



Université du Québec
à Rimouski

**Détermination de l'alimentation des larves de lançon
(*Ammodytes* sp.) dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

en vue de l'obtention du grade de Maître en Sciences

PAR

© **Pauline Fortin**

Novembre 2021

Composition du jury :

David Deslauriers, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Dominique Robert, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

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

Pascal Sirois, examinateur externe, Université du Québec à Chicoutimi

Dépôt initial le 25-03-2021

Dépôt final le 02-11-2021

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier toutes les personnes ayant participé de près ou de loin à la réalisation de ce projet, à commencer par mon directeur de maîtrise, Dominique Robert, qui a su m'enseigner la rigueur scientifique et l'autocritique. Je remercie également ma codirectrice, Gesche Winkler, qui m'a encouragée dans les moments difficiles et m'a aidée sur de nombreux aspects de la recherche.

Ce projet a été mis en place avec la collaboration du Parc marin du Saguenay–Saint-Laurent et a débuté avec l'aide précieuse de Nadia Ménard. Je remercie toute l'équipe du Parc marin qui m'a aidée dans les échantillonnages du lançon, notamment Laurence Lévesque, Francis Lapointe, Samuel Turgeon, Manuela Conversano, Sarah Duquette et Pierre Beaufile.

Lors des analyses au laboratoire, j'ai reçu un précieux soutien de la part de Manuelle Beaudry-Sylvestre, qui m'a aidée à identifier et à trier les larves de lançon. Je remercie aussi Lucienne Chenard pour sa collaboration dans l'identification des nauplii de copépodes.

Je tiens à remercier Québec-Océan, qui m'a permis de développer des compétences scientifiques et des connaissances diverses en océanographie. La bourse de mobilité offerte par l'UQAR m'a permis de participer à des congrès d'envergure comme la *Larval Fish Conference*.

Je dédie une pensée spéciale à ma famille et à mes ami(e)s, qui m'ont soutenue à travers tout le processus de maîtrise, et Hercules, qui a su me faire sourire par ses nombreuses bêtises.

Merci!

AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise traite de l'alimentation des larves de lançon dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. Il aborde aussi les principaux aspects de la trophodynamique au stade larvaire et vise à perfectionner les connaissances sur le régime alimentaire des larves de lançon par l'analyse des contenus stomacaux. La description des communautés zooplanctoniques a aussi été réalisée sur deux années d'échantillonnage (2014 et 2017), et l'existence potentielle d'une sélectivité alimentaire a été évaluée.

Ce mémoire comporte une introduction et une conclusion générale en français et un article scientifique en anglais. Ce dernier a été rédigé et corrigé en grande partie par Dominique Robert, mon directeur principal. Gesche Winkler, co-directrice de ce projet, a contribué considérablement à la correction de l'article scientifique. La structure de l'introduction générale et de la conclusion a été construite en collaboration mon directeur et ma co-directrice, et la rédaction de ces parties était ma responsabilité.

RÉSUMÉ

Le lançon (*Ammodytes* spp.), espèce fourragère encore méconnue transfère une grande partie de l'énergie des producteurs secondaires aux grands prédateurs, comme le béluga du Saguenay, une espèce en voie de disparition. La population de lançon de l'estuaire du Saint-Laurent est difficilement quantifiable, car les individus adultes s'enfouissent dans le sable; les rares observations sont basées sur les prises accessoires des pêcheries. Le stade larvaire est la période de vie la plus importante chez les poissons, car elle assure le recrutement de la population d'un stock. Puisque l'alimentation des larves influence la survie et la dynamique des populations, il est important de s'y intéresser. L'objectif de la présente étude est de révéler les principaux aspects de la trophodynamique au stade larvaire du lançon de l'estuaire du Saint-Laurent afin d'étudier son régime alimentaire et de mettre au jour l'existence potentielle d'une sélectivité alimentaire. La présente étude porte sur des larves de lançon échantillonnées entre mai et juillet en 2014 et 2017 à l'aide de filets bongo et coniques. Les données physiques ont été récoltées avec une sonde CTD dans l'estuaire moyen du Saint-laurent. La densité larvaire était plus grande en 2014 qu'en 2017, et une forte abondance de larves a été observée au mois de mai. Les larves mesurant 3 à 7 mm représentaient 95,5 % des larves capturées; 56 % en 2014 et 77 % en 2017 possédaient un sac vitellin. Une régression linéaire entre la largeur de l'ouverture de la bouche et la longueur standard a été relevée les deux années. L'analyse des contenus stomacaux a été effectuée sur 384 larves préalablement mesurées. En moyenne, les larves ont ingéré 0,5 proie, principalement des œufs de copépodes et des pollens. Étant donné les nombreuses forêts de pins bordant l'estuaire du Saint-Laurent, dont les pollens sont dispersés abondamment dans l'eau en raison du vent, les pollens de pins étaient les plus fréquents (*Pinus* spp. et *Picea* spp.) dans les estomacs et dans l'environnement. Le taux de carbone des pollens et des œufs étaient compris entre 23 % et 55 %. Ces proies, qui représentent une grande source d'énergie potentielle, ont été sélectionnées par les larves selon l'indice de Chesson. Plusieurs organismes marins, comme les larves d'anchois, consomment des pollens, et certains têtards sont capables de les digérer. Cependant, la digestibilité des pollens n'est pas confirmée pour les larves de lançon, et des études expérimentales seraient nécessaires pour vérifier l'importance des pollens dans leur alimentation.

Mots clés : *Ammodytes* spp., larves, alimentation, œufs, pollens, sélectivité, digestion

ABSTRACT

The sandlance (*Ammodytes* sp.) is a forage species that transfers a large proportion of energy from primary and secondary producers to large predators like the endangered Saguenay beluga. The St. Lawrence estuary sandlance population is difficult to quantify because adult individuals bury themselves in the sand, and the few observations that are available are from fishery by-catches. The larval stage is the most important period in the life of a fish, as it ensures the population is recruited into a stock. Larval feeding influences survival and population dynamics, making it an important factor to focus on. The goal of this study is to understand the main aspects of sandlance trophodynamics at the larval stage in order to study its diet and determine whether it might exhibit food selectivity. Sampling was conducted between May and July in 2014 and 2017 with bongo and conic nets. Physical oceanographic data were sampled with CTD probe in the middle St. Lawrence estuary. Stomach content analyses were conducted on 384 measured larvae. Larval density was higher in 2014 than in 2017, with a strong abundance in May. Of the larvae identified, 95.5 % measured 3 to 7 mm, and 56 % of those selected in 2014 had a yolk sac, compared to 77 % in 2017. A linear regression between mouth gape width and standard length of larvae was observed in both years. On average, larvae ingested 0.5 prey, with copepod eggs and pollen being most abundant. Pine pollen grains (*Pinus* spp. and *Picea* spp.) were found the most frequently in the larval stomachs and in the environment because the St. Lawrence estuary is bordered by pine forests and pine pollen grains are dispersed by the wind. The rate of carbon in pollen grains and eggs ranges from 23 % to 55 %, so they represent a great source of energy and are selected by larvae according to Chesson's alpha index. Several marine organisms like anchovy larvae consume pollen, and some tadpoles are able to digest it. However, pollen digestibility has not been confirmed in larval sandlance so experimental studies would be required to verify the importance of pollen in their diet.

