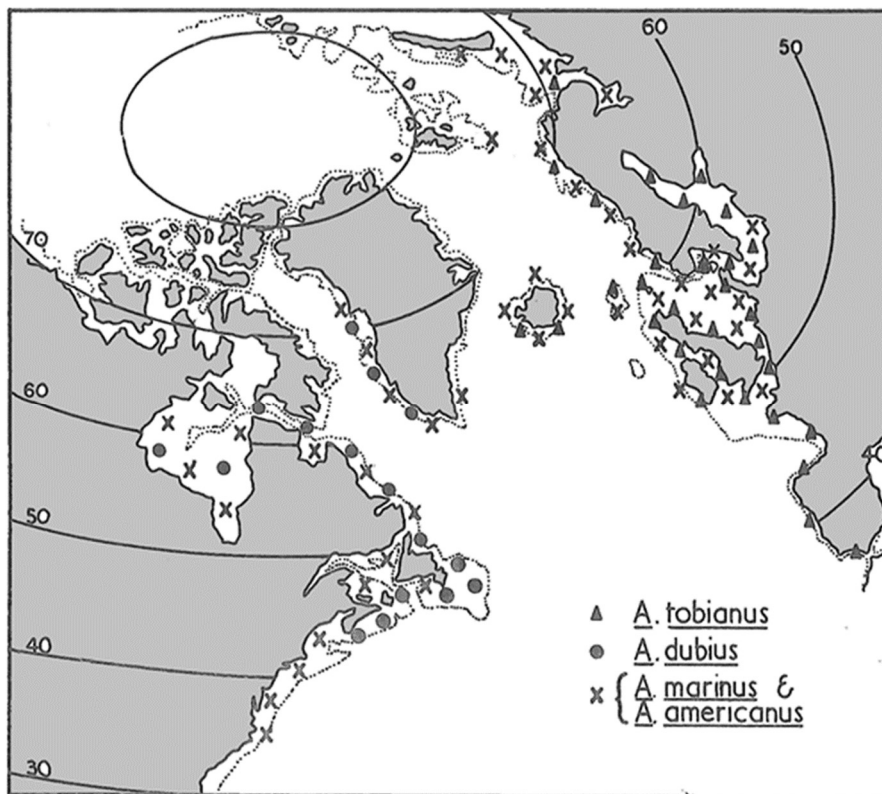


Figure 3. Distribution des diverses espèces de lançon de l'Atlantique Nord (Reay, 1997).

Dans l'Atlantique Nord-Ouest, le lançon est distribué de la Caroline du Nord jusqu'au Groenland (Nelson & Ross, 1991). Le lançon est une composante clé du régime alimentaire de nombreux prédateurs incluant des mammifères, des oiseaux et des poissons démersaux (Robards, *et al.*, 1999). Sa chair étant riche en lipides, la valeur nutritionnelle du lançon permet de répondre à la demande énergétique des prédateurs (Litzow *et al.*, 2002; Abookire & Piatt, 2005; Danielsen *et al.*, 2016). Ainsi, les fluctuations de son abondance peuvent affecter drastiquement les populations de ses prédateurs (Sisson & Baker, 2017). Cette problématique a déjà été observée chez des populations de guillemots de Troïl (*Uria aalge*) et de mouettes tridactyles (*Rissa tridactyla*) en mer du Nord (Wanless *et al.*, 2005; Carroll *et al.*, 2017). À la suite d'une diminution d'abondance du lançon causée par la pêche commerciale, un déclin majeur a été observé chez les populations de ces oiseaux marins, les adultes ayant de la difficulté à s'alimenter en période de reproduction, mais surtout n'arrivant plus à nourrir suffisamment leurs poussins (Wanless *et al.*, 2005). Cette problématique a même mené à la fermeture de cette pêche en 2000 sur les côtes écossaises dans une optique de protection des mouettes tridactyles (Carroll *et al.*, 2017). Malgré l'importance du lançon au sein des écosystèmes marins, nos connaissances à son sujet sont faibles. Le lançon demeure un des poissons fourrages dont l'écologie est la moins connue en raison de la difficulté de capture (Staudinger *et al.*, 2020). L'état des connaissances est aussi inégal, les espèces européennes (*A. marinus* et *A. tobianus*) étant le sujet d'un plus grand nombre d'études que les autres espèces présentes dans l'Atlantique Nord. Puisqu'elles sont exploitées commercialement en Europe, elles sont étudiées à des fins d'évaluation d'état des stocks dans cette région (Staudinger *et al.*, 2020).

## **4.2 Habitat et comportement**

Le lançon est un poisson longiforme d'une longueur maximum de 20 cm (Behrens *et al.*, 2009). C'est un poisson à courte longévité qui vit en moyenne jusqu'à l'âge de 4 ans (Arnott & Ruxton, 2002). Il est retrouvé dans les eaux côtières peu profondes (moins de 100 m) et alterne entre un mode de vie pélagique et benthique (Green, 2017). Pour s'alimenter, les adultes se déplacent en bancs compacts pouvant atteindre quelques milliers d'individus



dans la colonne d'eau (Meyer *et al.*, 1979). Ils nagent de manière rapide et sinusoïdale (Meyer *et al.*, 1979).

Lorsqu'il ne s'alimente pas, le lançon exhibe un comportement fouisseur (Reay, 1970). Il passe en effet une grande partie de sa vie enfoui dans les sédiments. Ce comportement lui permet de se protéger de ses prédateurs et d'économiser de l'énergie en restant au repos lorsqu'il ne s'alimente pas (Wright *et al.*, 2000; Behrens *et al.*, 2007). Ainsi, le lançon est limité à certains habitats particuliers, car il a besoin de sédiments sablonneux sans argile pour pouvoir s'enfouir (Proctor *et al.*, 1998; Engelhard *et al.*, 2008). Ce type de sédiment lui permet de s'enfouir rapidement et de pouvoir ventiler ses branchies efficacement sans un risque de colmatage par des particules d'argile trop fines (Scott, 1973; Pinto, 1984). Sa distribution géographique est donc grandement limitée par la granulométrie et est par conséquent plutôt éparse (Green, 2017). Le lançon est très fidèle à son site d'enfouissement, revenant normalement au même site après l'alimentation (Van Deurs *et al.*, 2013). En été, le lançon se nourrit en bancs dans la colonne d'eau et retourne s'enfouir dans le substrat pour la durée de la nuit (Meyer *et al.*, 1979). À la venue de l'hiver, au lieu de migrer, il s'enfouit dans le substrat et hiberne jusqu'au printemps, à l'exception de la période de frai au début de l'hiver (Van Deurs *et al.*, 2010). Chez *A. personatus*, qui occupe les eaux japonaises, les adultes s'enfouissent plutôt durant l'été (Tomiyama & Yanagibashi, 2004). La fidélité à leur site ainsi que l'absence de migration des adultes occasionnent un taux d'échanges génétiques faible entre les différentes populations (Jensen *et al.*, 2011) et peut rendre difficile la colonisation de nouveaux sites (Proctor *et al.*, 1998). Les échanges génétiques et la colonisation sont donc essentiellement dépendants de la dispersion larvaire, les larves étant le seul stade de développement exclusivement pélagique (Jensen *et al.*, 2003).

### **4.3 Cycle de vie**

Le lançon atteint la maturité reproductive à l'âge de 2 ans (Brêthes *et al.*, 1992) (Figure 4). Le frai a lieu une seule fois par année au début de l'hiver. Durant cette période, les œufs sont déposés sur les sédiments sablonneux. Les œufs sont démersaux, ils sont couverts d'une

sécrétion adhésive qui leur permet de rester collés sur le fond marin (Proctor *et al.*, 1998). Le temps d'incubation est influencé par la température et le taux d'oxygène (Winslade, 1971; Smigielski *et al.*, 1984) et peut varier entre 25 et 60 jours (Smigielski *et al.*, 1984).

À l'éclosion, les larves ont une taille entre 4,5 et 5 mm (Field, 1988). Leur mâchoire est fonctionnelle et leur système digestif est complet, ce qui leur permet de commencer à s'alimenter seulement quelques heures après l'éclosion, donc avant l'absorption de leur sac vitellin (Smigielski *et al.*, 1984; Yamashita *et al.*, 1985). Le temps d'absorption du sac vitellin est positivement corrélé à la température de l'environnement (Winslade, 1971). Les larves qui évoluent dans des milieux froids sont donc capables de survivre une plus longue période sans nourriture après leur éclosion. Après l'éclosion, les larves se déplacent vers le haut de la colonne d'eau et évoluent dans les 50 premiers mètres de la colonne d'eau, elles sont le seul stade qui est entièrement pélagique. Elles sont capables de migrations verticales quotidiennes, étant plus près de la surface durant le jour (5 à 30 m) et migrant plus en profondeur durant la nuit (30 à 50 m) (Robards *et al.*, 1999). L'amplitude de ces mouvements augmente avec la taille des larves (Ryland, 1964; Yamashita *et al.*, 1985). La distribution horizontale des larves est fortement influencée par les courants de marée, les courants océaniques et les conditions de vent (Mcgurk & Warburton, 1992; Robards *et al.*, 1999). Elles peuvent être dispersées au-delà des sites d'agrégation des adultes sur des milliers de kilomètres (Proctor *et al.*, 1998; Tien *et al.*, 2017).

Le stade larvaire peut durer entre 33 et 90 jours (Wright & Bailey, 1996), jusqu'à l'atteinte d'une taille de 29 mm (Smigielski *et al.*, 1984), où les larves se métamorphosent en juvéniles. Les juvéniles cherchent alors activement un habitat propice et adoptent le comportement fouisseur des adultes (Proctor *et al.*, 1998). Une fois l'habitat choisi, les juvéniles deviennent fidèles à ce site d'enfouissement. Le recrutement du lançon est défini par le nombre d'individus qui, une fois le stade juvénile atteint, vont s'établir avec succès (Van Deurs *et al.*, 2009).

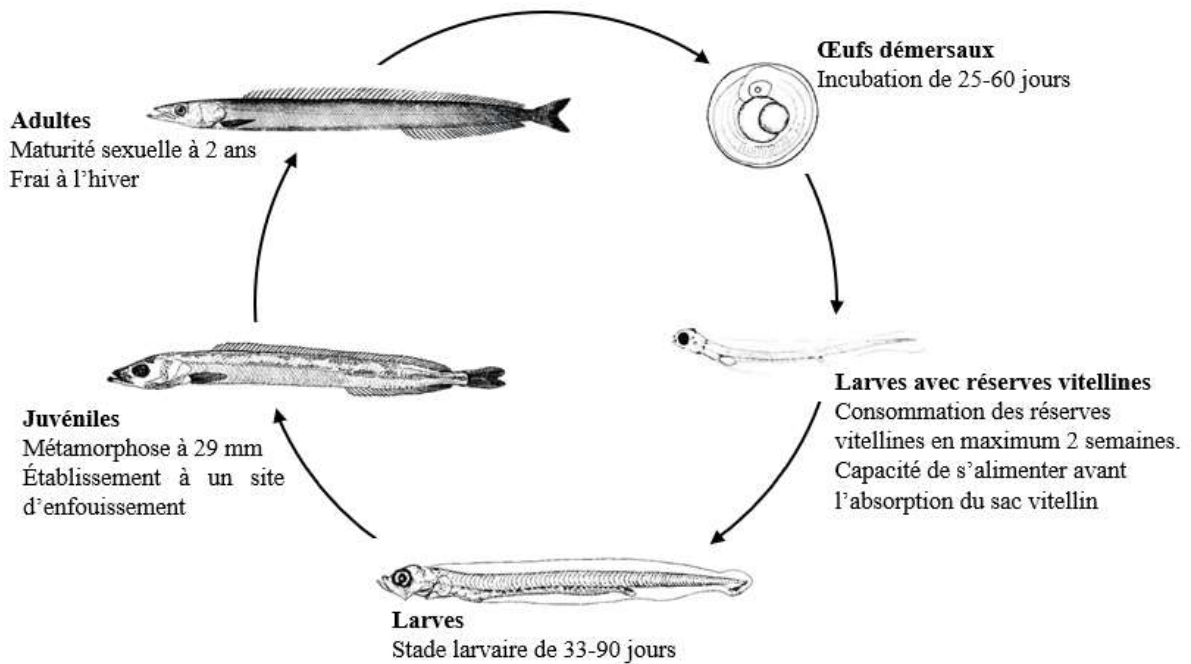


Figure 4. Cycle de vie du lançon annoté. (Smigielski *et al.*, 1984 ; Brêthes *et al.*, 1992 ; Wright & Bailey, 1996)

#### 4.4 Alimentation

Le lançon est planctonivore et consomme principalement des copépodes, avec une préférence pour le genre *Calanus* (Tokranov, 2007). L'alimentation varie selon l'ontogénie, les jeunes larves peuvent s'alimenter principalement de phytoplancton, d'œufs et de nauplii de copépodes (Monteleone & Peterson, 1986). Les larves sélectionnent positivement des nauplii des copépodes des genres *Calanus* et *Pseudocalanus* (Falardeau *et al.*, 2014). Les juvéniles peuvent s'alimenter de proies plus grosses, tel que des copépodites et des copépodes adultes (Robards *et al.*, 1999). Des cas de cannibalismes ont également été observés, les adultes s'alimentant sur les jeunes larves venant d'éclore (Eigaard *et al.*, 2014).

## 5. L'ÉCOSYSTÈME MARIN DE L'OUEST DU GROENLAND

L'écosystème marin de la côte ouest du Groenland s'étend sur environ 2000 km, du cap Farewell au sud (59°N) jusqu'au nord de la baie de Melville (75°N). Il est un milieu intermédiaire entre les eaux froides de l'Arctique et les masses d'eaux tempérées de l'océan Atlantique (Buch *et al.*, 2004). Cette région comprend une alternance entre des bancs peu profonds (tels le banc Fyllas ou le banc Store Hellefiske) et des canaux profonds creusés par des glaciers (Ribergaard *et al.*, 2004). Autour des bancs peu profonds, les courants créent des remontées d'eau et de nutriments qui supportent une forte production primaire (Heide-Jorgensen *et al.*, 2007). De grandes quantités d'eaux douces sont acheminées par la fonte des glaciers, qui aboutissent dans l'eau salée des multiples fjords de cette région (Arrigo *et al.*, 2017). Cet apport d'eau douce peut créer des remontées de nutriments dans la zone côtière et contribue à soutenir une forte production primaire (Meire *et al.*, 2017). Au sud de Maniitsoq (65°N), les eaux sont généralement libres de glaces tout au long de l'année. La production primaire du sud-ouest du Groenland n'est donc pas limitée par le retrait des glaces au printemps (Garde, 2013).