Keywords: *Ammodytes* spp., larvae, diet, eggs, pollens, selectivity, digestion

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	vi
REMERCIEMENTS	vi
AVANT-PROPOS	vii
RÉSUMÉ	viii
ABSTRACT	IX
TABLE DES MATIÈRES	x
LISTE DES TABLEAUX	xiii
LISTE DES FIGURES	xiv
INTRODUCTION GÉNÉRALE	16
IMPORTANCE DU STADE LARVAIRE ET COMPLEXITÉ DE LA SURVIE DES LARVES	16
Importance du recrutement en écologie des poissons et en océanographie des pêches critiques	16
Transition alimentaire	17
Sélectivité alimentaire	18
Revue des hypothèses sur le recrutement et des mécanismes sous-jacents.....	19
« <i>Match–mismatch</i> »	19
« <i>Bigger is better</i> »	21
« <i>Stage duration</i> ».....	22

« Growth-selective predation mortality »	23
Espèces fourragères	23
Exploitation du lançon	24
Trait d'histoire de vie du lançon.....	25
LE LANÇON, ESPÈCE FOURRAGÈRE CLÉ DANS LES ZONES CÔTIÈRES INCLUANT	
L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT.....	26
Écologie du lançon dans l'EGSL.....	27
Aire d'étude.....	28
Proies potentielles des larves de lançon.....	31
DESCRIPTION DE L'OBJECTIF PRINCIPAL ET DES OBJECTIFS SPÉCIFIQUES DE L'ÉTUDE	32
OBJECTIF PRINCIPAL	33
OBJECTIFS SPÉCIFIQUES ET HYPOTHÈSES	33
CHAPITRE 1 feeding of larval sandlance (<i>Ammodytes</i> spp.) in the middle	
St. Lawrence Estuary.....	35
ABSTRACT.....	35
INTRODUCTION	36
MATERIAL AND METHODS	37
Study area.....	37
Sampling	39
LABORATORY ANALYSIS	43
Physical data.....	43
Zooplankton identification	43
Larval identification and measurement.....	44
Stomach content analysis	44
Data analysis.....	45
RESULTS.....	47
Spatio-temporal distribution of sandlance larvae and abiotic parameters	47
<i>Larval distribution and abundance</i>	47
<i>Size frequency</i>	49

Food composition in sandlance larvae	52
<i>Larval feeding</i>	52
<i>Prey number and carbon</i>	54
Selectivity.....	56
<i>Prey field composition</i>	56
<i>Prey selectivity</i>	58
DISCUSSION.....	59
Diet composition.....	59
Larval size	59
Prey size and feeding incidence	60
Importance of the main prey taxa composing larval sandlance diet.....	61
<i>Copepods eggs</i>	61
<i>Pollen</i>	62
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	65
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	71

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Summary of number of larvae sampled in 2014 and 2017, by week and station	41
Table 2. Formulas used for estimating carbon content (C, mg) from volume (V, mm ³) and/or trunk length (L_{TR} , mm), prosome length (PL, mm), width (W) and total length (L, mm) for the different prey taxa	46
Table 3. Summary of 2014 and 2017 feeding statistics for all <i>Ammodytes</i> sp. larvae with standard deviation	53

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. H Hypothèse de la période critique formulée par Hjort (1914). La cohorte B subit une mortalité de plus de 90 % après l'absorption du sac vitellin et au moment de la première alimentation (B). Dans cet exemple, le taux de mortalité journalier (M), hors période critique, est de $M = 0,1$. Le recrutement à 100 jours suivant l'éclosion est 50 fois plus faible dans la cohorte B, qui subit une période critique, par rapport à la cohorte A, qui n'en subit pas. Figure adaptée d'après Houde (2008).....17
- Figure 2. L'hypothèse du « match–mismatch » de Cushing (1990) représente la variabilité du degré de chevauchement entre le pic de la production de plancton et l'apparition des larves de poissons. Elle est liée au succès de l'alimentation et à la formation des classes d'âge. La zone hachurée en rouge indique un chevauchement élevé, et donc un taux de survie élevé, tandis que la zone noire indique un chevauchement faible, et donc un taux de survie faible. Les zones violettes indiquent une abondance plus ou moins élevée des juvéniles par rapport aux larves qui ont subi un match ou un mismatch. Figure adaptée d'après Leggett et Deblois (1994).21
- Figure 3. R Représentation du cycle de vie du genre *Ammodytes*, de l'œuf à l'adulte en passant par le stade larvaire, s'inspirant de Robards et Piatt (1999) et Fahay (2007).....26
- Figure 4. C Carte du golfe et de l'estuaire du Saint-Laurent, tirée de Galbraith *et al.*, (2018).....29
- Figure 5. Variations printanières dans la distribution des cohortes du hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*) (nombre par 10 m²) dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. Les figures b) et e) ont été adaptées d'Henri *et al.* (1985), et les figures a), c) et d), de Fortier et Gagné (1990).....30
- Figure 6. Map representing the area studied between Île aux Lièvres and Tadoussac in the St. Lawrence estuary as well as the position of the stations sampled from May to July in 2014 and 2017, with bathymetry (in metres). On the left, the study area is delimited by the black rectangle. On the right, the stations that were sampled only in 2014 are indicated by a triangle, those sampled only in 2017 are indicated by a dot, and those sampled in 2014 and 2017 are indicated by a star42

- Figure 7. Map representing larval densities (ind. m⁻³) at stations where larvae were identified in 2014 (top panel) and 2017 (bottom panel).....48
- Figure 8. Sandlance larvae density in relation to mean salinity (a, b) and mean temperature (c, d), averaged over the first 20 metres of the water column, in calendar weeks 22 to 25 in 2014 and weeks 21 to 28 in 2017.....49
- Figure 9. Standard length (mm) frequency distribution of sandlance larvae in 2014 and 2017.....50
- Figure 10. S Size frequency histogram in relation to standard length (mm), divided according to the presence (light blue) or absence (grey blue) of the yolk sac, in 2014 (A) and 2017 (B).....51
- Figure 11. R Relationship between the mouth gape width (mm) and standard length (mm) of 375 sandlance larvae in 2014 (black) and 2017 (white). The light grey area indicates the standard error of regressions.....52
- Figure 12. Relationship between size of prey consumed and larval standard length in 2014 (A) and 2017 (B). Copepodites include Calanoidea and Harpacticoidea taxa54
- Figure 13. Percent contribution of larval sandlance prey taxa in terms of number (dark green) and carbon content (light green) in 2014 (A) and 2017 (B). Zooplankton eggs were divided into size classes < 89 µm, 100-135 µm, 135-165 µm, 165-195 µm and > 200 µm. Copepodites include Calanoidea and Harpacticoidea taxa. The error bars represent the standard error.....55
- Figure 14. Relative abundance of potential zooplankton prey taxa in the environment in 2014 (A) and 2017 (B) in each sampling week57
- Figure 15. Mean number of zooplankton organisms per week in 2014 (A) and 2017 (B) with standard error.....57
- Figure 16. MMean Chesson's α selectivity index for *Ammodytes* spp. larvae sampled in summer 2014 (A) and 2017 (B) in the middle St. Lawrence estuary. Eggs were copepodites and included Calanoidea and Harpacticoidea taxa. The negative-positive selectivity threshold was determined to be at 0.125 (horizontal line). Histogram bars below the threshold represent negative selectivity, those equal to threshold represent neutral selectivity, and those above it represent positive selectivity. Calculations did not consider eggs < 89 µm in size. The error bars indicate the standard deviation and are not included in the interpretation of Chesson's index58

INTRODUCTION GÉNÉRALE

IMPORTANCE DU STADE LARVAIRE ET COMPLEXITÉ DE LA SURVIE DES LARVES

Importance du recrutement en écologie des poissons et en océanographie des pêches

Le recrutement désigne le nombre de juvéniles d'une cohorte donnée ayant survécu lors de la période larvaire et qui sont susceptibles de survivre jusqu'à l'atteinte de la maturité ou d'une taille minimale pour l'exploration commerciale (Ricker, 1954). Il constitue la principale source de croissance des populations (Hare et Cowen, 1995; Arnott et Ruxton, 2002). Sa variabilité est attribuable à des facteurs intrinsèques, comme les caractéristiques morphologiques et comportementales des larves, et à des facteurs extrinsèques, comme la qualité et l'abondance des proies, la prédation ou encore les caractéristiques physico-chimiques (e.g. température, salinité) de la colonne d'eau (Shepherd et Cushing, 1980; Houde et Hoyt, 1987; Leggett et Deblois, 1994). Le stade larvaire, qui se situe entre l'éclosion et la métamorphose, représente l'une des étapes majeures dans la vie des poissons (Monteleone et Peterson, 1986; Houde, 2008). Cette étape est associée à un taux de mortalité pouvant dépasser 99 %, s'appelée la « Période critique » (Hjort, 1914; Rothschild, 1986; Fyhn, 1989; Cushing, 1990; Bertram et Kaiser, 1993; Cowen, 2002) (Fig. 1), qui débute lorsque le vitellus des larves a été absorbé. Ces dernières doivent alors trouver leur nourriture dans l'environnement, ce qui entraîne de la variabilité dans leur survie et dans le recrutement (Houde, 2008). L'un des plus gros

changements effectués au stade larvaire est la transition entre une alimentation endogène et une alimentation exogène (Anderson, 1988).

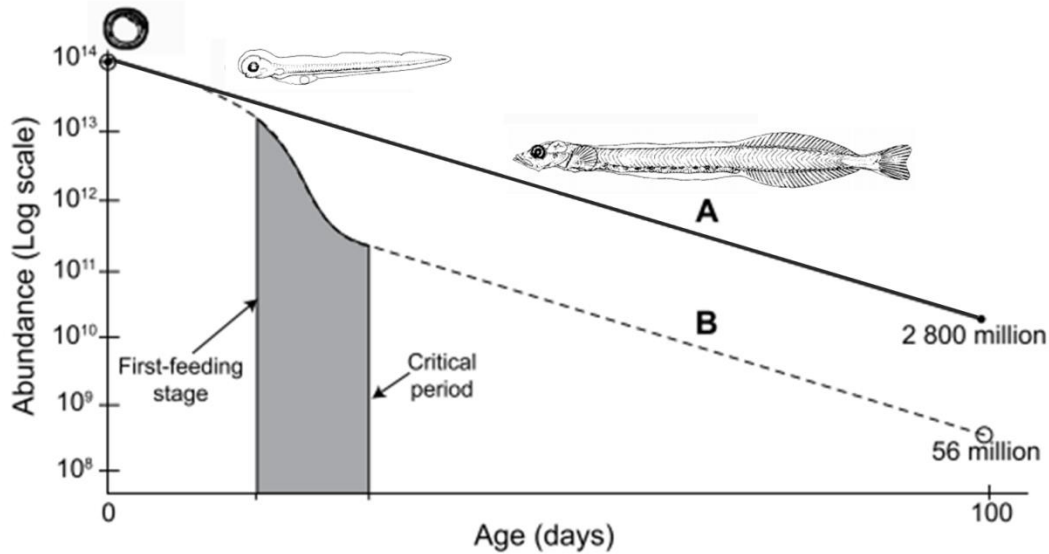


Figure 1. Hypothèse de la période critique formulée par Hjort (1914). La cohorte B subit une mortalité de plus de 90 % après l'absorption du sac vitellin et au moment de la première alimentation (B). Dans cet exemple, le taux de mortalité journalier (M), hors période critique, est de $M = 0,1$. Le recrutement à 100 jours suivant l'éclosion est 50 fois plus faible dans la cohorte B, qui subit une période critique, par rapport à la cohorte A, qui n'en subit pas. Figure adaptée d'après Houde (2008).

Transition alimentaire

Une larve est un stade de vie transitoire qui est souvent liée à une niche écologique différente de celle du stade adulte. Sa forme corporelle se distingue de celle de l'adulte, et elle comporte de nombreux organes temporaires, tels que le sac vitellin (Balon, 1984). Les réserves lipidiques que contient le sac vitellin (réserve endogène) sont consommées en premier lieu par les larves, qui s'alimentent ensuite des proies environnantes (alimentation exogène) lorsque leurs réserves nutritives internes commencent à s'épuiser (Hjort, 1914; Cushing, 1972). Le temps de consommation du sac vitellin dépend de sa taille et de la température environnante (Hjort, 1914; Fukahara,

1990; Busch, 1996), ce qui influence le moment de la première prise de proies dans l'environnement et la durée du stade larvaire. Hjort (1914) a suggéré que les larves peuvent être plus vulnérables à la famine lors de la résorption du vitellus, en raison de leur capacité limitée de recherche de proies.

L'abondance et la disponibilité de la nourriture sont aussi essentielles au succès de la transition alimentaire (Cushing, 1972; Frank et Leggett, 1982; Hare et Cowen, 1997). Les premiers jours après l'éclosion, le succès de capture de proies est faible, puis augmente rapidement au cours du développement, pour atteindre 90 % sept semaines après l'éclosion (Hunter, 1980; Blaxter et Staines, 1971; China et Holzman, 2014). La composition et la présence de proies dans l'environnement varient spatialement et temporellement, et peuvent influencer la transition alimentaire et la survie des larves (Demontigny *et al.*, 2012).

Sélectivité alimentaire

Le choix des proies durant la transition alimentaire dépend de plusieurs facteurs, qui visent à maximiser l'apport énergétique par unité de temps (Schoener, 1971). La sélectivité des larves, associée à un groupe de taxons donné, est fonction de l'abondance, de la taille et de la nature des proies (Cushing, 1975; Houde, 1989). Elle est aussi influencée par le comportement des larves et de leurs proies, y compris par leur perception et la probabilité de capture et d'ingestion (Rosenthal et Hempel, 1970; Drenner *et al.*, 1978).

Il est donc possible qu'une proie ou un assemblage soit préférable en fonction de plusieurs critères comme la distribution, la capacité d'évitement ou encore la taille (Anderson, 1988). À mesure que les larves croissent, elles sélectionnent des proies de plus en plus grandes, puisque l'amélioration de leurs capacités natatoires facilite la capture de nourriture (Monteleone et Peterson, 1986; Bailey et Houde, 1989; Hunter et Kimbrell, 1990). La taille de la proie prend alors de l'importance, car une valeur

énergétique élevée favorise une croissance larvaire rapide et constitue une condition essentielle au succès alimentaire et à la survie (Rosenthal et Hempel, 1970; Meyer *et al.*, 1997; Takasuka *et al.*, 2003; Paulsen *et al.*, 2013).

Les larves à forte croissance sont capables de sélectionner des proies de haute valeur nutritive, comme les copépodes qui, en raison de leur forte concentration dans l'environnement marin, sont parmi les proies les plus fréquemment consommées par les larves de poissons marins (Hunter, 1981; Checkley, 1982; Frank et Leggett, 1986; Anderson, 1988).

Revue des hypothèses sur le recrutement et des mécanismes sous-jacents

« *Match–mismatch* »

Étant donné les principes énoncés ci-dessus, Hjort (1914) a émis l'hypothèse que la période d'éclosion des larves pourrait être associée avec la production printanière de phytoplancton et de zooplancton – une forte biomasse de proies potentielles (Leggett et Deblois, 1994). L'hypothèse du « match–mismatch » postule que la survie des larves et le succès du recrutement larvaire dépendent du degré de rencontre entre proies et prédateurs dans l'espace et le temps (Cushing, 1975; Nagoshi et Sano, 1979; Cushing, 1990; Leggett et Deblois, 1994).

Cette hypothèse dépend ainsi de paramètres biotiques et abiotiques pouvant engendrer des décalages temporels et spatiaux influençant la rencontre des larves et leurs proies (Nagoshi et Sano, 1979; Buckley *et al.*, 1984; Fortier et Gagné, 1990; Leggett et Deblois, 1994; Christensen *et al.*, 2008). Il est important que les larves se trouvent dans le même espace que leur proie à un moment donné. Une désynchronisation de ces deux paramètres peut créer des fluctuations dans la survie des larves et dans le recrutement (Buckley *et al.*, 1984; Houde, 1989; Boersma *et al.*, 2008). À des latitudes plus élevées, la luminosité et la quantité des nutriments varient plus fortement, ce qui influence la localisation et la

période de disponibilité du phytoplancton (Mueter *et al.*, 2010; Kristiansen, *et al.*, 2011). L'absence ou la faible abondance de proies représente une des principales causes de mortalité chez les larves et peut induire une limitation des conditions de la croissance larvaire (Theilacker, 1981; Bagarinao, 1986; Anderson, 1988). L'absorption des ressources vitellines doit être liée avec la présence de nourriture dans l'environnement afin de faire la transition alimentaire et d'assurer la survie larvaire. Afin de maximiser les rencontres avec leurs proies, les larves peuvent faire des migrations vers la surface (Willson *et al.*, 1999). Cela implique une période de rencontre favorable entre les proies et les larves qui dépend d'une éclosion des œufs au moment du bloom de phytoplancton (Laurel *et al.*, 2021). Si la période d'éclosion des larves subit un décalage trop important et que la disponibilité de la nourriture est faible, les larves peuvent être contraintes de passer à une ressource de qualité nutritive moindre, telle que le phytoplancton (Leggett et Deblois, 1994; Malzahn et Boermas, 2009). Les dinoflagellés sont couramment retrouvés dans les estomacs de larves marines comme l'anchois (*Engraulis encrasicolus*); même des grains de pollen y sont observés (Hunter, 1981; Conway *et al.*, 1998; Herrera *et al.*, 2004; Malzahn et Boermas, 2009).