Cet écosystème est considéré comme un des plus productifs de toute la région arctique (Juul-Pedersen *et al.*, 2015). Il est caractérisé par une faible biodiversité, mais par une densité élevée de chacune des espèces qui s'y retrouvent (Rigét *et al.*, 2007). Le bloom de phytoplancton a lieu au printemps, ce qui alimente un pic de production secondaire composé principalement de copépodes (Møller *et al.*, 2006). Plusieurs espèces exploitées commercialement sont présentes dans cet écosystème, telles que le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*), le sébaste (*Sebastes* spp.), la morue Atlantique (*Gadus morhua*) et la crevette nordique (*Pandalus borealis*) (Rigét *et al.*, 2007). Les pêcheries de ces espèces sont essentielles à l'économie, la sécurité alimentaire et la culture groenlandaise (Buch *et al.*, 2004). Plusieurs oiseaux et mammifères marins habitent le milieu (Garde, 2013). La région du sud-ouest du Groenland constitue un important habitat d'hivernage pour les oiseaux marins, tels l'eider à tête grise (*Somateria spectabilis*), l'eider à duvet (*Somateria mollissima*), la harelde kakawi (*Clangula hyemalis*) et le goéland arctique (*Larus*

*glaucoïdes*), principalement dans les environs de Kangaatsiaq (68°N), Nuuk (64°N) et Qaqortoq (60°N) (Boertmann *et al.*, 2004; Merkel *et al.*, 2019). Cette région est aussi une aire d'alimentation importante pour les mammifères marins (Heide-Jørgensen *et al.*, 2012). On y retrouve des ours polaires (*Ursus maritimus*), des morses (*Odobenus rosmarus*) et au moins 14 espèces de cétacés et cinq espèces de phoques (Boertmann *et al.*, 2013).

## 6. PROBLEMATIQUE

Les eaux du sud-ouest du Groenland correspondent à la limite nord de la répartition du lançon dans le nord-ouest de l'océan Atlantique (Nelson & Ross, 1991). Étant l'un des poissons fourrages importants de la région, le recrutement du lançon a le potentiel d'avoir un impact sur les prédateurs supérieurs de cet écosystème. Dans le fjord Nuup Kangerlua, sur la côte ouest du Groenland, des résultats préliminaires suggèrent que le lançon présente une période d'éclosion pouvant s'étendre sur plusieurs mois, de l'hiver au printemps (Topp-Jørgensen *et al.*, 2017). Durant une période d'éclosion prolongée, les conditions environnementales, telle la disponibilité des proies, peuvent varier considérablement et affecter le taux de survie larvaire. Peu d'études ont été effectuées sur l'écologie larvaire des lançons retrouvés dans cet environnement. Pourtant, il s'agit d'un milieu idéal pour étudier les dynamiques du stade larvaire. En effet, contrairement à d'autres milieux subarctiques et arctiques, le fjord est libre de glace tout au long de l'année, ce qui facilite l'échantillonnage de l'ensemble de la période d'éclosion.

Le premier objectif de cette étude est de documenter pour la première fois les patrons d'une saison d'éclosion complète de larves de lançon dans le fjord Nuup Kangerlua. Le deuxième objectif est d'étudier comment les potentielles variations de la disponibilité en nourriture pour les larves affectent leur survie. Pour ce faire, un échantillonnage a eu lieu de manière hebdomadaire de janvier à juin 2018 dans le fjord Nuup Kangerlua. Des analyses otolithométriques ont permis de rétrocalculer les dates d'éclosion individuelles. Les patrons d'éclosion et d'âge durant la saison ont pu être comparés avec les données d'abondance mensuelle de proies pour les larves dans le fjord pour l'année 2018. Des données historiques

(de 2006 à 2018) d'abondance mensuelle des proies des larves ont permis de soulever des variations interannuelles au niveau de la phénologie et de l'abondance des proies.

**CHAPITRE 1**  
**PATRONS D'ÉCLOSION ET DE SURVIE LARVAIRE DU LANÇON**  
**(AMMODYTES SPP.) DANS UN FJORD DE LA COTE SUD-OUEST DU**  
**GROENLAND (NUUP KANGERLUA)**

**1.1 RESUME EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE**

Dans les écosystèmes marins de l'hémisphère nord, le lançon (*Ammodytes* spp.) occupe un rôle clé en tant qu'espèce fourragère. Il est consommé par une panoplie d'espèces de prédateurs et les fluctuations de son abondance peuvent affecter grandement les espèces qui s'en nourrissent. L'étude de l'écologie larvaire du lançon est essentielle pour comprendre les dynamiques affectant son recrutement, la survie des jeunes stades de vie étant déterminante du recrutement chez les poissons. Dans le fjord Nuup Kangerlua, au sud-ouest du Groenland, des résultats préliminaires indiquent que des larves sont présentes dans la colonne d'eau durant plusieurs mois, de l'hiver au printemps. Durant cette période, les conditions environnementales comme la disponibilité en nourriture peuvent grandement varier. Cette étude vise à décrire pour la première fois une saison d'éclosion complète de larves de lançon dans cette région et à définir comment la disponibilité en nourriture affecte la survie larvaire. Les larves ont été échantillonnées de janvier à juin 2018 de manière hebdomadaire et les otolithes ont été extraits afin de déterminer l'âge et la date d'éclosion de chaque individu. Les patrons de survie larvaire ont été comparés aux données d'abondance de zooplancton de la région et les données historiques d'abondance de zooplancton de 2006 à 2018 ont été utilisées pour connaître la variabilité interannuelle. En 2018, la saison d'éclosion s'est déroulée sur 5 mois, de février à juin. Avant le 16 mai, aucune larve âgée de plus de 18 jours n'a été pêchée, et les proies de prédilection des jeunes larves (œufs et nauplii de copépodes) ont été observées pour la première fois le 24 mai. L'abondance et la phénologie des proies des larves varient interannuellement. Nous expliquons la saison d'éclosion prolongée par la température froide du milieu, la durée d'éclosion étant corrélée à la température chez le lançon. Aussi, étant donné la grande variabilité interannuelle chez les proies, nous suggérons qu'une saison d'éclosion prolongée puisse refléter une stratégie permettant de minimiser l'asynchronie potentielle entre l'éclosion des larves et la disponibilité de leurs proies, ce qui diminue le risque d'un échec du recrutement. Pour des espèces à courte longévité comme le lançon, ce genre de stratégie peut contribuer à maintenir la santé d'une population.

## 1.2 HATCHING AND EARLY LARVAL SURVIVAL PATTERNS OF SAND LANCE (*AMMODYTES* SPP.) IN A WEST GREENLAND FJORD (NUUP KANGERLUA)

**ABSTRACT** — In the marine ecosystems of the northern hemisphere, sand lance (*Ammodytes* spp.) plays a key role as a forage species. It is consumed by a variety of predators and fluctuations in its abundance can greatly affect its predator's populations. Studying the larval stage of sand lance is essential to understand recruitment dynamics, since the survival of the early life stages affects the recruitment rate. In the Nuup Kangerlua fjord in South-west Greenland, preliminary results indicate that larvae are present in the water column for several months, from winter to spring. During this period, environmental conditions, such as prey availability, can vary greatly. The goals of this study are to describe for the first time a complete hatching season of sand lance larvae in this region and to define how prey availability affects larval survival. Larvae were sampled weekly from January to June 2018 and otoliths were extracted to determine the age and the hatch date of each individual. Larval survival patterns were compared to zooplankton abundance data from the region. Historical data of zooplankton abundance from 2006 to 2018 was used to study interannual variability. In 2018, the hatching season took place over 5 months, from February to June. Prior to May 16, no larvae over 18 days of age were caught, and the preferred prey for young larvae (copepod eggs and nauplii) were observed for the first time on May 24. There is interannual variability in timing and abundance of larval sand lance prey. We explain the extremely protracted season by the cold temperature of the area, the length of the hatching season being correlated with temperature for sand lance. Given the great interannual variability in timing and abundance of prey, we propose the hypothesis that a protracted hatching season reflects the strategy to minimize a potential asynchrony between the hatching of the larvae and the availability of their prey, which would decrease the risk of a complete recruitment failure. For short-lived species like the sand lance, such a strategy could help maintain the health of the population.

## 1.3 INTRODUCTION

Within pelagic marine food webs, energy transfer from primary producers to top predators often occurs through a limited number of forage species (Van Deurs *et al.*, 2013). These forage species are either small pelagic fish or zooplankton taxa characterized by rapid growth, early maturation, and a planktivorous diet (Alder *et al.*, 2008). As a result, many marine ecosystems are characterized by a high diversity of primary producer and predator species but a low diversity of mid-trophic forage species that link the lower and upper levels of the food web (Howells *et al.*, 2017). Forage species, therefore, play a crucial role in the dynamics of pelagic marine ecosystems.



One of the most important forage fish in the northern hemisphere is the sand lance (*Ammodytes* spp.) (Robards *et al.*, 1999). Sand lance is a species complex found in the northern Atlantic and Pacific Oceans. Adults exhibit a burrowing behaviour (Staudinger *et al.*, 2020); they live in close relationship with sandy sediment into which they shelter in the presence of predators and when they are not feeding or mating (Danielsen *et al.*, 2016). The larvae constitute the only stage that is exclusively pelagic (Jensen *et al.*, 2011). Past the metamorphosis to the juvenile stage, individuals settle with adults into the sediment (Jensen *et al.*, 2003). Sand lance is consumed by a wide array of predators including mammals, birds, and demersal fish (Robards *et al.*, 1999). They constitute an integral part of the diet of some predator species; thus, fluctuations in their abundance can drastically affect these populations (Sisson & Baker, 2017). In marine ecosystems, mid-trophic forage fishes are often an essential link between zooplankton and top predators (Lynam *et al.*, 2017). There is evidence that sand lance in the North Sea are linked to a bottom-up control (Frederiksen *et al.*, 2006). The larvae are more abundant when there is an important phytoplankton bloom. Also, populations of piscivorous marine birds are in healthier conditions when sand lance are abundant in the system (Carroll *et al.*, 2017).

In forage fishes such as sand lance, substantial fluctuations in abundance are observed because of varying recruitment rates (Robards *et al.*, 1999). Recruitment is generally defined as the number of individuals that settle successfully after they reach the juvenile stage (Van Deurs *et al.*, 2009). Because sand lance have a short life span, the one-year-old cohort can represent up to 50% of fertile adults (Robards *et al.*, 1999). For such short-lived species, the number of individuals recruiting each year is likely to have a direct effect on the population size the subsequent year.

Larval mortality can be very high, sometimes exceeding 10% d<sup>-1</sup> (Houde, 2009). Since this early stage is the most vulnerable, larval survival can act as a driver of recruitment. Thus, factors affecting larval mortality have the potential to impact recruitment. The larval growth rate is known to be linked to its survival (Anderson, 1988). Larvae exhibiting faster growth rates are generally characterized by lower predation mortality, as they remain in their

most vulnerable form for a shorter period (Arnott & Ruxton, 2002). Larvae that rapidly grow to a relatively large size also have a feeding advantage because they are more efficient in catching prey (Miller *et al.*, 1988). The larvae must succeed in feeding because this stage has a high development rate (Arnott & Ruxton, 2002), so they are at risk of starvation if prey availability is poor (Anderson, 1988).

Southwest Greenland waters correspond to the northern limit of the sand lance distribution in the Northwest Atlantic Ocean (Nelson & Ross, 1991). Being one of the important forage fish in the area, sand lance recruitment has the potential to impact the top predators in that ecosystem. On the southwest coast of Greenland, the Nuup Kangerlua fjord hosts a sand lance population, but little is known on its dynamics and the ecology of the larval stage. Some preliminary data suggest that the sand lance in this area are characterized by a hatching season that can last several months (Topp-Jørgensen *et al.*, 2017). During this period, environmental conditions like prey availability and temperature can vary widely and affect the larval survival rate.

In the present study, we aimed to document the hatching patterns of an entire hatching season in the Nuup Kangerlua fjord and to understand how food availability patterns in the area could affect larval survival. For this purpose, sand lance larvae were sampled weekly during a 6-month period. In addition, otoliths were used to back-calculate the individual hatching dates and the monthly abundance of zooplankton potential prey were obtained from historic data.

## **1.4 METHODS**

### **1.4.1 Study site and sampling procedures**

This study was conducted on the west coast of Greenland, in an area characterized by a succession of shallow banks and fjords. The sampling targeted station GF3 (64°07'N, 51°53'W; bottom depth 350 m) of the Nuup Kangerlua fjord system. This station was selected because it has been monitored monthly since 2005 by the Greenland Ecosystem

Monitoring Program (GEM, [www.G-E-M.gl](http://www.G-E-M.gl)). The fjord system is located on the southwest coast of Greenland, approximately 300 km below the Arctic Circle. The station GF3 is located at the mouth of the fjord system (Fig. 5), close to a shallow area located offshore of the fjord called the Fyllas bank (bottom depth 50 m).