Les facteurs physiques, comme la température ou la salinité, peuvent également influencer l'intensité du cycle saisonnier de la production du plancton, le développement des larves ainsi que l'absorption des réserves du sac vitellin (Cushing, 1975; Buckley *et al.*, 1984). Une température plus élevée aura tendance à accélérer l'éclosion des œufs (Smigielski *et al.*, 1984), ce qui peut modifier le moment de la première prise alimentaire et influencer la longueur des larves (Fortier *et al.*, 1995). Certaines larves utilisent une stratégie fondée sur la précocité : elles éclosent plus tôt dans l'année, c'est-à-dire avant le bloom de phytoplancton et de zooplancton, et obtiennent ainsi une synchronicité avec leurs proies. Dès lors, les larves qui ont consommé leur sac vitellin au moment du bloom printanier se retrouvent ont la possibilité de consommer des proies en forte abondance et croître rapidement (Fortier *et al.*, 1995) (Fig. 2).

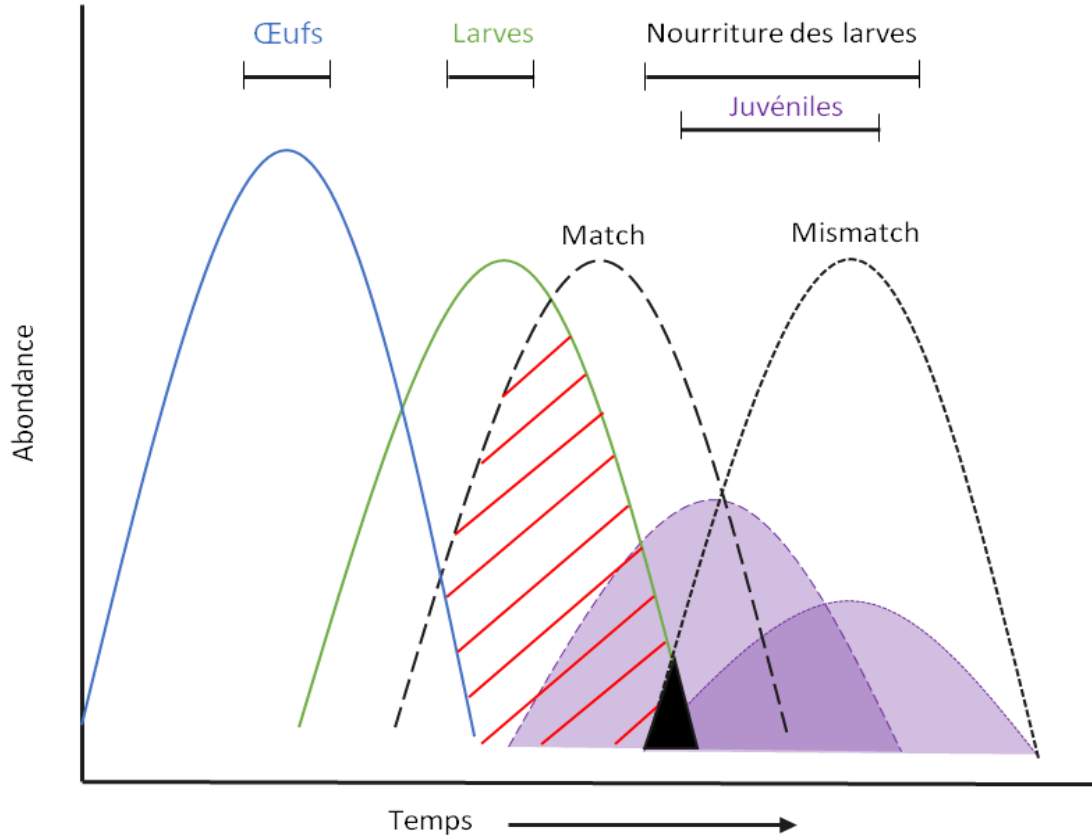


Figure 2. L'hypothèse du « match–mismatch » de Cushing (1990) représente la variabilité du degré de chevauchement entre le pic de la production de plancton et l'apparition des larves de poissons. Elle est liée au succès de l'alimentation et à la formation des classes d'âge. La zone hachurée en rouge indique un chevauchement élevé, et donc un taux de survie élevé, tandis que la zone noire indique un chevauchement faible, et donc un taux de survie faible. Les zones violettes indiquent une abondance plus ou moins élevée des juvéniles par rapport aux larves qui ont subi un match ou un mismatch. Figure adaptée d'après Leggett et Deblois (1994).

« *Bigger is better* »

La croissance est un facteur non négligeable de la survie larvaire, puisque les plus petites larves sont vulnérables à la prédation et à la famine (Anderson, 1988; Litvak et Leggett, 1992; Houde, 2008). Le concept « bigger is better » s'inscrit dans cette optique

et fait référence au principe selon lequel maximiser la croissance permet de réduire au minimum la mortalité (Anderson, 1988; Miller *et al.*, 1988). En général, les plus grandes larves ont une mortalité moindre, car elles ont la capacité d'éviter les prédateurs et ont de meilleures aptitudes dans la capture des proies (Hunter, 1980; Meekan *et al.*, 2006; Van Deurs *et al.*, 2009). Leurs proies peuvent ainsi être plus grosses, donc plus nutritives, et par conséquent, leur croissance s'accélère (Kristiansen *et al.*, 2011). Tous ces facteurs améliorent le succès du recrutement. Notons que la variation de la taille des larves dépend de l'espèce, de la taille de l'œuf, de la disponibilité de la nourriture de même que de la rapidité de la croissance et des variations de température (Hunter, 1980; Bailey et Houde, 1989), des facteurs déterminants du déroulement de la période larvaire.

« *Stage duration* »

La durée de la période larvaire est inversement proportionnelle au taux de croissance et peut engendrer une variation des taux de mortalité (Chambers et Leggett 1987; Houde et Hoyt, 1987; Anderson, 1988; Houde, 1989b). Elle est souvent influencée par des changements dans le développement et la croissance de la larve (Anderson, 1988; Ware, 1975; Shepherd et Cushing, 1980; Faria *et al.*, 2011). Une température plus chaude aura aussi tendance à faire diminuer la durée du stade larvaire (Houde, 1989b). Les larves dont la croissance est rapide voient leur taux de mortalité se réduire, car elles passent plus vite au stade suivant, le stade juvénile (Miller *et al.*, 1988; Islam *et al.*, 2010). La croissance larvaire est très importante; dans cette très courte période, environ le tiers de la croissance totale de la première année de vie se produit (Robards *et al.*, 1999).

« *Growth-selective predation mortality* »

La « growth-selective predation » est un mécanisme selon lequel les larves dont la croissance est lente, pour une taille donnée, ont tendance à être des proies privilégiées par les prédateurs (Takasuka *et al.*, 2003). Le nombre de prédateurs ainsi que leur taille peut faire varier le taux de mortalité larvaire (Pepin, 1989). Cette période à risque varie en durée, puisque la prédation peut intervenir à la fois sur les larves pré- ou post- sac vitellin (Pepin *et al.*, 1987). Cela réduit le recrutement potentiel de la population (Leggett et Deblois, 1994). Le stade larvaire est donc une étape importante du cycle de vie du poisson sur les plans de la survie, du développement et de l'alimentation des larves. Il nécessite une attention particulière, notamment pour des espèces primordiales dans l'écosystème comme les espèces fourragères.

Espèces fourragères

Les espèces fourragères jouent un rôle précis dans les réseaux trophiques. Elles transfèrent l'énergie générée par la production primaire vers les niveaux trophiques supérieurs (Springer et Speckman, 1997; Thompson *et al.*, 2007; Cury *et al.*, 2011). Abondants, les poissons fourrages tels que le lançon (*Ammodytes* sp.), le capelan (*Mallotus villosus*), le maquereau (*Scomber scombrus*) ou encore l'anchois (*Engraulidae* sp.) ont un comportement grégaire (Fischer *et al.*, 1997; Robards *et al.*, 2002; Juanes *et al.*, 2002; Gaston *et al.*, 2003; Alder *et al.*, 2008). En formant des bancs, ces poissons facilitent leur recherche de nourriture et sont moins vulnérables aux différents prédateurs présents dans la colonne d'eau. Leur capture et leur exploitation s'en trouvent toutefois facilitée (Meyer *et al.*, 1979; Fischer *et al.*, 1997; Carscadden *et al.*, 2001). Ces espèces sont utilisées à la fois pour la consommation humaine et pour la fabrication industrielle de farine et d'huile pour l'alimentation des poissons (Alder *et al.*, 2008). Leurs prises commerciales représentaient 75 % de la farine de poisson produite dans le monde de

1950 à 1993 (Fischer *et al.*, 1997). En 2018, les captures mondiales de poissons fourrages ont atteint un niveau record de 96,4 millions de tonnes. Cependant, 34.2 % des captures proviennent de pêcheries non durables, ce qui peut causer à long terme la disparition de ces espèces et d'importantes perturbations de l'écosystème (FAO, 2020).

Le rôle du lançon dans l'écosystème se résume à sa consommation par de multiples organismes – 40 espèces d'oiseaux marins (fulmar, guillemot, etc.), 45 espèces de poissons (morue, églefin, limande à queue jaune, etc.) et près de 12 espèces de mammifères marins; il est en effet doté d'une haute qualité nutritive (Winters, 1981; Van Pelt *et al.*, 1997; Robards *et al.*, 1999).

Exploitation du lançon

Dans le monde, il existe six espèces de lançon (*Ammodytes* spp.), qui présentent des capacités physiologiques tolérantes à l'égard des changements de température (Robards *et al.*, 1999). Elles se trouvent dans des écosystèmes boréaux tempérés comme la mer du Nord (*Ammodytes marinus*), l'Atlantique Nord (*A. tobianus*, *A. americanus* et *A. dubius*) et le Pacifique (*A. hexapterus* et *A. personatus*) (Nizinski *et al.*, 1990; Fritz *et al.*, 1993; Robards *et al.*, 1999; Bergstad *et al.*, 2002; Kim *et al.*, 2008). L'exploitation du lançon est pratiquée dans certains pays européens comme la Norvège (ICES, 1999) et le Royaume-Uni (Robards *et al.*, 1999). Elle a commencé dans les années 1950 et s'est intensifiée dans les années 1970 (Winslade, 1974a). Entre 1998 et 2002, les lançons pêchés dans la mer du Nord représentaient 42 % de l'exploitation commerciale européenne, ce qui s'est probablement répercuté sur les proies et les prédateurs de l'espèce (Oliveira-Goumas, 2004). Cette exploitation visait principalement les individus de moins d'un an durant les mois de mai et juin (Frederiksen *et al.*, 2008). Au Canada, il n'existe aucune pêche industrielle du lançon, ce qui explique le dénombrement incomplet des stocks (Coastal Fisheries Protection Regulations, 2021). L'information recueillie

provient principalement des prises accidentelles lors de la pêche d'espèces commercialisées au Canada. L'abondance des larves de lançon ne semblait pas avoir changé significativement entre 1987 et 2007 (Bui *et al.*, 2010). Cependant, les données récoltées sur le genre *Ammodytes* restent insuffisantes à ce jour pour évaluer son écologie et les conséquences sur les niveaux trophiques supérieurs de ce poisson (Lévesque et Grégoire, 1997; Oliveira-Goumas, 2004).

Traits d'histoire de vie du lançon

La période de reproduction du genre *Ammodytes* varie selon les espèces et a principalement lieu en hiver, entre novembre et janvier (Winters, 1983). Les œufs démersaux adhésifs retrouvés en eaux peu profondes (moins de 90 m) montrent que l'espèce est très sélective dans son choix de substrat, généralement du gravier fin ou du sable (Winslade, 1974b; Mercille et Dagenais, 1987; O'Connell et Fives, 1995; Lévesque et Grégoire, 1997). Le fait de pondre des œufs démersaux est une adaptation permettant un développement stationnaire des œufs et offrant un environnement propice pour la croissance des larves et leur alimentation (Able, 1978). Lors de l'éclosion, qui a lieu 45 à 94 jours après la ponte, les larves pélagiques mesurent entre 4,5 mm et 5,5 mm de longueur (Fig. 3) et se servent de leur sac vitellin comme ressource nutritive durant deux semaines (Mercille et Dagenais, 1987; Winslade, 1971; Lévesque et Grégoire, 1997; Robards et Piatt, 1999). La période larvaire s'étend pendant 30 à 40 jours après l'éclosion, et sa durée peut être influencée par les variations de température, qui entraînent des paramètres abiotiques et ayant des effets non négligeables sur la survie larvaire (Smigielski *et al.*, 1984). À l'atteinte du stade juvénile, les larves migrent vers la côte pour assurer le recrutement des populations (Robards et Piatt, 1999). La phase juvénile dure environ un an (Scott et Scott, 1988; Fortier *et al.*, 1992), et les individus deviennent matures au cours de leur deuxième automne, lorsqu'ils atteignent d'une taille d'environ 15 cm (Mercille et Dagenais, 1987; Scott et Scott, 1988 ; Bergstad *et al.*, 2001). Le genre *Ammodytes* peut vivre jusqu'à 10 ans, ce qui lui permet de réaliser

plusieurs cycles de reproduction (Mercille et Dagenais, 1987). Selon les espèces, la reproduction peut se faire en automne ou en hiver.

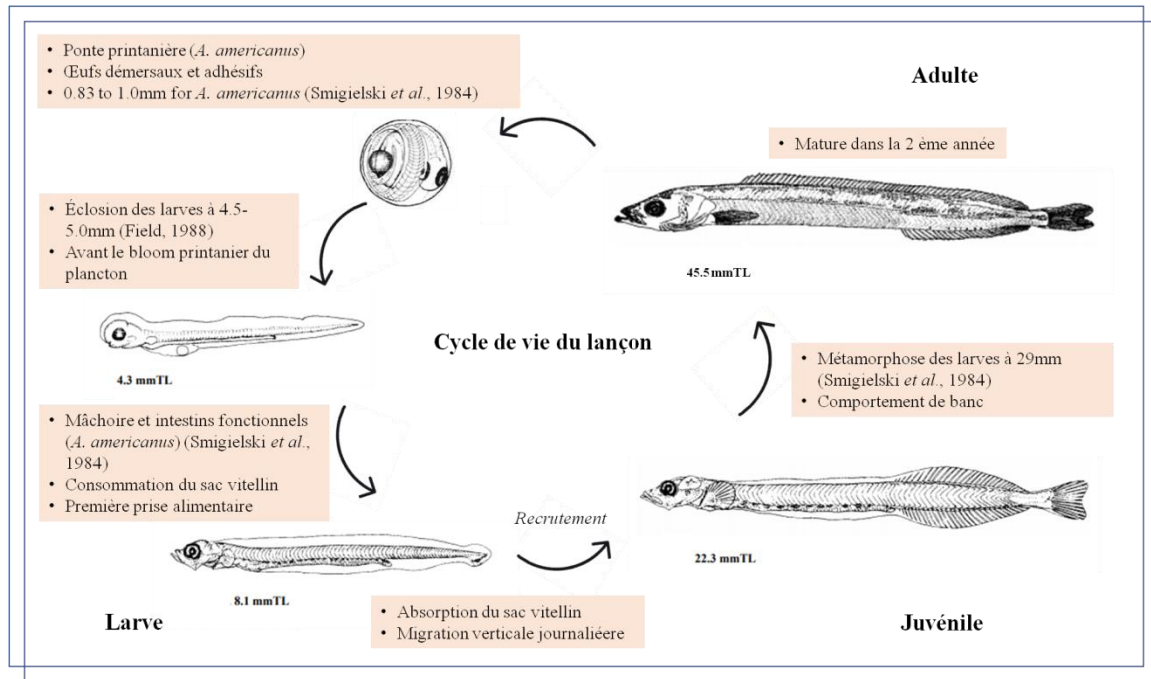


Figure 3. Représentation du cycle de vie du genre *Ammodytes*, de l'œuf à l'adulte en passant par le stade larvaire, s'inspirant de Robards et Piatt (1999) et Fahay (2007).