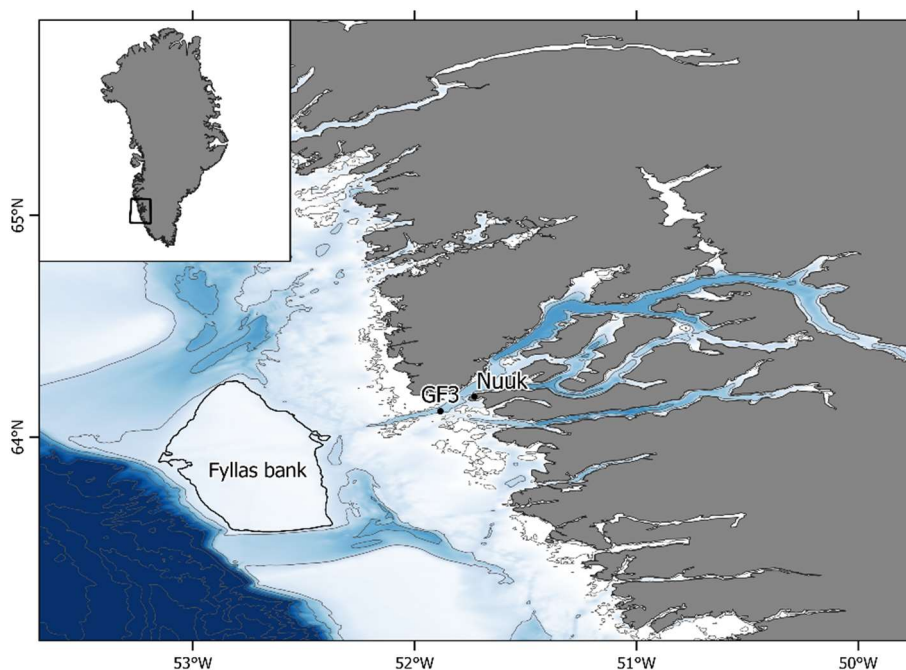


Figure 5. Nuup Kangerlua fjord system in Greenland with the sampled station (GF3) and the Fyllas bank located at the mouth of the fjord. 250 m isobaths.

Sampling was carried out on a weekly basis between January 19<sup>th</sup> and June 14<sup>th</sup> 2018, except for three weeks in February due to bad weather.

Fish larvae were collected onboard the RV *Avataq*, a small research boat used by the Greenland Institute of Natural Resources (GINR) for fjord sampling, with a simple conical net (335- $\mu$ m mesh size, 0.61m of diameter) by oblique tows at a maximum depth of 100 m. For each sampling day, gear deployments were carried out in triplicates. The net was equipped with a flowmeter (KC Denmark®) mounted in the center of the net and a depth sensor (Scanmar®) mounted under the opening of the net. Upon collection, the content of the net was transferred into a 1L jar with seawater and kept inside the boat to avoid freezing.

Temperature of the water column was obtained with a CTD (Conductivity Temperature Depth) sensor.

All fish larvae were sorted out, identified, and individually preserved in 95% ethanol. Only sand lance larvae were used for the study. A total of 366 sand lance larvae were collected.

#### 1.4.2 Otoliths analysis

181 sand lance larvae were used for otolith analysis. Larvae who were too damaged for otoliths extraction were excluded from the sample and when more than 30 larvae were collected, a subsample of 30 larvae per net was randomly selected. Larvae were dissected using fine needles under a stereomicroscope. The left and right sagittae and lapilli were extracted and mounted individually on microscope slides in Crystalbond thermoplastic cement. Polishing was not necessary to visualize daily growth increments. The sagittal otoliths were selected for age estimation since daily increment formation has been previously confirmed (Wright, 1993).

Otoliths were photographed at 1000× magnification under immersion oil. The daily age of each larva was estimated in ImageJ using the ObjectJ plugin, by counting the daily increments present from the hatch mark to the edge of the otolith. The hatching date was calculated by subtracting the number of increments from the capture date.

#### 1.4.3 Zooplankton abundance data

The zooplankton sampling is part of the Greenland Ecosystem Monitoring Program ([www.G-E-M.gl](http://www.G-E-M.gl)), initiated in 2005. Zooplankton samples were collected monthly at station GF3 (Fig. 5) using triplicate vertical hauls at 100m depth with a wp2 net (45-µm mesh size) (methods detailed in Arendt *et al.*, 2013).

Five copepod taxa that are potential prey for sand lance larvae were selected for analyses; *Calanus* spp. (Reay, 1970; Arnott & Ruxton, 2002; Van Deurs *et al.*, 2009), *Pseudocalanus* spp. (Reay, 1970; Staudinger *et al.*, 2020), *Acartia* spp. (Lynam *et al.*, 2013)

and *Oithona* spp. (Mitsuzawa *et al.*, 2018). *Microsetella norvegica* was also included because this species is generally found in high abundance in the Nuup Kangerlua fjord system (Arendt *et al.*, 2013).

## 1.5 RESULTS

### 1.5.1 Temperature variation

A total variation of 2.3 °C of the temperature within the first 30 m of the water column was recorded during the 2018 hatching season at the GF3 station (Fig 6). The coldest (-0.8 °C) and warmest (1.5 °C) temperatures were recorded on February 27<sup>th</sup> and June 14<sup>th</sup>, respectively. The mean temperature for the entire season was 0.4°C. All the temperatures with negative values occurred during winter months (January-March). The temperature rose erratically for the rest of the season until reaching a maximum on June 14<sup>th</sup>.

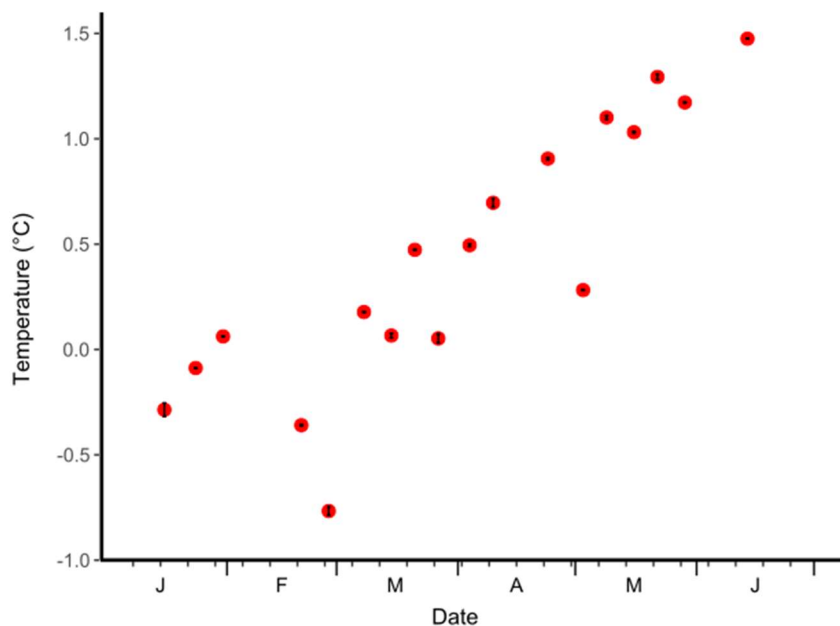


Figure 6. Mean temperature within the first 30m of the water column for each sampling day.

### 1.5.2. Larvae abundance

In total, 182 sand lance larvae measuring between 5.1 mm and 20.0 mm SL were collected between March 8<sup>th</sup> and June 14<sup>th</sup> of 2018 (Fig. 7). Even if the sampling effort started in January, no larvae were collected before March 8<sup>th</sup>. The highest abundance of larvae in the water column was recorded on June 14<sup>th</sup>.

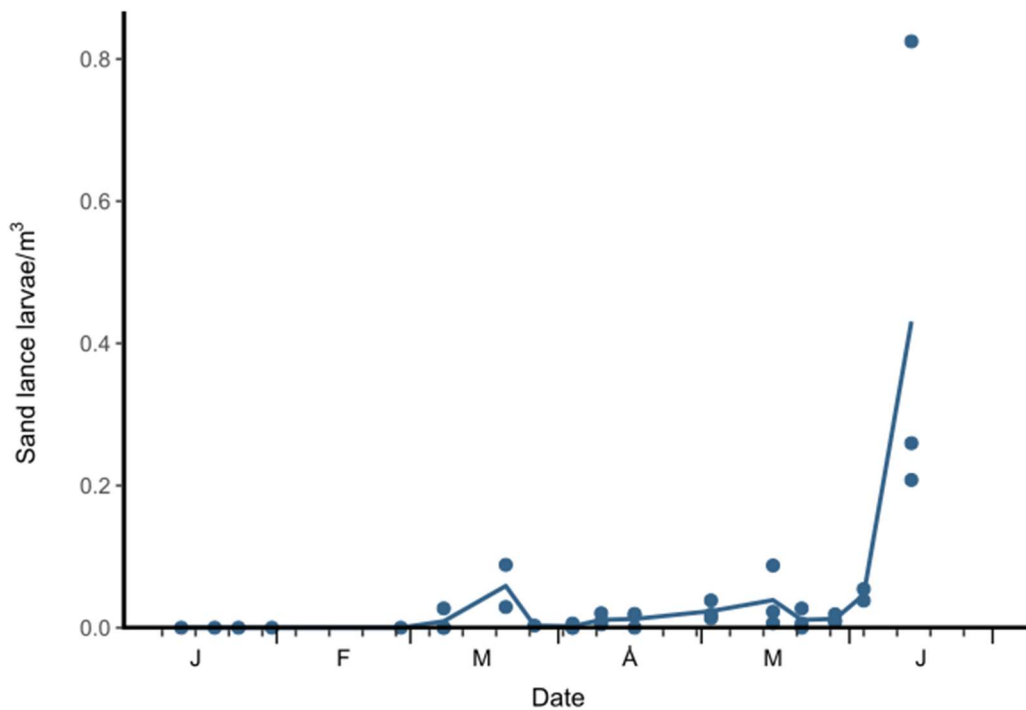


Figure 7. Larval abundance through the season. Raw data are represented by the dots and the mean of the replicates is represented by the line

### 1.5.3. Hatch date frequency distribution

Sand lance larvae hatched over a period of 102 days from February to June, with a peak in early May (Fig. 8). The last day when hatching was recorded was June 1<sup>st</sup>, 13 days before the last day of sampling (June 14<sup>th</sup>). The hatching frequency gradually increased until early May and then declined.

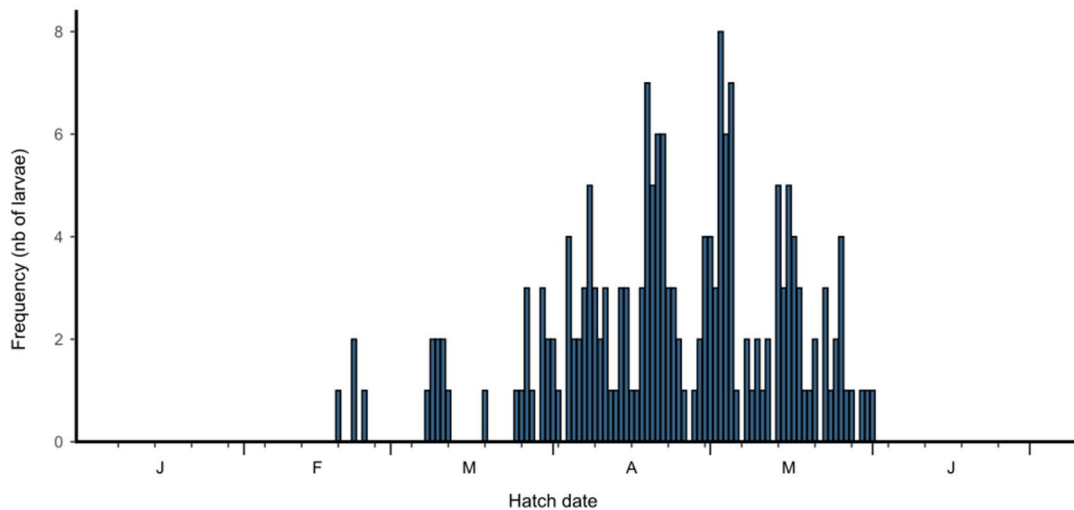


Figure 8. Hatch date frequency distribution of sand lance larvae in the Nuup Kangerlua fjord

#### 1.5.4. Age at capture

Sand lance larvae were 5 to 85 d old at capture (Fig. 9). Before May 16<sup>th</sup>, larvae were between 5 and 18 d old. After May 16<sup>th</sup>, their age ranged from 8 to 67 d.

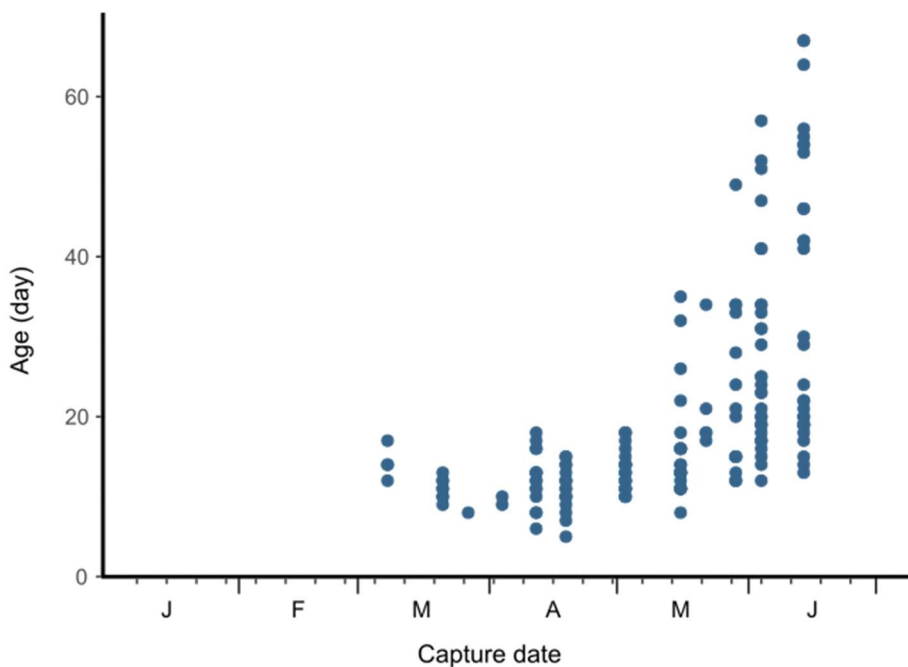


Figure 9. Age distribution of sand lance larvae for each day of sampling. Each dot represents one individual.