LE LANÇON, ESPÈCE FOURRAGÈRE CLÉ DANS LES ZONES CÔTIÈRES INCLUANT L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT

Parmi les espèces abordées précédemment, deux se trouvent dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL), soit *Ammodytes americanus* et *Ammodytes dubius* (Richards, 1982; Nizinski *et al.*, 1990). L'identification des larves de lançon est complexe, et c'est pourquoi, afin d'éviter des erreurs taxonomiques, il est possible de considérer le lançon comme un ensemble d'espèces complexes : *Ammodytes* spp. (Ida *et al.*, 1994; Nævdal *et al.*, 1996; Kim *et al.*, 2010).

Écologie du lançon dans l'EGSL

Le lançon est présent dans l'Atlantique Nord-Ouest (Staudinger *et al.*, 2020; Bui *et al.*, 2010), dont le golfe du Saint-Laurent, avec d'autres espèces fourragères telles que le capelan (*Mallotus villosus*), le maquereau d'Atlantique, la lompénie-serpent (*Lumpenus lampretaeformis*) et la stichée arctique (*Stichaeus punctatus*) (Scott et Scott, 1988; Bui *et al.*, 2010). Le golfe du Saint-Laurent possède une importante zone de production primaire et secondaire supportant la production de larves, notamment près de l'île d'Anticosti et dans l'estuaire du Saint-Laurent (Dufour et Ouellet, 2007; Lavoie *et al.*, 2008; Bui *et al.*, 2010). Dans cet écosystème, les larves de lançon sont moins abondantes que celles d'autres espèces, comme la stichée arctique, et elles présentent une faible capacité alimentaire (Demontigny *et al.*, 2012). Cependant, le lançon possède un rôle écologique important, car il peut représenter plus de 50 % du régime alimentaire du béluga (*Delphinapterus leucas*), de la baleine à bosse (*Megaptera novaeangliae*) et du phoque du Groenland (*Pagophilus groenlandicus*), qui sont ses prédateurs (Runge et Simard, 1990; Hammill et Stenson, 2000; Dufour et Ouellet, 2007; Lesage, 2014). Afin d'optimiser sa survie, le lançon adopte un comportement particulier, qui consiste à s'enfouir dans le sable quand il se sent menacé (Robinson *et al.*, 2013).

Autre adaptation, le lançon est eurytherme, et peut donc résister à des températures de -2 °C à 24 °C. Il semble toutefois préférer des températures plus froides, comme le montre sa distribution boréo-arctique, en particulier dans les estuaires (Reay, 1970). Ces caractéristiques lui permettent de s'établir près des côtes, comme dans l'estuaire du Saint-Laurent (Able, 1978; Richards, 1982; Robards *et al.*, 1999). Le golfe du Saint-Laurent communique avec l'estuaire et y apporte des intrusions d'eau froide, ce qui peut modifier les communautés zooplanctoniques et influencer l'alimentation des larves dans l'estuaire (Devine *et al.*, 2015). La croissance du lançon est optimale lorsque la température est comprise entre 5 °C et 9 °C, ce qui laisse suggérer une acclimatation des larves, puisque les eaux de la tête du Saguenay ont une température moyenne de 7 °C (El-Sabh, 1979; Buckley *et al.*, 1984; Levasseur *et al.*, 1992; Galbraith *et al.*, 2019).

Le lançon est donc présent dans l'estuaire du Saint-Laurent et, étant donné qu'il est eurytherme, peut être trouvé jusqu'à l'entrée du fjord du Saguenay (Rail et Chapdelaine, 1998; Levesque, 2017), soit jusqu'au parc marin du Saguenay–Saint-Laurent. Son abondance dans cette région est peu connue, c'est pourquoi l'aire d'étude choisie est comprise entre l'île aux Lièvres et Tadoussac.

Aire d'étude

Le parc marin du Saguenay–Saint-Laurent, d'une superficie de 1 245 km², s'étend des Escoumins jusqu'au Gros Cap-à-l'Aigle (Chion *et al.*, 2007). Il chevauche deux des trois zones de l'estuaire, soit l'estuaire maritime et l'estuaire moyen, dont le parc marin du Saguenay–Saint-Laurent occupe 53 % (Fig. 4).

L'estuaire moyen est fortement marqué par les marées entre l'île d'Orléans et l'entrée du fjord du Saguenay (Mertz et Gratton, 1990). L'été, trois masses d'eaux sont présentes dans l'estuaire maritime, soit la couche profonde, la couche intermédiaire froide et la couche de surface (d'Anglejan, 1981; Demontigny *et al.*, 2012; Jutras *et al.*, 2020). Les eaux froides, denses et profondes en provenance du golfe sont acheminées vers le fleuve, et sont en partie bloquées par les seuils présents dans l'estuaire moyen (d'Anglejan et Brisebois, 1978; d'Anglejan, 1981; Saucier *et al.*, 2009). Le reste de ces eaux remonte vers la couche de surface, riche en nutriments qui favorisent la production de plancton (Plourde et Runge, 1993). La présence d'une remontée d'eaux froides et profondes à la tête du chenal du Saguenay et les apports d'eaux saumâtres provenant du fjord du Saguenay viennent perturber la dynamique de circulation en créant un mélange des eaux et des turbulences (d'Anglejan, 1981; Muir, 1982; Laprise et Dodson, 1989; d'Anglejan, 1990; Parc marin du Saguenay–Saint-Laurent, 2010).

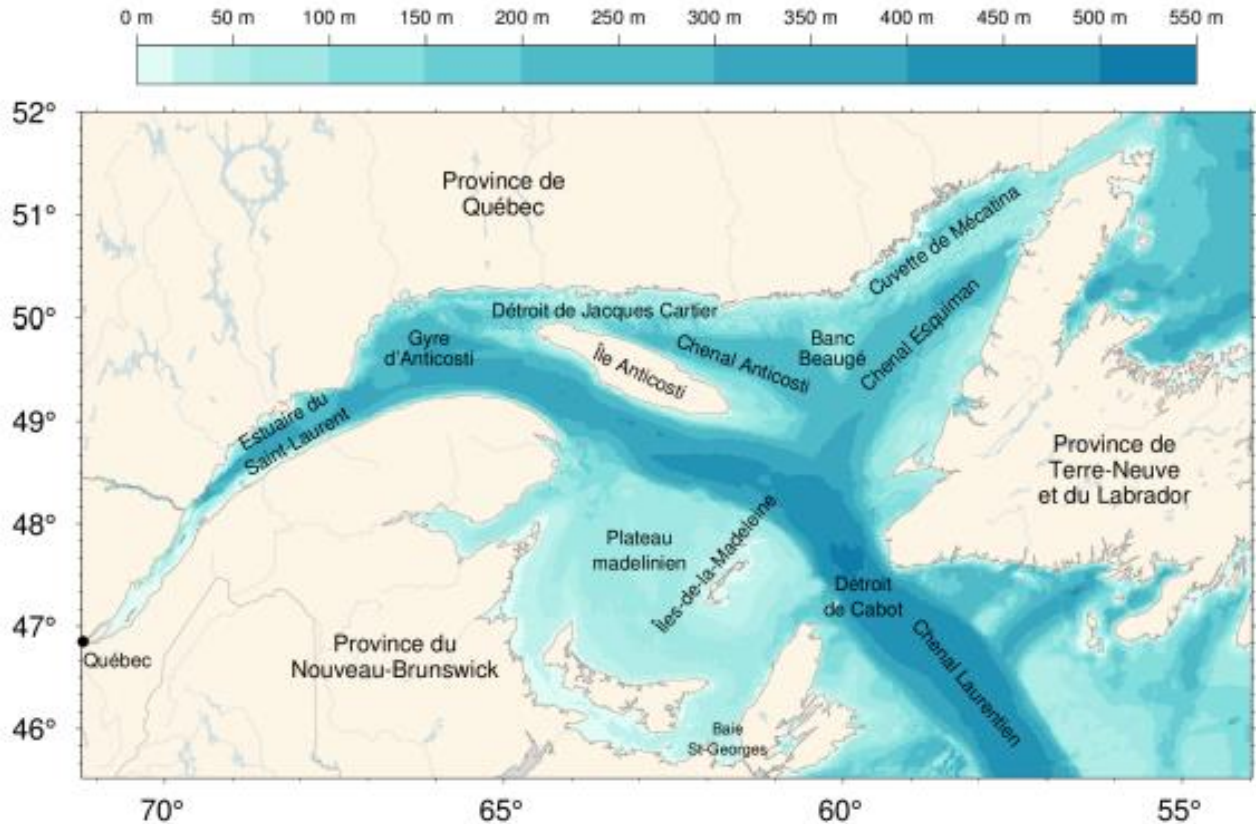


Figure 4. Carte du golfe et de l'estuaire du Saint-Laurent, tirée de Galbraith *et al.*, (2018).