#### 1.5.5. Otolith growth trajectory

Size of the otolith radius at hatching was characterized by high individual variability, ranging between 5.1 to 11.7  $\mu\text{m}$ . The slowest growing larvae had an otolith growth rate of 0.32  $\mu\text{m d}^{-1}$  and the fastest had an otolith growth rate of 0.71  $\mu\text{m d}^{-1}$ . Growth rate was not linked to individual hatch date or otolith radius size at hatch (Fig. 10). Larvae that were older than 20 d were hatched after April 7<sup>th</sup> (Fig. 11).



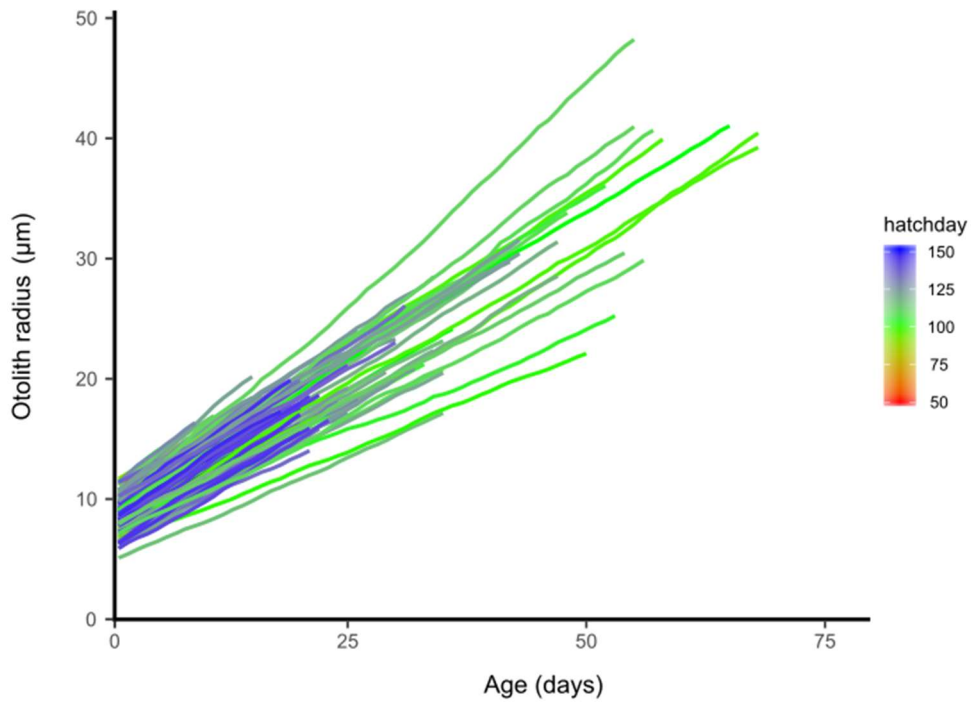


Figure 10. Individual otolith trajectory of larval sand lance. Each line represents the otolith radius length for each day of life. The color on the lines represents the hatch date of each individual

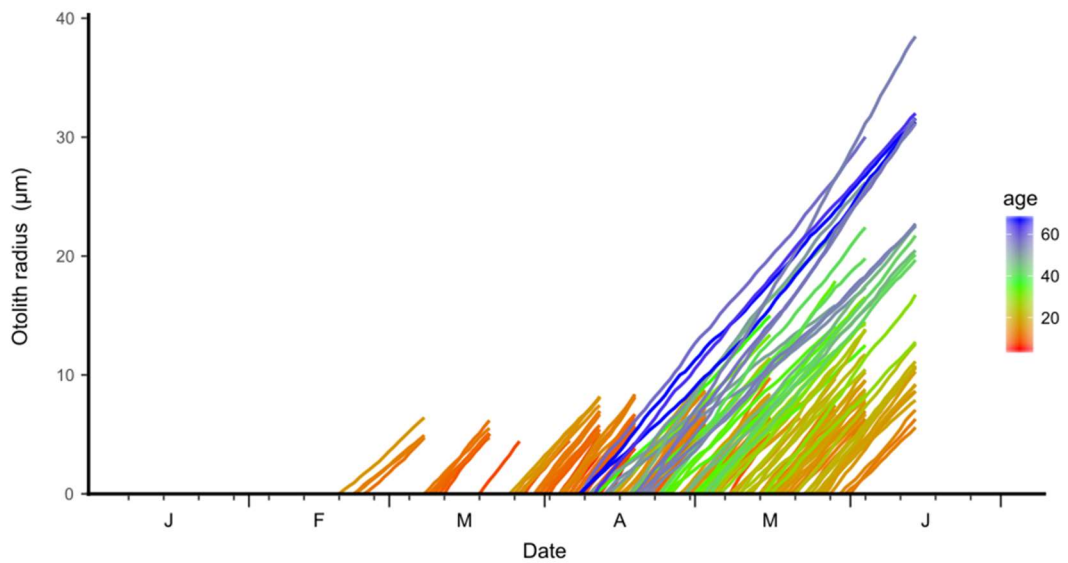


Figure 11. Individual otolith growth trajectory of sand lance larvae through the hatching season.

#### 1.5.6. Food availability

There was not a clear timing each year for a peak productivity of nauplii in the area. Potential prey for sand lance available in the area consist in nauplii stages of three large taxa (*Pseudocalanus* spp., *Calanus* spp. and *Acartia* spp., (Fig. 12) and two smaller taxa (*Microsetella norvegica* and *Oithona* spp.) (Fig. 13). Each year, abundance of large taxa tended to peak earlier in the season than that of the smaller taxa. Therefore, the first peak of abundance of the largest taxa was observed between April and June, depending on the year, while the first peak of the smallest taxa occurred between July and August. Thus, peak productivity of nauplii in the area did not occur during a constant period on an annual basis.

An abundance peak of copepod eggs occurred before that of nauplii, which was observed between April and June (Fig. 14). In some years, only one egg abundance peak was recorded (2011, 2014, 2015), while in other years, up to three distinct peaks were observed (2010, 2013, 2016).

There was high interannual variability in timing, duration and abundance of each food source. For example, in 2006, the highest value in abundance for *Pseudocalanus* spp. was 86 698.7 ind/m<sup>3</sup>, while the highest peak was 5 290.7 ind/m<sup>3</sup> in 2013 (Fig. 12). This represents a difference of up to 16 times among years. Variability also occurred in the duration of prey abundance peaks, which was particularly marked in copepod eggs. For example, in 2012, eggs were presents in the area from February to December, while in 2011, eggs were present only from February to June (Fig. 14).

In 2018, the first and most important copepod egg abundance peak occurred on May 24<sup>th</sup>. The highest abundances of *Calanus* spp. and *Pseudocalanus* spp. nauplii, were respectively observed on June 19<sup>th</sup> and July 30<sup>th</sup>. A peak of abundance was also observed on August 24<sup>th</sup> for *Microsetella norvegica* and *Oithona* spp nauplii.

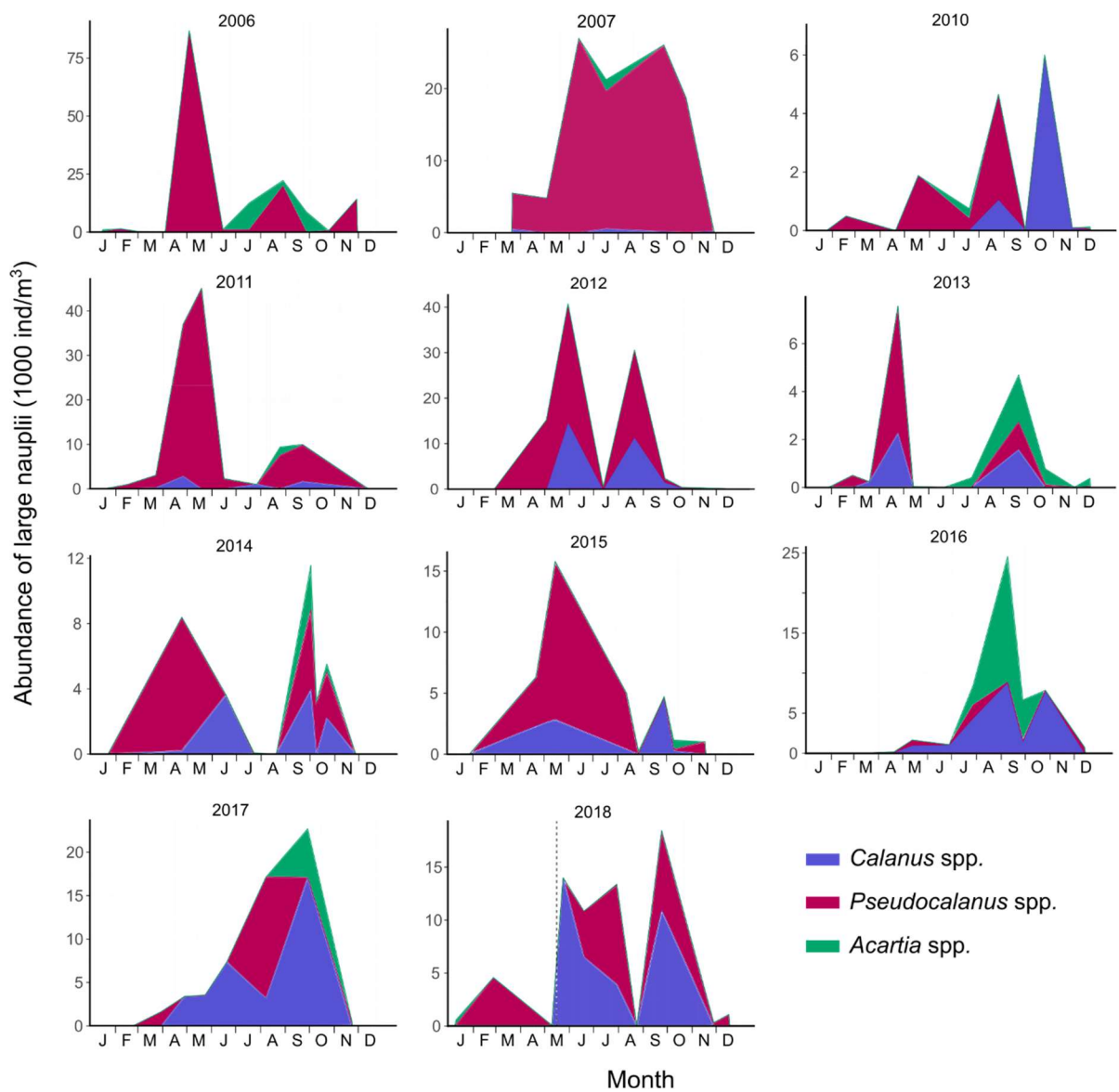


Figure 12. Monthly abundance of *Calanus* spp., *Pseudocalanus* spp. and *Acartia* spp. nauplii from 2006 to 2018. The dashed line in the 2018 graph represents day 136 (May 16<sup>th</sup>). Note that the y-axis differs among graphs.

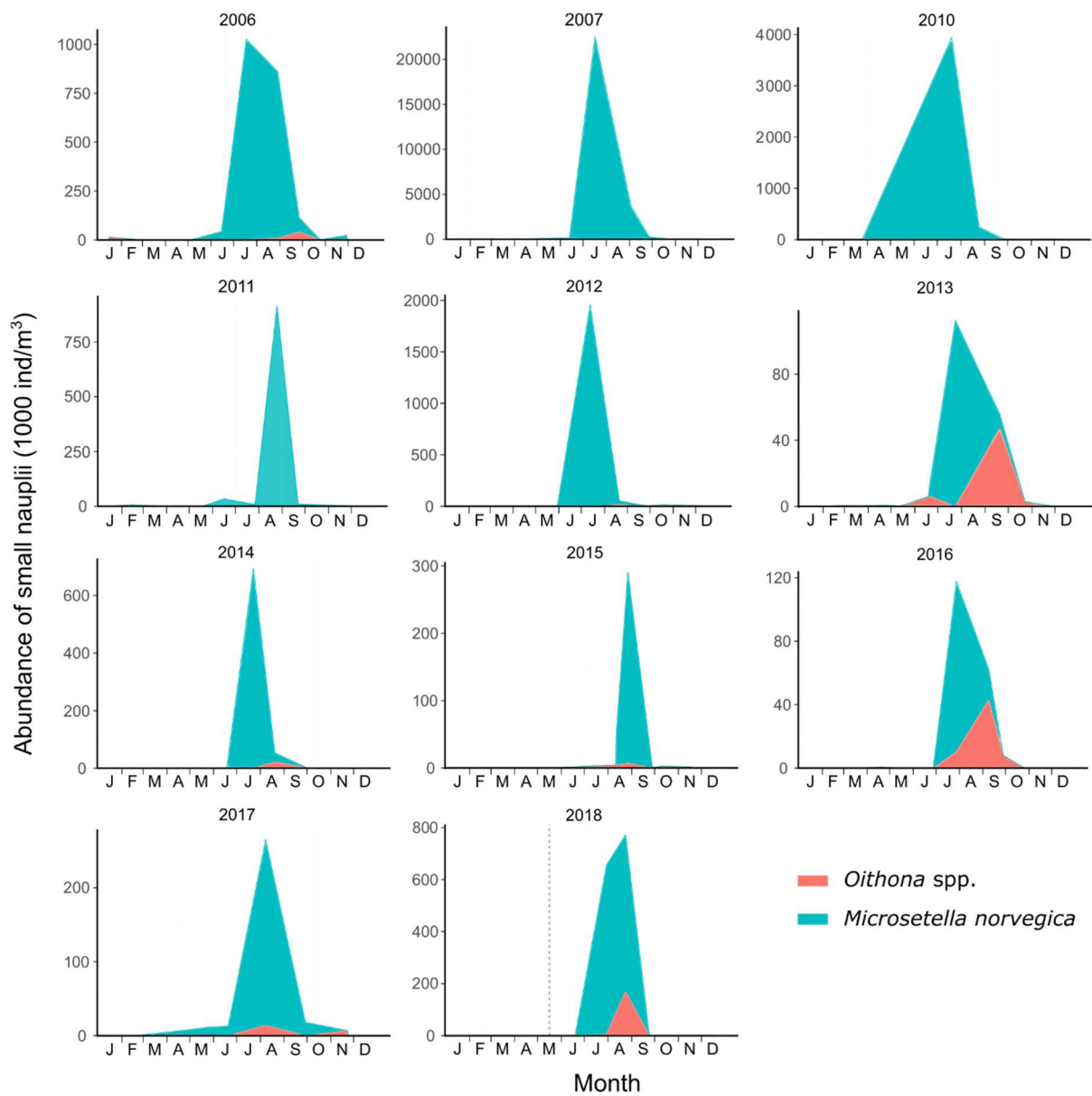


Figure 13. Monthly abundance of *Microsetella norvegica* and *Oithona* spp. nauplii from 2006 to 2018. The dashed line in the 2018 graph represents day 136 (May 16<sup>th</sup>). Note that the y-axis differs among graphs.

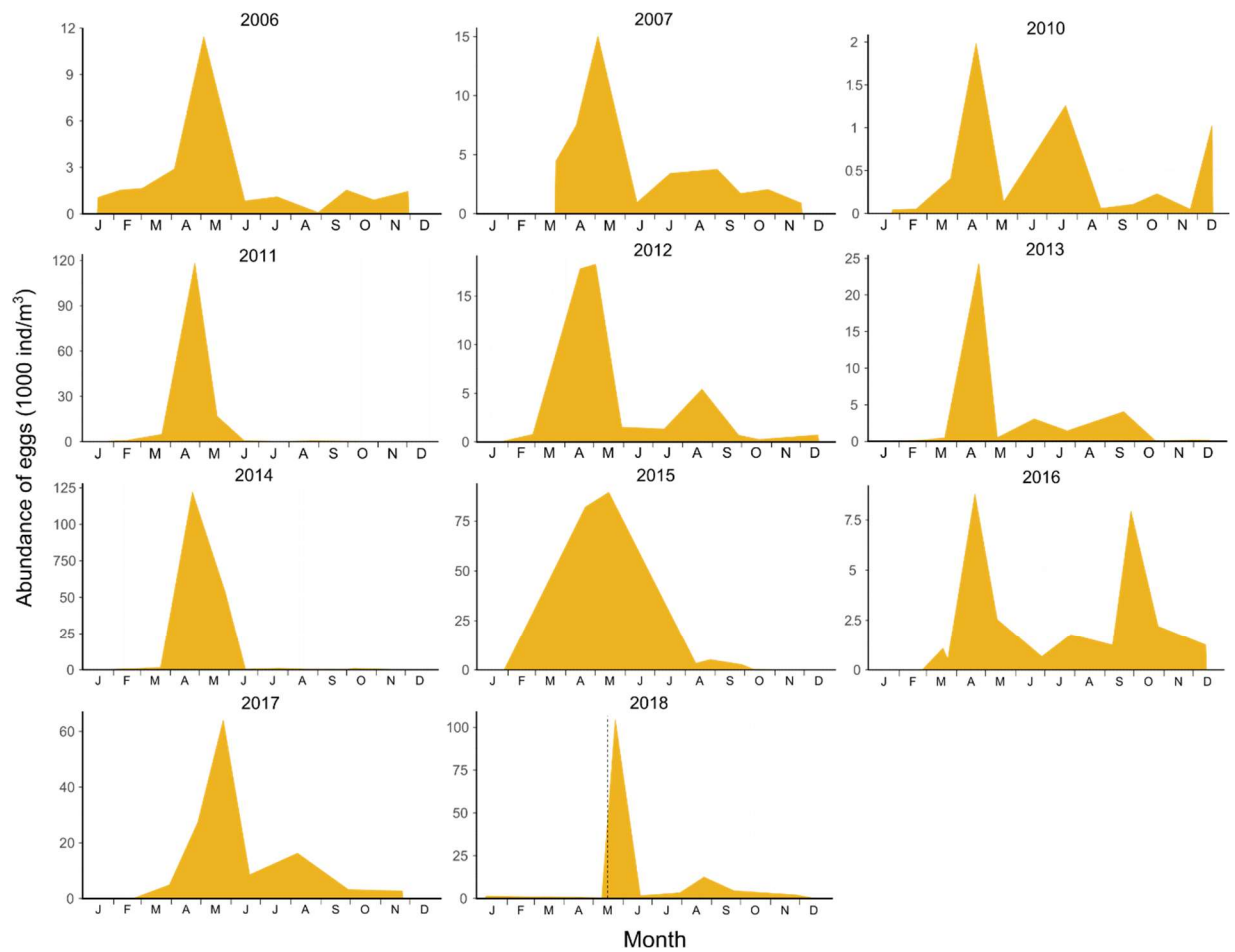


Figure 14. Monthly abundance of eggs from 2005 to 2018. The dashed line in the 2018 graph represents day 136 (May 16<sup>th</sup>). Note that the y-axis differs among graphs.

## 1.6 DISCUSSION

The present study aimed at documenting an entire hatching season of sand lance larvae in the Nuup Kangerlua fjord in West Greenland and help understanding how larval survival in this area could be affected by variations of prey availability. We found that sand lance larvae exhibited an extremely protracted hatching season that could reflect a strategy allowing them to cope with high variability in the timing of prey availability.

### 1.6.1. Hatching season patterns

In forage species, the timing and duration of the hatching season can drive survival potential and recruitment rate (Régnier *et al.*, 2019). The synchrony between the emergence of larvae and that of their prey is critical for ensuring that first-feeding larvae avoid massive starvation mortality (Cushing, 1990). A mismatch of several weeks between the emergence of larvae and the annual bloom of phytoplankton and zooplankton can result in a low larval survival rate and could explain interannual variations in recruitment (Durant *et al.*, 2007). A shorter hatching season can also be more susceptible to a mismatch scenario, especially in the case of a population found in a system exposed to important interannual variability in phenology and intensity of primary and secondary production.

This study focused on a population exhibiting a particularly protracted hatching season. In 2018, larvae hatched during a 5-month period, from February to June. All the larvae collected during this study likely emerged from a single area, given that the availability of sandy bottoms at depths shallower than 100 m, corresponding to the adult habitat (Meyer *et al.*, 1979), is restricted to a small sector located at the mouth of the fjord, the Fyllas sand bank (Danielsen *et al.*, 2016). Therefore, the protracted hatching season is likely not explained by the contributions of several adult patches to the larval pool.

Based on the observed larval frequency distribution through time, there was no evidence that larvae emerged into separate cohorts in 2018. The emergence of sand lance larvae was spread over five months, with the highest hatch frequency on May 3rd, midway through the season, which suggests the occurrence of a single cohort.

Sand lance is known to usually exhibit a protracted hatching season, but, to our knowledge, a 5-month period had not been reported previously. There is evidence of hatching seasons lasting up to three months in other northern hemisphere regions where sand lance populations occur. For example, *Ammodytes marinus* from the east coast of Scotland are characterized by a hatching period of 38 days (Macdonald *et al.*, 2019). Wright and Bailey (1996) also found for the same species in Shetland a maximum of 40 days for the duration of

the hatching season. On the coast of Prince Edward Island, in the Gulf of St. Lawrence, Faber (1976) recorded the presence of larval *Ammodytes americanus* during only one month. In the Beaufort Sea, Falardeau *et al.* (2014) found that the larvae of *Ammodytes hexapterus* hatched for 41 days. The same species in Alaskan waters exhibited a hatching season that could last up to 64 days (Mcgurk & Warburton, 1992). Finally, in Hudson Bay, larvae were found in the system for a 2-month period by Drolet *et al.* (1991) and up to a 3-month period by Ponton *et al.* (1993).

When sand lance eggs hatched in the laboratory under different temperature conditions, the duration of the hatching period is influenced primarily by temperature. Smigielski *et al.* (1984) reported that, in a cold environment (2 °C in their study), hatching was more protracted than in warmer conditions (10 °C). Indeed, they found that larvae in cold conditions hatched over 74 days, whereas larvae in warm conditions hatched over only 30 days. The same pattern was found by Régnier *et al.* (2018), with larvae hatching during 25 days at 6 °C and nine days at 11 °C. This is particularly interesting because the population in this study occurs in Greenland, the northernmost point of the distribution of sand lance in the Northwest Atlantic Ocean. The water temperature registered over six months during the present study remained cold and relatively stable; the coldest temperature registered being -0.8°C and the warmest 1.5°C, with a mean for the entire sampling period of 0.4°C. The average temperature of the study environment was colder than any temperatures previously tested in the laboratory. This could explain why the hatching season was particularly protracted in the present study.

Other forage fish in Arctic systems are characterized by a long hatching season. For example, the Arctic cod (*Boreogadus saida*), the most abundant forage fish in the high Arctic region, can hatch over a 6-month period in the Laptev Sea (Bouchard & Fortier, 2008). Off the coast of Uummannaq, in North-west Greenland, Arctic cod larvae hatch over three and a half months (Bouchard *et al.*, 2021). Capelin is another forage fish that is found in great abundance in Greenland waters and, in Iceland, their larvae hatch over a 5-month period (Olafsdottir & Anderson, 2010; Malanski *et al.*, 2020). These protracted hatching periods are

hypothesized to be a strategy to maximise larval survival and recruitment in an environment with high inter-annual variations in the timing of optimal conditions (Robards *et al.*, 1999). In the case of Arctic cod, this strategy may allow the species to cope with high interannual variations in the timing of sea-ice breakup and prey availability (Fortier *et al.*, 2006; Bouchard & Fortier, 2008). For sand lance in Greenland, since they are not associated with sea ice, this long hatching period could be an asset mainly for coping with the variability in prey availability.

### 1.6.2 Larval mortality patterns

Recruitment variability in fish populations is linked to the mortality of early life stages (mainly eggs and larvae), given that these stages usually undergo the highest mortality rates. In his seminal monograph published in 1914, Johan Hjort presented two main hypotheses to explain how high mortality rates during early life stages can drive variability in recruitment: the ‘critical period’ and the ‘aberrant drift’ hypotheses (Hjort, 1914).

The critical period hypothesis stipulates that the survival of a cohort is determined during early life, specifically during the first-feeding period (Hjort 1914). This is because after yolk absorption, larvae need to find a sufficient amount of food while their capacity to capture prey is limited. When larvae fail to feed sufficiently due to suboptimal environmental conditions, massive mortality can occur, reaching up to 90% over a relatively short period after yolk absorption. In this situation, the number of individuals recruited into a population will be drastically reduced compared to that of a cohort that benefited optimal feeding conditions at the time of yolk absorption. These ideas were developed further with the ‘match/mismatch’ hypothesis (Cushing 1969, 1990). This hypothesis states that the success in larval recruitment is linked to the temporal overlap of larval emergence and the production of their prey. An asynchrony between the emergence of the larvae and the emergence of their prey results in an increased starvation risk. For several fish populations, the interannual variability in timing of peak productivity of zooplankton can explain a concordant variability



in mortality rate in the larval stage (Stenseth & Mysterud, 2002; Beaugrand *et al.*, 2003; Asch *et al.*, 2019).

The aberrant drift hypothesis states that the larvae are particularly susceptible to dispersion by unfavorable currents, because of their poor swimming abilities (Hjort, 1914). The young larvae can be displaced to areas with unfavorable conditions where they will either die or be lost to the stock of origin. Iles and Sinclair (1984) expanded the ‘aberrant drift’ concept with their ‘member/vagrant’ hypothesis, which stipulates that adults tend to spawn in specific retention areas to limit the advection of their eggs and larvae.

Our observations on early sand lance dynamics point towards a possible match-mismatch effect. It is possible to notice in the 2018 cohort that, before May 16<sup>th</sup>, there were no larvae older than 18 days. The fact that no larvae aged older than 18 days were caught before that date, even if hatching started 87 days earlier in the season, could suggest a high mortality rate for those early hatchers. This could mean that before mid-May, the conditions were not optimal for larval survival because of a lack of food. For sand lance larvae, Winslade (1971) stated that the yolk sac is usually fully absorbed within 2 weeks of hatching. This means that after 2 weeks, in a system that lacks food, the larvae would starve to death. In cold waters like those in this study area, the yolk consumption probably takes longer time, which could explain the 18 days maximum surviving age found in the first 3 months of the hatching period. These larvae that hatched early could have experienced a mismatch with the bloom of zooplankton in the system. This is supported by the timing of availability of zooplankton organisms in the system relative to the presence of larvae aged 18 days or older. Indeed, in 2018, the first peak of high abundance of copepod eggs, a common prey item for first-feeding larvae, was recorded on May 24<sup>th</sup>. Individuals that hatched in an environment with high potential prey abundance would have been more likely to survive past the 18 days threshold. We hypothesize that these larvae hatched in synchrony with their prey and survived after their yolk absorption.

It is important to note that other factors could have played a role in the absence of older larvae, for example the occurrence of currents that could have cause larval advection.

In other areas like the North Sea, sand lance larvae can drift up to a thousand kilometers during the larval stage (Proctor *et al.*, 1998) and that drift is an important mechanism of genetic flow among populations. Drift particle models for the West Greenland area showed that advection can occur northwards in our study area, but on relatively small scales (Ribergaard *et al.*, 2004). Particles can travel up to 200 km, but tend to stay close to their release site because of strong eddies that retain larvae over the shallow coastal banks (Ribergaard *et al.*, 2004). Some sand lance larvae could still have drifted northwards from the Fyllas bank to another bank and recruited elsewhere. In this present study, only the GF3 station located at the mouth of the fjord was sampled, so we do not hold data to confirm if and to what extent drift occurred.

### 1.6.3. Variability in prey productivity

The Nuup Kangerlua fjord system exhibits a high interannual variation in the timing and abundance of the prey productivity. Sand lance larvae consume dominantly copepod eggs and nauplii species, preferably *Calanus* spp. (Van Deurs *et al.*, 2009). The availability of their prey does not seem to peak at the same time each year. Between 2005 and 2018, a difference of 5 weeks was observed between the earliest and the latest first peak of eggs recorded. Moreover, egg abundance and the duration of the period during which they occur in this system varies widely among years.