Les seuils présents à l'entrée du fjord du Saguenay modifient la circulation de l'eau en épaississant la couche de surface et en créant des cisaillements lors du jusant (d'Anglejan, 1981; Saucier et Chassé, 2000). Le débit ainsi créé entre l'île aux Coudres et l'île aux Lièvres est très important et peut atteindre des vitesses de 350 cm/s^{-1} (d'Anglejan, 1981). Le mélange vertical ainsi créé favorise la présence et la rencontre des larves et de leur nourriture comme le capelan (*Mallotus villosus*) ou l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) (Able, 1978; d'Anglejan, 1981; Fortier et Gagné, 1990; Dauvin et Dodson, 1990). Cette même région renferme du zooplancton en abondance, une importante source de nourriture (Simard et Lavoie, 1999).

L'estuaire moyen du Saint-Laurent offre donc des caractéristiques physiques et biologiques qui aident à la rétention larvaire et à l'établissement des juvéniles, comme une circulation d'eau particulière et une abondante source de nourriture (Henri *et al.*,

1985; Fortier et Gagné, 1990; Runge et Simard, 1990; Favier et Winkler, 2014). Certaines larves comme celles de l'éperlan arc-en-ciel sont capables de se maintenir au fond de l'eau durant le jusant, puis de se diriger vers la surface lors du flot afin de maintenir la stabilité de leur environnement abiotique et d'éviter d'être déplacées en aval (Laprise et Dodson, 1989).

Des sites de rétention larvaire causés par une hydrographie spécifique (Able, 1978; Iles et Sinclair, 1982) ont été observés entre l'île Verte et l'île aux Lièvres. Il s'agit entre autres de zones d'éclosion de larves de hareng (Fig. 5) (McQuinn *et al.*, 1983; Fortier et Gagné, 1990; Couillard *et al.*, 2017) parmi lesquelles des larves de lançon ont été retrouvées durant l'échantillonnage effectué par Levesque (2014). Le lieu d'éclosion des larves de lançon n'est pas connu, mais pourrait être semblable à celui des capelans et des harengs compte tenu de leur répartition d'origine estuarienne et de leur stratégie de reproduction (de Lafontaine, 1990). Une forte abondance planctonique augmente les chances de survie larvaire et peut influencer le lieu de l'éclosion des larves ainsi que leur distribution spatiale (Runge, 1988).

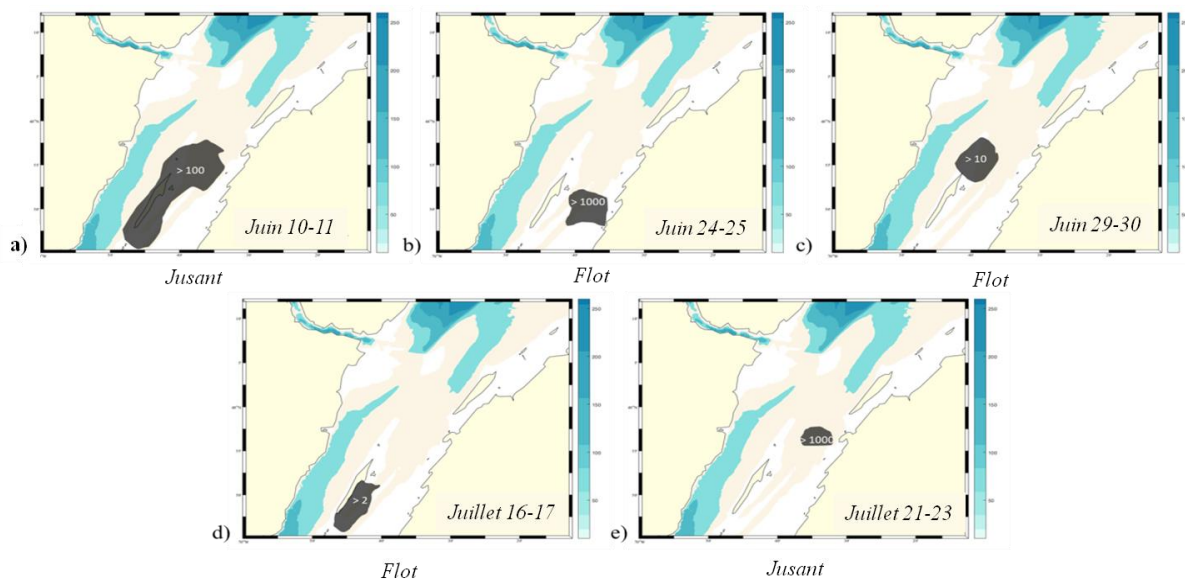


Figure 5. Variations printanières dans la distribution des cohortes du hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*) (nombre par 10 m²) dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. Les figures b) et e) ont été adaptées d'Henri *et al.* (1985), et les figures a), c) et d), de Fortier et Gagné (1990).

Proies potentielles des larves de lançon

En raison de la disponibilité temporelle et spatiale dans l'environnement de la nourriture nécessaire, les larves de lançon privilégient certaines proies en fonction de leur taille ou de leur comportement (Monteleone et Peterson, 1986; Demontigny *et al.*, 2012). En comparant les proies disponibles dans l'environnement et celles trouvées dans l'estomac des larves, il est possible de déduire une sélectivité alimentaire (Monteleone et Peterson, 1986; Demontigny *et al.*, 2012). Ainsi, les larves de lançon dans le golfe du Saint-Laurent privilégient les nauplii et les œufs de *Calanus finmarchicus*, mais d'autres espèces plus petites peuvent également leur servir de proies alternatives comme *Acartia* sp., *Oithona* sp. ou *Pseudocalanus* sp. (Demontigny *et al.*, 2012).

L'estuaire moyen du Saint-Laurent bénéficie d'une forte biodiversité et d'une grande abondance de zooplancton, dont certaines espèces sont dominantes et peuvent être considérées comme des proies potentielles. Les copépodes *Acartia* sp. et *Eurytemora* sp., principalement *E. herdmani* et *E. affinis*, se trouvent en grand nombre à proximité de l'île aux Lièvres à la fin du mois de juin (Silva, 2015). La population d'*Eurytemora affinis* est endémique à l'amont de l'estuaire moyen, mais les individus de cette espèce sont moins nombreux dans le parc marin du Saguenay–Saint-Laurent que ceux d'*Eurytemora herdmani* (Runge et Simard, 1990). Au mois de juillet, c'est *Acartia* sp. qui domine le secteur (Silva, 2015). Entre mai et septembre, la population zooplanctonique se compose de 60 % de calanoïdes, dont les espèces dominantes sont *Acartia longiremis*, *Eurytemora herdmani* et *Calanus finmarchicus* (Runge et Simard, 1990). Les copépodes *Microcalanus* sp. et *Oithona* sp. sont présents à la jonction de l'estuaire moyen et de l'estuaire maritime (Runge et Simard, 1990).

La plupart des espèces de copépodes de l'estuaire se sont adaptées pour maintenir leur position verticale au cours de la marée (Runge et Simard, 1990), qui leur permet de subsister dans un environnement turbulent et favorise leur potentielle capture par les larves.