This variability was accentuated with the recorded nauplii abundance. Between 2006 and 2018, a difference of eight weeks could be observed between the earliest and the latest first peak of nauplii abundance for both the large taxa (*Pseudocalanus* spp., *Calanus* spp. and *Acartia* spp.) and the small taxa (*Oithona* spp. and *Microsetella norvegica*). There were differences among years relative to the abundance of the different taxa. Peak abundance of small taxa is generally timed later in the summer than that of large taxa. In 2018, we observed a synchrony between the first abundance peak of eggs and large nauplii, and the presence of larvae older than 18 days. In West Greenland, copepods were prevalent in the gut content of sand lance larvae, which were found to prefer the genus *Calanus* (Simonsen *et al.*, 2006). In

2011, *Ammodytes hexapterus* larvae in the Beaufort Sea positively selected the nauplii of *Calanus* spp. and *Pseudocalanus* spp. but negatively selected those of cyclopoid copepod including *Oithona similis* (Falardeau *et al.*, 2014). The small size of *Oithona* spp. nauplii makes them relatively poor in energy content, which could explain avoidance by larval sand lance. We speculate that feeding solely on *Oithona* spp. and *Microsetella norvegica* nauplii does not provide enough energy to larval sand lance in the Nuup Kangerlua fjord to sustain adequate growth and survival. As suggested by temporal match between the presence of larvae older than 18 d old in our weekly sampling and the emergence of copepods eggs, *Pseudocalanus* spp. and *Calanus* spp. nauplii in the water column, larval sand lance survival may rather depend mainly on these taxa.

#### 1.6.4 Hatching duration

The protracted sand lance hatching season observed in 2018 could reflect a strategy to cope to the high interannual variability in the abundance and timing of potential zooplankton prey in the system. A protracted spawning season would maximise the probabilities that a portion of the annual larval cohort benefits from the timing of preferred prey production, hence favouring their survival. Conversely, a short hatching season would result in higher mismatch probabilities, which in turn could result in complete recruitment failure. It is particularly important for short-lived species like sand lance to avoid consecutive years of recruitment failure, as one-year-old individuals can represent up to 50% of fertile adults (Robards *et al.*, 1999). A year of null recruitment can then drastically reduce the size of a population and its future recruitment potential.

While a protracted hatching period allows the production of a minimum of sand lance each year in an environment where prey abundance is unpredictable, some years will still be more favorable for recruitment than others. Recruitment potential will be determined by prey abundance, the duration of the abundance peak, and the timing of the abundance peak during the season. An ideal scenario could be a high peak of prey abundance occurring early during the season. For example, from the data available in this study, 2011 could be a year with good

potential for recruitment, with a first peak of *Pseudocalanus* spp. nauplii early in the season, and an abundance of nauplii and eggs higher than in other years. An early and abundant bloom of zooplankton would favor the survival of the early hatched larvae, who will then have more time to grow before winter. Early hatched individuals can generally reach a bigger size in early autumn, which increases survival probabilities during their first winter (Hurst, 2007).

## CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif de cette étude était de décrire une saison d'éclosion de larves de lançons dans le fjord Nuup Kangerlua, sur la côte ouest du Groenland. Plus précisément, cette étude s'est penchée sur deux aspects : 1) l'analyse de la durée et des patrons de distribution d'une saison d'éclosion complète durant l'année 2018 et 2) l'analyse des patrons de survie larvaire par l'entremise de la distribution de l'âge des larves capturées durant la saison, et l'influence potentielle de la disponibilité en nourriture sur ceux-ci. Pour ce faire, des larves de lançon ont été échantillonnées à une fréquence hebdomadaire durant une période de 6 mois. Cet échantillonnage était une force de l'étude, étant donné sa durée et sa haute fréquence. Ceci a permis de décrire la saison d'éclosion larvaire de manière précise. En dénombrant les cernes de croissances au niveau des otolithes, l'âge et la date d'éclosion de chaque individu récolté ont pu être obtenues. Les résultats de cette étude ont permis de soulever que les larves de lançon présentaient une saison d'éclosion prolongée, ce qui pourrait être une stratégie pour faire face aux grandes variations interannuelles de la disponibilité des proies des larves.

En effet, une période d'éclosion d'une durée de cinq mois, débutant en février 2018 et se terminant en juin 2018, a été observée dans cette région. Il s'agit d'une période particulièrement longue quand elle est comparée à celle d'autres espèces fourragères du même milieu et aux espèces du même complexe d'espèces retrouvées dans des environnements différents. Nous développons dans cette étude l'hypothèse que la longue période d'éclosion des lançons de la côte ouest du Groenland serait due à l'environnement nordique où évoluent les larves. Ces saisons d'éclosion prolongées pourraient être une stratégie pour faire face à la variabilité annuelle des proies dans le milieu. Il a en effet été possible d'observer des patrons de survie durant la longue saison d'éclosion de 2018 qui peuvent être liés à la disponibilité des ressources dans le fjord Nuup Kangerlua. Nous avons pu soulever que, avant la journée d'échantillonnage du 16 mai, aucune larve âgée de plus de 18 jours n'avait été pêchée, et ce malgré le fait que la saison d'éclosion ait commencée 87 jours plus tôt. Ceci pourrait suggérer un taux de mortalité élevé pour ces larves qui éclosent tôt et signifier que, avant la mi-mai, les jeunes larves meurent probablement de faim après

avoir épuisé leurs réserves vitellines. Cette hypothèse a pu être appuyée par la synchronie entre la présence de larves âgées de plus de 18 jours et l'éclosion de leurs proies de prédilection (œufs et nauplii de copépodes) dans le système. En effet, en 2018, le premier pic de forte abondance d'œufs et de nauplii a été enregistré le 20 mai. Nous émettons l'hypothèse que les larves qui ont éclos en synchronie avec leurs proies peuvent survivre après l'absorption de leur sac vitellin puisqu'elles se retrouvent dans un environnement avec une abondance de ressources. Ces larves ont plus de chances de survivre au-delà du seuil de 18 jours, et de recruter dans la cohorte suivante, que celles qui ont éclos au début de la saison.

Il a également été trouvé dans cette étude que le fjord Nuup Kangerlua est un milieu qui présente une grande variation interannuelle au niveau de l'abondance et de la phénologie des proies des larves de lançon. Nous proposons que la longue saison d'éclosion observée en 2018 serait une stratégie chez le lançon pour faire face à un système imprévisible. En étalant l'effort d'éclosion sur plusieurs mois, ceci limite la possibilité d'être en complète asynchronie avec l'éclosion de leurs proies et permet d'éviter un échec de recrutement complet. Pour des espèces de poissons à courte longévité où les recrues peuvent représenter jusqu'à 50% des adultes féconds l'année suivante (Robards *et al.*, 1999), il est particulièrement important d'assurer un minimum de succès de recrutement.

Les populations de lançons retrouvées dans les eaux côtières du Groenland méritent de plus amples études. En effet, il s'agit du poisson fourrage le plus abondant dans ce milieu, il occupe donc un rôle essentiel dans cet écosystème. Il est une proie pour la morue, pour le saumon et pour des espèces d'oiseaux marins, de phoques et de cétacés (Mosbech *et al.*, 1996). La présente étude a permis d'apporter plus de connaissances au niveau des dynamiques larvaires du lançon de cette région. Il existe cependant des limitations qu'il est important de soulever.

Dans le cadre de cette étude, les otolithes ont été utilisés afin de connaître l'âge et la date d'éclosion des larves. Il est important de mentionner qu'il avait aussi été tenté d'utiliser les otolithes afin d'étudier les trajectoires de croissance de chaque individu. Cependant, cet aspect n'a pas porté fruit puisqu'il n'a pas été possible d'établir un lien entre la taille des

individus et le rayon de leur otolithe. Gibb *et al.* (2020) ont trouvé que la température et la durée d'incubation des larves avaient un fort impact sur la taille des otolithes. Pour un poisson avec une période d'éclosion aussi longue et variable que le lançon, ces deux facteurs peuvent grandement varier et sont difficiles à prendre en compte chez des larves récoltées *in situ* (Pepin *et al.*, 2001; Gibb *et al.*, 2020). Ces auteurs indiquent donc que l'utilisation d'otolithes chez les larves de lançon peut s'avérer ardue. Il est important de se pencher sur les facteurs influençant la croissance otolithique du lançon et de confirmer qu'il existe une relation entre la croissance otolithique et somatique. En étudiant ces aspects en laboratoire, ceci permettra de s'assurer que les otolithes de larves de lançon peuvent être des outils fiables pour étudier la croissance sur des individus récoltés en milieu naturel. Il est en effet possible de faire éclore des lançons en laboratoire (Regnier *et al.*, 2018). Pour mesurer par exemple l'effet de la température sur la croissance otolithique et sur la relation de celle-ci avec la croissance somatique, des larves peuvent être exposées à des conditions de température différentes dès l'éclosion. Le taux de croissance somatique peut ensuite être estimé en prélevant des larves à chaque jour ou à chaque semaine (Smigielski *et al.*, 1984) et en les mesurant jusqu'à l'atteinte de la métamorphose. Le taux de croissance peut être estimé par la relation entre l'âge et la longueur standard (Smigielski *et al.*, 1984). La croissance otolithique peut quant à elle être calculée en mesurant la largeur des cernes de croissance.

Cette étude, pour des raisons logistiques, s'est concentrée sur une seule station d'échantillonnage, la station GF3. Cette station est située à quelques kilomètres de Nuuk et est ainsi facile à visiter. Grâce à cette situation géographique, des monitorages sont effectués à cette station depuis plusieurs années (Topp-Jørgensen *et al.*, 2017), ce qui a permis de fournir des données supplémentaires sur le zooplancton. De plus, puisqu'elle est située à l'embouchure du fjord, il est possible de visiter cette station à bord d'un petit navire, ce qui aurait été impossible pour une station située dans l'océan. Ceci apporte cependant une limitation qui a été abordée dans la discussion de cette étude, c'est-à-dire l'absence d'autres stations d'échantillonnage situées ailleurs dans le fjord ou à l'extérieur du fjord. Pour enrichir les connaissances sur cette population, de futurs travaux exécutés sur le banc Fyllas permettraient d'obtenir une meilleure compréhension des dynamiques larvaires. En effet, il

a déjà été trouvé qu'il existe une plus grande concentration de larves de lançons au centre des bancs de sable peu profonds dans cette région (Pedersen *et al.*, 2005; Stenberg, 2007). Pour les adultes, ce banc est un lieu d'établissement idéal à utiliser pour s'enfouir étant donné sa profondeur. Le banc Fyllas est donc probablement l'environnement d'où éclosent les larves. Reproduire un échantillonnage pour récolter des larves du banc Fyllas permettrait de pêcher une plus grande quantité de larves, et des larves provenant directement du milieu où elles ont éclos. Idéalement, cet échantillonnage se déroulerait à plusieurs moments du début à la fin de la saison d'éclosion et visiterait à chaque fois plusieurs stations organisées en transect traversant le banc, ce qui permettrait d'échantillonner les marges et le centre du banc Fyllas.

Il serait en revanche difficile pour un tel échantillonnage de respecter la même méthodologie que cette présente étude, c'est-à-dire de visiter la station d'échantillonnage à une fréquence hebdomadaire, étant donné que le banc Fyllas se situe dans l'océan ouvert et est ainsi plus difficilement accessible par un petit navire. Il existe cependant une solution plus réaliste. L'institut groenlandais des ressources naturelles (Pinngoritaleriffik), avec le programme GEM (Greenland Ecosystem Monitoring), échantillonne chaque année depuis 2005 des stations sur le banc Fyllas (Topp-Jørgensen *et al.*, 2015) à bord d'un plus gros navire (RV Sanna). Au mois de mai de chaque année, un transect d'ouest en est se déroule sur le banc, et le fjord est échantillonné de l'embouchure jusqu'au glacier. De nombreuses données sont récoltées, dont l'ichtyoplancton. Il serait simple et occasionnerait peu de coûts d'ajouter à ce monitoring un aspect de récolte d'otolithes afin d'étudier les patrons d'éclosion des larves provenant d'autres stations que la station GF3. Pour ce faire, il faudra que les protocoles de conservation de larves de poissons soient légèrement modifiés au sein du programme GEM. Présentement, les larves sont conservées dans une solution de formaldéhyde, ce qui dégrade les otolithes. En conservant les larves dans une solution d'éthanol, cette dégradation est évitée et les otolithes peuvent être utilisés. Ceci ouvrirait la possibilité d'étudier plus amplement les patrons d'éclosion larvaire grâce à l'utilisation des otolithes de larves provenant du banc Fyllas et même de différentes stations situées dans le fjord.



Aussi, une autre limitation provient du fait que notre étude s'est déroulée sur une seule année, en 2018. Afin de mieux comprendre les patrons d'éclosion qui ont été soulevés dans cette étude, il serait pertinent de continuer cet échantillonnage de larves de lançon sur plusieurs années. Un de ces patrons est la durée particulièrement prolongée de la saison d'éclosion dans le fjord Nuup Kangerlua. Il s'agirait, selon nos connaissances, de la plus longue saison d'éclosion enregistrée chez le lançon. Nous avons proposé que cette longue saison serait liée à la température froide des eaux où éclosent les larves. En répliquant l'échantillonnage de larves et la prise de la température de l'eau sur plusieurs années, il serait possible d'analyser les durées des saisons d'éclosion et de confirmer ou infirmer la relation de la durée de la saison avec la température. Un autre patron soulevé dans notre étude est la mortalité en début de saison due potentiellement à un manque de ressources. Nous avons en effet pu établir qu'en 2018 il existe une synchronie entre l'arrivée des ressources dans le milieu et la présence de larves survivant plus de 18 jours. En étudiant sur plusieurs années les patrons de survie larvaire, il deviendrait possible de confirmer que l'abondance et le moment de l'arrivée de nourriture sont limitants pour la survie des larves de lançon. Il est cependant nécessaire de répliquer cet échantillonnage afin d'obtenir plus de données sur cet environnement à forte variabilité interannuelle. Concernant cet aspect de l'étude, il est également important d'enrichir les connaissances sur l'alimentation des larves de lançon dans cette région. À l'aide des larves récoltées lors du programme de monitoring GEM, les contenus stomacaux pourraient être analysés afin d'obtenir des informations sur la composition du régime alimentaire. Des analyses plus poussées, comme le calcul de l'indice de Chesson, qui compare la proportion d'une proie retrouvée dans les estomacs des larves avec la proportion que cette proie occupe dans le plancton, peuvent être également permettre de connaître quelles proies sont sélectionnées par les larves de lançons.

De plus, un ajout à l'échantillonnage du GEM pourrait permettre d'apporter des connaissances sur l'advection de larves au nord du banc Fyllas. En effet, en ajoutant un transect sud-nord au transect est-ouest déjà existant, les périphéries et le centre du banc seraient échantillonnés et ceci pourrait apporter des connaissances sur les phénomènes de rétention (Ribergaard *et al.*, 2004) sur les larves de lançons de cette région. Il serait ainsi

possible d'étudier si des larves sont retrouvées en périphérie du banc et perdues par advection en comparant les concentrations de larves pêchées entre le milieu et le nord du banc. Chez le lançon, les larves sont le seul stade entièrement pélagique et qui ne présente pas de fidélité à son habitat. Les échanges génétiques et la colonisation de nouvel environnement se font donc principalement par les déplacements larvaires (Christensen *et al.*, 2008; Jensen *et al.*, 2011). Sans aucune connectivité, la diversité génétique reste faible entre chacun des agrégats d'adultes et les populations deviennent plus à risque face aux stress (Jensen *et al.*, 2011).



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abookire, A. A. et Piatt, J. F. (2005). Oceanographic conditions structure forage fishes into lipid-rich and lipid-poor communities in lower Cook Inlet, Alaska, USA. *Mar Ecol Prog Ser*, 287: 229–240.
- Alder, J., Campbell, B., Karouzi, V., Kaschner, K. et Pauly D. (2008). Forage Fish: From Ecosystems to Markets. *Annu Rev Environ Resour*, 33: 153–166. doi: 10.1146/annurev.environ.33.020807.143204
- Anderson, J. T. (1988). A review of Size Dependent Survival During Pre-Recruit Stages of Fishes in Relation to Recruitment. *J Northw Atl Fish Sci*, 8: 55–66.
- Arendt, K. E., Nielsen, T. G., Rysgaard, S. et Tønnesson, K. (2010). Differences in plankton community structure along the Godthåbsfjord, from the Greenland Ice Sheet to offshore waters. *Mar Ecol Prog Ser*, 401: 49–62. doi: 10.3354/meps08368.
- Arendt, K. E., Juul-Pedersen, T., Mortensen, J., Blicher, M. E. et Rysgaard, S. (2013). A 5-year study of seasonal patterns in mesozooplankton community structure in a sub-Arctic fjord reveals dominance of *Microsetella norvegica* (Crustacea, Copepoda). *J Plankton Res* 35(1): 105–120. doi: 10.1093/plankt/fbs087.
- Arnott, S. A. et Ruxton, G. D. (2002). Sandeel recruitment in the North Sea: Demographic, climatic and trophic effects. *Mar Ecol Prog Ser*, 238: 199–210. doi: 10.3354/meps238199.
- Arrigo, K. R., van Dijken, G. L., Castelao, R. M., Luo, H., Rennermalm, Å. K., Tedesco, M., Mote, T. L., Oliver, H. et Yager, P. L. (2017). Melting glaciers stimulate large summer phytoplankton blooms in south-west Greenland waters. *Geophys Res Lett*, 44: 6278–6285. doi: 10.1002/2017GL073583.
- Asch, R. G., Stock, C. A. et Sarmiento, J. L. (2019). Climate change impacts on mismatches between phytoplankton blooms and fish spawning phenology. *Glob Change Biol*, 25: 2544–2559. doi: 10.1111/gcb.14650.
- Bakun, A., Babcock, E. A., Lluch-Cota, S. E., Santora, C. et Salvadeo, C. J. (2010) Issues of ecosystem-based management of forage fisheries in “open” non-stationary ecosystems : the example of the sardine fishery in the Gulf of California. *Rev Fish Biol Fish*, 20: 9–29. doi: 10.1007/s11160-009-9118-1.
- Beaugrand, G., Brander, K. M., Lindley, J. A., Souissi, S. et Reid, P. C. (2003) Plankton

- effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, 426: 661–664.
- Behrens, J. W., Stahl, H. J., Steffensen, J. F. et Glud, R. N. (2007) Oxygen dynamics around buried lesser sandeels *Ammodytes tobianus* (Linnaeus 1785): mode of ventilation and oxygen requirements. *J Exp Biol*, 210: 1006–1014. doi: 10.1242/jeb.000570.
- Behrens, J. W., Ærtebjerg, G., Petersen, J. K. et Carstensen, J. (2009) Oxygen deficiency impacts on burying habitats for lesser sandeel, *Ammodytes tobianus*, in the inner Danish waters. *Can J Fish Aquat Sci*, 66: 883–895. doi: 10.1139/F09-046.
- Boertmann, D., Lyngs, P., Merkel, F. R. et Mosbech, A. *et al.* (2004) The significance of South-west Greenland as winter quarters for seabirds, *Bird Conserv Int*, 14: 87–112. doi: 10.1017/S0959270904000127.
- Boertmann, D., Mosbech, A., Schiedek, D. et Dünweber, M. (2013) *Disko West. A strategic environmental impact assessment of hydrocarbon activities*. Aarhus University, 306 pp. Scientific Report from DCE – Danish Centre for Environment and Energy No. 71.
- Bouchard, C., Charbogne, A., Baumgartner, F. et Maes, S. M. (2021) West Greenland ichthyoplankton and how melting glaciers could allow Arctic cod larvae to survive extreme summer temperatures, *Arctic Science*, 7: 217–239. doi: 10.1139/as-2020-0019
- Bouchard, C. et Fortier, L. (2008) Effects of polynyas on the hatching season, early growth and survival of polar cod *Boreogadus saida* in the Laptev Sea, *Mar Ecol Prog Ser*, 355: 247–256. doi: 10.3354/meps07335.
- Brêthes, J.-C. F., Saint-Pierre, R. et Desrosiers, G. (1992) Growth and sexual maturation of the American sand lance (*Ammodytes americanus* Dekay) off the north shore of the Gulf of St. Lawrence. *J Northw Atl Fish Sci*, 12: 41–48.
- Buch, E., Pederen, S. A. et Ribergaard, M. H. (2004) Ecosystem Variability in West Greenland Waters. *J Northw Atl Fish Sci*, 34: 13-28. doi: 10.2960/J.v34.m479.
- Campana, S. E. (1999) Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Mar Ecol Prog Ser*, 188: 263–297.
- Campana, S. E. et Neilson, J. D. (1985) Microstructure of Fish Otoliths. *Can J Fish Aquat Sci*, 42: 1014–1032.
- Carroll, M. J., Bolton, M., Owen, E., Anderson, G. Q. A. Mackley, E. K., Dunn, E. K. et Furness, R. W. (2017) Kittiwake breeding success in the southern North Sea correlates with prior sandeel fishing mortality, *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst*, 27(6): 1164-1175. doi: 10.1002/aqc.2780.
- Christensen, A., Jensen, H., Mosegaard, H., St. John, M., et Schrum, C. (2008) Sandeel

(*Ammodytes marinus*) larval transport patterns in the North Sea from an individual-based hydrodynamic egg and larval model. *Can J Fish Aquat Sci*, 65(7): 1498–1511. doi: 10.1139/F08-073.

Cushing, D. H. (1969) The regularity of the spawning season of some fishes. *J Cons Int Explor Mer*, 33: 81–92.

Cushing, D. H. (1990) Plankton Production and Year-class Strength in Fish Populations : an Update of the Match/Mismatch Hypothesis. *Adv Mar Biol*, 26: 249–293.

Danielsen, N. S. T., Hedeholm, R. B. et Grønkjær, P. (2016) Seasonal changes in diet and lipid content of northern sand lance *Ammodytes dubius* on fyllas bank, West Greenland. *Mar Ecol Prog Ser*, 558: 97–113. doi: 10.3354/meps11859.

Drolet, R., Fortier, L., Ponton, D. et Gilbert, M. (1991) Production of fish larvae and their prey in subarctic southeastern Hudson Bay. *Mar Ecol Prog Ser*, 77: 105-118.

Durant, J. M., Hjermann, D. Ø., Ottersen, G., et Stenseth, N. C. (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim Res*, 33(3): 271–283.

Eigaard, O. R., van Deurs, M., Behrens, J. W., Bekkevold, D., Brander, K., Plambech, M., Plet-Hansen, K. S. et Mosegaard, H. (2014) Prey or predator - Expanding the food web role of sandeel *Ammodytes marinus*. *Mar Ecol Prog Ser*, 516: 267–273. doi: 10.3354/meps11064.

Engelhard, G. H., van der Kooij, J., Bell, E. D., Pinnegar, J. K., Blanchard, J. L., Mackinson, S., et Righton, D. A. (2008) Fishing mortality versus natural predation on diurnally migrating sandeels *Ammodytes marinus*. *Mar Ecol Prog Ser*, 369: 213–227. doi: 10.3354/meps07575.

Faber, D.J. (1976). Hypo-neustonic fish larvae in the Northumberland Strait, Canada during summer 1962. *J Fish Res Board Can.* 33(5): 1167-1174.

Falardeau, M., Robert, D. et Fortier, L. (2014) Could the planktonic stages of polar cod and Pacific sand lance compete for food in the warming Beaufort Sea? *ICES J Mar Sci*, 71(7): 1956–1965. doi: 10.1093/icesjms/fst048.

Fortier, L., Sirois, P., Michaud, J., et Barber, D. (2006) Survival of Arctic cod larvae (*Boreogadus saida*) in relation to sea ice and temperature in the Northeast Water Polynya (Greenland Sea). *Can J Fish Aquat Sci*, 63(7): 1608–1616. doi: 10.1139/F06-064.

Frederiksen, M., Edwards, M., Richardson, A. J., Halliday, N. C., et Wanless, S. (2006) From plankton to top predators : bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *J Anim Ecol*, 75(6): 1259–1268. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01148.x.

Garde, E. (2013) *Rapid assessment of circum-Arctic ecosystem resilience (RACER): The west*

*Greenland shelf*. World Wildlife Fund. [www.wwf.dk/arktis](http://www.wwf.dk/arktis)

Gibb, F. M., Régnier, T., Donald, K., et Wright, P. J. (2017) Connectivity in the early life history of sandeel inferred from otolith microchemistry. *J Sea Res*, 119: 8–16. doi: 10.1016/j.seares.2016.10.003.

Gibb, F. M., Régnier, T. et Wright, P. J. (2020) Inferring early larval traits from otolith microstructure in the sandeel. *J Sea Res*. 158: 101872. doi: 10.1016/j.seares.2020.101872.

Green, E. (2017) A literature review of the lesser (Raitt's) sandeel *Ammodytes marinus* in European waters. *Royal Society for the Protection of Birds*. doi: 10.13140/RG.2.2.13655.57761

Gurkan, Z., Christensen, A., van Deurs, M., et Mosegaard, H. (2012) Growth and survival of larval and early juvenile Lesser Sandeel in patchy prey field in the North Sea: An examination using individual-based modeling. *Ecol Model*, 232: 78–90. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2012.02.021.

Heide-Jørgensen, M. P., Laidre, K. L., Logsdon, M. L., et Nielsen, T. G. (2007) Springtime coupling between chlorophyll a, sea ice and sea surface temperature in Disko Bay, West Greenland. *Prog Oceanogr*, 73(1): 79–95. doi: 10.1016/j.pocean.2007.01.006.

Heide-Jørgensen, M. P., Laidre, K. L., Hansen, R. G., Burt, M. L., Simon, M., Borchers, D. L., Hansen, J., Harding, K., Rasmussen, M., Dietz, R. et Teilmann, J. (2012) Rate of increase and current abundance of humpback whales in West Greenland. *J Cetacean Res Manage*, 12(1): 1–14.

Hjort, J., (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp P.-V. Réun Cons Int Explo Mer*, 20: 1-228

Houde, E. D. (2002) 2002. Mortality. dans: Fishery science. The unique contributions of early life stages. L. A. Fuiman et R. G. Werner (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, p. 64–87.

Houde, E. D. (2008) Emerging from Hjort's shadow. *J Northw Atl Fish Sci*, 41: 53–70. doi: 10.2960/J.v41.m634.

Houde, E. D. (2009) Recruitment Variability. dans : Reproductive biology of fishes: Implications for assessment and management. T. Jakobsen, M. Fogarty, B. A. Megrey et E. Moksness (eds.). Wiley-Blackwell, Oxford, p. 91-171.

Howells, R., Burthe, S. J., Green, J. A., Harris, M. P., Newell, M. A., Butler, A., Johns, D. G., Carnell, E. J., Wanless, S. et Daunt, F. (2017) From days to decades: short- and long-term variation in environmental conditions affect offspring diet composition of a marine top predator. *Mar Ecol Prog Ser*, 583: 227–242. doi: 10.3354/meps12343.

- Hurst, T. P. (2007) Causes and consequences of winter mortality in fishes. *J Fish Biol*, 71: 315–345. doi: 10.1111/j.1095-8649.2007.01596.x.
- Iles, T. D. et Sinclair, M. (1982). Atlantic herring: stock discreteness and abundance. *Science*, 215: 627-633.
- Jensen, H., Rindorf, A., Wright, P. J., et Mosegaard, H. (2011) Inferring the location and scale of mixing between habitat areas of lesser sandeel through information from the fishery. *ICES J Mar Sci*, 68(1): 43–51. doi: 10.1093/icesjms/fsq154.
- Jensen, H., Wright, P. J. et Munk, P. (2003) Vertical distribution of pre-settled sandeel (*Ammodytes marinus*) in the North Sea in relation to size and environmental variables. *ICES J Mar Sci*, 60(6): 1342–1351. doi: 10.1016/S1054.
- Juul-Pedersen, T., Arendt, K. E., Mortensen, J., Blicher, M. E., Søgaard, D. H., et Rysgaard, S. (2015) Seasonal and interannual phytoplankton production in a sub-Arctic tidewater outlet glacier fjord, SW Greenland. *Mar Ecol Prog Ser* 524: 27–38. doi: 10.3354/meps11174.
- Litzow, M. A., Piatt, J. F., Prichard, A. K., et Roby, D. D. (2002) Response of pigeon guillemots to variable abundance of high-lipid and low-lipid prey. *Oecologia*, 132(2): 286–295. doi: 10.1007/s00442-002-0945-1.
- Lynam, C. P., Halliday, N. C., Höffle, H., Wright, P. J., van Damme, C. J., Edwards, M. et Pitois, S. G. (2013) Spatial patterns and trends in abundance of larval sandeels in the North Sea: 1950-2005. *ICES J Mar Sci*, 70(3): 540–553.
- Lynam, C. P., Llope, M., Möllmann, C., Helaouët, P., Bayliss-Brown, G. A. et Stenseth, N. C. (2017) Interaction between top-down and bottom-up control in marine food webs. *PNAS*, 114(8): 1952–1957. doi: 10.1073/pnas.1621037114.
- Macdonald, A., Speirs, D. C., Greenstreet, S. P., Boulcott, P. et Heath, M. R. (2019) Trends in sandeel growth and abundance off the east coast of Scotland. *Front Mar Sci*, 6: 201. doi: 10.3389/fmars.2019.00201.
- Malanski, E., Munk, P., Swalethorp, R. et Nielsen, T. G. (2020) Science Early life characteristics of capelin (*Mallotus villosus*) in the subarctic-arctic transition zone. *Estuar Coast Shelf Sci*, 240: 106787. doi: 10.1016/j.ecss.2020.106787.
- Mcgurk, M. D. et Warburton, H. D. (1992) Pacific sand lance of the Port Moller estuary, southeastern Bering Sea : an estuarine-dependent early life history. *Fish Oceanogr*, 1(4): 306–320.
- Meire, L., Mortensen, J., Meire, P., Juul-Pedersen, T., Sejr, M. K., Rysgaard, S., Nygaard, R., Huybrechts, P. et Meysman, F. J. (2017) Marine-terminating glaciers sustain high productivity in Greenland fjords. *Glob Change Biol*, 23: 5344–5357. doi:



10.1111/gcb.13801.

Merkel, F. R., Johansen, K. L., Nielsen, R. D., Petersen, I. K., Sterup, J. et Mosbech, A. (2019) Wintering seabirds in south-west Greenland, 2017. *Polar Res*, 38: 3462. doi: 10.33265/polar.v38.3462.

Meyer, T. L., Cooper, R. A. et Langton, R. W. (1979) Relative abundance, behavior, and food habits of the American sand lance, *Ammodytes americanus*, from the Gulf of Maine. *Fish Bull*, 77(1): 243–253.

Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A. et Marschall, E. A. (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes: Toward a conceptual framework. *Can J Fish Aquat Sci*, 45(9): 1657–1670. doi: 10.1139/f88-197.

Mitchell, A., McCarthy, E. et Verspoor, E. (1998) Discrimination of the North Atlantic lesser sandeels *Ammodytes marinus*, *A. tobianus*, *A. dubius* and *Gymnammodytes semisquamatus* by mitochondrial DNA restriction fragment patterns. *Fish Res*, 36(1): 61–65. doi: 10.1016/S0165-7836(98)00081-2.

Mitsuzawa, A., Miyamoto, H. et Ueda, H. (2018) Feeding selectivity of early-stage fish larvae on the nauplii and eggs of different copepod species. *Plankton Benthos Res*, 12(2): 115–122. doi: 10.3800/pbr.12.115.

Møller, E. F., Nielsen, T. G. et Richardson, K. (2006) The zooplankton community in the Greenland Sea: Composition and role in carbon turnover. *Deep Sea Res I*, 53(1) 76–93. doi: 10.1016/j.dsr.2005.09.007.

Monteleone, D. M. et Peterson, W. T. (1986) Feeding ecology of American sand lance *Ammodytes americanus* larvae from Long Island Sound. *Mar Ecol Prog Ser*, 30: 133–143. doi: 10.3354/meps030133.

Morales-Nin, B. (2000) Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. *Fish Res*, 46(1–3): 53–67. doi: 10.1016/S0165-7836(00)00133-8.

Mosbech, A., Dietz, R., Boertmann, D. et Johansen, P. (1996) Oil exploration in the Fylla Area. An initial assessment of potential environmental impacts. National Environmental Research Institute, Denmark. 92 pp. NERI Technical Report, no.156.

Nelson, G. A. et Ross, M. R. (1991) Biology and population changes of northern sand lance (*Ammodytes dubius*) from the Gulf of Maine to the Middle Atlantic Bight. *J Northw Atl Fish Sci*, 11: 11–27. doi: 10.2960/J.v11.a2.

Nizinski, M. S., Collette, B. B. et Washington, B. B. (1990) Separation of Two Species of Sand Lances, *Ammodytes Americanus* and *Ammodytes Dubius*, in the Western North Atlantic. *Fish Bull*, 88(2): 241–255.

- Olafsdottir, A. H. et Anderson, J. T. (2010) Growth and survival of Icelandic capelin *Mallotus villosus* larvae. *Mar Ecol Prog Ser*, 403: 231–241. doi: 10.3354/meps08435.
- Pannella, G. (1971) Fish otoliths: daily layers and periodical patterns. *Science*, 173: 1124–1127. doi:10.1126/science.173.4002.1124
- Pedersen, S. A., Ribergaard, M. H. et Simonsen, C. S. (2005) Micro- and mesozooplankton in South-west Greenland waters in relation to environmental factors. *J Mar Syst*, 56(1-2): 85–112. doi: 10.1016/j.jmarsys.2004.11.004.
- Pepin, P., Dower, J. F. et Benoît, H. P. (2001) The role of measurement error on the interpretation of otolith increment width in the study of growth in larval fish. *Can J Fish Aquat Sci*, 58(11): 2204–2212. doi: 10.1139/cjfas-58-11-2204.
- Pikitch, E. K., Rountos, K. J., Essington, T. E., Santora, C., Pauly, D., Watson, R., ... Munch, S. B. (2014) The global contribution of forage fish to marine fisheries and ecosystems. *Fish Fish*, 15(1): 43–64. doi: 10.1111/faf.12004.
- Pinto, J. M. (1984) Laboratory spawning of *Ammodytes hexapterus* from the Pacific coast of North America with a description of its eggs and early larvae. *Ichthyol Herpetol*, 1984(1): 242–244.
- Ponton, D., Gagné, J. A. et Fortier, L. (1993) Production and dispersion of freshwater, anadromous, and marine fish larvae in and around a river plume in subarctic Hudson Bay, Canada. *Polar Biol*, 13: 321-331.
- Proctor, R., Wright, P. J. et Everitt, A. (1998) Modelling the transport of larval sandeels on the north-west European shelf. *Fish Oceanogr*, 7(3-4): 347–354.
- Reay, P. (1970) Synopsis of the biological data on North Atlantic sand eels of the genus *Ammodytes*. *FAO Fish Synops*, 82: 50pp.
- Régnier, T., Gibb, F. M., et Wright, P. J. (2018). Temperature effects on egg development and larval condition in the lesser sandeel, *Ammodytes marinus*. *J Sea Res*, 134: 34-41. doi: 10.1016/j.seares.2018.01.003
- Régnier, T., Gibb, F. M. et Wright, P. J. (2019) Understanding temperature effects on recruitment in the context of trophic mismatch. *Sci Rep*, 9: 1-13. doi: 10.1038/s41598-019-51296-5.
- Ribergaard, M. H., Pedersen, S. A., Ådlandsvik, B., et Kliem, N. (2004) Modelling the ocean circulation on the West Greenland shelf with special emphasis on northern shrimp recruitment. *Cont Shelf Res*, 24(13-14): 1505–1519. doi: 10.1016/j.csr.2004.05.011.
- Rigét, F., Møller, P., Dietz, R., Nielsen, T. G., Asmund, G., Strand, J., Larsen, M. M. et

- Hobson, K. A. (2007) Transfer of mercury in the marine food web of West Greenland. *J Environ Monit*, 9(8): 877–883. doi: 10.1039/b704796g.
- Robards, M. D., Willson, M. F., Armstrong, R. H., et Piatt, J. F. (1999) Sand lance: a review of biology and predator relations and annotated bibliography. Res. Pap. PNW-RP-521. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific North-west Research Station. 327 p.
- Robards, M. D., Piatt, J. F. et Rose, G. A. (1999) Maturation, fecundity, and intertidal spawning of Pacific sand lance in the northern Gulf of Alaska. *J Fish Biol*, 54(5): 1050–1068.
- Ryland, J. S. (1964) The Feeding of Plaice and Sand-Eel Larvae in the Southern North Sea. *J Mar Biol Ass UK*, 44: 343–364.
- Scott, J. S. (1973) Food and inferred feeding behavior of Northern sand lance (*Ammodytes dubius*). *J Fish Res Board Can*, 30(3): 451–454. doi: 10.1139/f73-075.
- Simonsen, C. S., Munk, P., Folkvord, A., et Pedersen, S. A. (2006) Feeding ecology of Greenland halibut and sandeel larvae off West Greenland. *Mar Biol*, 149(4): 937–952. doi: 10.1007/s00227-005-0172-5.
- Sisson, N. B. et Baker, M. R. (2017) Feeding ecology of Pacific sand lance in the San Juan Archipelago. *Mar Coast Fish*, 9(1): 612–625. doi: 10.1080/19425120.2017.1370043.
- Smigielski, A. S., Halavik, T. A., Buckley, L. J., Drew, S. M. et Laurence, G. C. (1984) Spawning, embryo development and growth of the American sand lance *Ammodytes americanus* in the laboratory. *Mar Ecol Prog Ser*, 14: 287–292.
- Smith, A. D., Brown, C. J., Bulman, C. M., Fulton, E. A., Johnson, P., Kaplan, I. C., ... et Tam, J. (2011) Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. *Science*, 333(6046): 1147–1150. doi: 10.1126/science.1209395.
- Staudinger, M. D., Goyert, H., Suca, J. J., Coleman, K., Welch, L., Llopiz, J. K., ... et Steinmetz, H. (2020) The role of sand lances (*Ammodytes* sp.) in the North-west Atlantic Ecosystem: A synthesis of current knowledge with implications for conservation and management. 21(3): 522-556. doi: 10.1111/faf.12445.
- Stenberg, C. (2007) *Recruitment processes in West Greenland waters: With special focus on Greenland halibut (Reinhardtius hippoglossoides, W.)* [Thèse de doctorat]. University of Bergen.
- Stenseth, N. C. et Mysterud, A. (2002) Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match-mismatch to the environment. *PNAS*, 99(21): 13379–13381.
- Tien, N. S. H., Craeymeersch, J., Van Damme, C., Couperus, A. S., Adema, J., et Tulp, I.

(2017) Burrow distribution of three sandeel species relates to beam trawl fishing, sediment composition and water velocity, in Dutch coastal waters. *J Sea Res*, 127: 194–202. doi: 10.1016/j.seares.2017.05.001.

Tokranov, A. (2007) Distribution and some biological features of the Pacific sand lance *Ammodytes hexapterus* (Ammodytidae) in waters off Kamchatka in the Sea of Okhotsk. *J Ichthyol*, 47(4): 288–295. doi: 10.1134/S0032945207040054.

Tomiya, M. et Yanagibashi, S. (2004) Effect of temperature, age class, and growth on induction of aestivation in Japanese sandeel (*Ammodytes personatus*) in Ise Bay, central Japan. *Fish Oceanogr*, 13(2): 81–90

Topp-Jørgensen, E., Hansen, J. et Christensen, T. (Eds.). 2017. Nuuk Ecological Research Operation 9th Annual Report, 2015. *Aarhus University, DCE – Danish Centre for Environment and Energy*, 80 pp.

van Deurs, M., van Hal, R., Tomczak, M. T., Jónasdóttir, S. H., et Dolmer, P. (2009) Recruitment of lesser sandeel *Ammodytes marinus* in relation to density dependence and zooplankton composition. *Mar Ecol Prog Ser*, 381: 249–258. doi: 10.3354/meps07960.

van Deurs, M., Christensen, A., Frisk, C., et Mosegaard, H. (2010) Overwintering strategy of sandeel ecotypes from an energy/predation trade-off perspective. *Mar Ecol Prog Ser*, 416: 201–214. doi: 10.3354/meps08763.

van Deurs, M., Christensen, A. et Rindorf, A. (2013) Patchy zooplankton grazing and high energy conversion efficiency: Ecological implications of sandeel behavior and strategy. *Mar Ecol Prog Ser*, 487:123–133. doi: 10.3354/meps10390.

Wanless, S., Harris, M. P., Redman, P., et Speakman, J. R. (2005) Low energy values of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea. *Mar Ecol Prog Ser*, 294: 1–8. doi: 10.3354/meps294001.

Winslade, P. R. (1971). *Behavioural and embryological investigations of the lesser sandeel, Ammodytes marinus Raitt*. [Thèse de doctorat]. University of East Anglia.

Winslade, P. (1974) Behavioural studies on the lesser sandeel *Ammodytes marinus* (Raitt) III. The effect of temperature on activity and the environmental control of the annual cycle of activity. *J Fish Biol*, 6(5): 587–599.

Wright, P. J. (1993) Otolith microstructure of the lesser sandeel, *Ammodytes marinus*. *J Mar Biol Assoc U K*, 73(1): 245–248.

Wright, P. J. et Bailey, M. C. (1996) Timing of hatching in *Ammodytes marinus* from Shetland waters and its significance to early growth and survivorship. *Mar Biol*, 126(1): 143–152. doi: 10.1007/BF00571386.

Wright, P. J., Jensen, H. et Tuck, I. (2000) The influence of sediment type on the distribution of the lesser sandeel, *Ammodytes marinus*. *J Sea Res*, 44: 243–256.

Yamashita, Y., Kitagawa, D. et Aoyama, T. (1985a) A field study of predation of the Hyperiid amphipod *Parathemisto japonica* on larvae of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus*. *Bull Japan Soc Sci Fish*, 51(10): 1599–1607.

Yamashita, Y., Kitagawa, D. et Aoyama, T. (1985b) Diel vertical migration and feeding rhythm of the larvae of the Japanese sand-eel *Ammodytes personatus*. *Bull Japan Soc Sci Fish*, 51(1): 1–5.