DESCRIPTION DE L'OBJECTIF PRINCIPAL ET DES OBJECTIFS SPÉCIFIQUES DE L'ÉTUDE

Dans l'estuaire du Saint-Laurent, différents prédateurs se nourrissent du lançon : mammifères marins (*Pinnipedia*, *Balaenopteridae* et *Delphinapterus leucas*), oiseaux marins (*Procellariidae*, *Phalacrocoracidae*, *Laridae* et *Alcidae*) et autres poissons (*Salmonidae* *Gadidae* et *Pleuronectidae*) (Fontaine *et al.*, 1994; Robards *et al.*, 1999; Rail et Chapdelaine, 1998; Lesage *et al.*, 2020). Le béluga, espèce en voie de disparition au sens de la *Loi sur les espèces en péril* (Parc marin du Saguenay–Saint-Laurent, 2010), est l'un des mammifères qui consomment de grandes quantités de lançon (Lesage, 2014). En outre, le succès reproducteur des oiseaux marins est fortement lié à l'abondance des lançons. Dans ce contexte, le Parc marin du Saguenay–Saint-Laurent a décidé d'établir, dès 2010, un programme quinquennal pour la surveillance des écosystèmes marins et des populations présentes dans une partie de l'estuaire du Saint-Laurent et du fjord du Saguenay. Le maintien de l'équilibre dans la relation proie-prédateur est très important. En effet, la perte ou la surabondance d'une espèce peut avoir des répercussions irréversibles, notamment pour les espèces qui s'en nourrissent. De fortes concentrations de zooplancton conduisent à la présence de prédateurs comme les poissons fourrages, qui sont eux-mêmes consommés par des mammifères plus grands. Cette forte biodiversité se doit d'être protégée, et c'est là l'un des objectifs majeurs du Parc marin du Saguenay–Saint-Laurent (Ménard, 2009). Dès lors, la protection des espèces fourragères et de leurs zones de fraie devient une nécessité pour atteindre les objectifs fixés par le Parc (Parc marin du Saguenay–Saint-Laurent, 2010). Le rôle du lançon en tant qu'espèce fourragère est peu connu, et la méconnaissance de la structure de la population pourrait avoir des conséquences imprévues, accentuées par le réchauffement climatique (Demontigny *et al.*, 2012). Le maintien des populations de poissons dépend du taux de recrutement, et donc de la survie des organismes au stade larvaire. Il s'agit d'ailleurs d'une étape précurseuse du recrutement qui assure la dynamique et l'abondance de la population future (Kimura *et*

al., 1992). L'étude et la conservation des larves de lançon apparaissent comme essentielles au maintien de l'équilibre des espèces de niveau trophique supérieur.

OBJECTIF PRINCIPAL

Le lançon est une espèce fourragère opportuniste dont se nourrissent plusieurs organismes comme des oiseaux marins (fulmar, cormoran), des poissons (morue, flétan) et des espèces en danger de l'estuaire du Saint-Laurent, comme le béluga, une espèce protégée (Winters, 1981; Lesage, 2014). Le lançon n'étant pas exploité au Canada, sa quantification est problématique (Scott, 1968). Les adultes ont la capacité de s'enfouir dans le sable afin d'éviter leurs prédateurs, alors que les larves vivent dans la colonne d'eau, facilitant leur capture (Robinson *et al.*, 2013). Les larves de lançon sont présentes dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent, où les conditions biotiques et abiotiques pourraient être propices à leur développement (Demontigny *et al.*, 2012). La survie larvaire, assurant le recrutement et le maintien des populations, dépend de différents facteurs, dont l'un des plus importants est l'alimentation (Courtois et Dodson, 1986; Anderson, 1988). L'objectif de cette étude est d'améliorer les connaissances sur le régime alimentaire des larves de lançon par l'analyse des contenus stomacaux, tout en indiquant l'existence d'une sélectivité alimentaire. La communauté zooplanctonique dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent sera aussi décrite.

OBJECTIFS SPÉCIFIQUES ET HYPOTHÈSES

La présente étude vise les objectifs ci-dessous. Une comparaison interannuelle entre 2014 et 2017 a été réalisée afin de vérifier les hypothèses connexes.

- (i) Le premier objectif est de déterminer la distribution et l'abondance des larves. Hypothèse : la distribution des larves et leur abondance seront similaires en 2014 et en 2017.

- (ii) Le second objectif est de déterminer l'effet de la taille des larves sur la taille des proies consommées. Hypothèse : la taille des larves est proportionnelle à la taille des proies ingérées.
- (iii) Le troisième objectif est de déterminer la composition de l'alimentation des larves et la sélectivité alimentaire. Hypothèse : l'alimentation des larves sera constituée principalement de nauplii et de copépodites des espèces de copépodes les plus abondantes de l'estuaire, soit *Calanus* sp., *Acartia* sp. et *Eurytemora* sp.

Afin de discuter de ces objectifs, le présent mémoire est composé d'un article scientifique rédigé en anglais et d'une conclusion générale.

CHAPITRE 1 FEEDING OF LARVAL SANDLANCE (*AMMODYTES* SPP.) IN THE MIDDLE ST. LAWRENCE ESTUARY

ABSTRACT

The sandlance (*Ammodytes* sp.) is a forage species that transfers a large proportion of energy from primary and secondary producers to large predators like the endangered Saguenay beluga. The St. Lawrence estuary sandlance population is difficult to quantify because adult individuals bury themselves in the sand, and the few observations that are available are from fishery by-catches. The larval stage is the most important period in the life of a fish, as it ensures the population is recruited into a stock. Larval feeding influences survival and population dynamics, making it an important factor to focus on. The goal of this study is to understand the main aspects of sandlance trophodynamics at the larval stage in order to study its diet and determine whether it might exhibit food selectivity. Sampling was conducted between May and July in 2014 and 2017 with bongo and conic nets. Physicals oceanographic data were sampled with CTD probe in the middle St. Lawrence estuary. Stomach content analyses were conducted on 384 measured larvae. Larval density was higher in 2014 than in 2017, with a strong abundance in May. Of the larvae identified, 95.5 % measured 3 to 7 mm, and 56 % of those selected in 2014 had a yolk sac, compared to 77 % in 2017. A linear regression between mouth gape width and standard length of larvae was observed in both years. On average, larvae ingested 0.5 prey, with copepod eggs and pollen being most abundant. Pine pollen grains (*Pinus* spp. and *Picea* spp.) were found the most frequently in the larval stomachs and in the environment because the St. Lawrence estuary is bordered by pine forests and pine pollen grains are dispersed by the wind. The rate of carbon in pollen grains and eggs ranges from 23 % to 55 %, so they represent a great source of energy and are selected by larvae according to Chesson's alpha index. Several marine organisms like anchovy larvae consume pollen, and some tadpoles are able to digest it. However, pollen digestibility has not been confirmed in larval sandlance so experimental studies would be required to verify the importance of pollen in their diet.

INTRODUCTION

Identifying mechanisms that drive the high interannual variability in marine fish recruitment strength has been a key question in fisheries ecology for more than 100 years (Hjort, 1914). For most temperate and boreal fish species, recruitment is defined as the abundance of young-of-the-year juveniles that have survived the critical larval period when mortality rates can be as high as 99 % (Armsworth, 2002; Houde, 2002). Predation and starvation are generally considered the two most significant causes of mortality during the planktonic larval stage (Leggett and Deblois, 1994). A key component of both causes of mortality is feeding success during the period when larvae transition from endogenous feeding (yolk) to exogenous feeding (live prey) and become vulnerable to prey supply variability in the environment (Winslade, 1974a; Nilo *et al.*, 1997; Robards *et al.*, 1999). First-feeding failure results in mortality through starvation, while suboptimal first-feeding success results in slow growth, leading to increased risk of predation due to smaller size at age (Anderson, 1988; Miller *et al.*, 1988) and a longer larval stage (Anderson, 1988; Bailey and Houde, 1989; Fortier and Villeneuve, 1996; Takasuka *et al.*, 2003; Faria *et al.*, 2011). From first feeding, most larval fish species are selective and consume only a limited number of taxa within the suite of species available in their planktonic environment (Cushing, 1975; Frank and Leggett, 1982). The ratio of prey size to larval fish size, as well as interspecific differences in the capacity of potential prey of a given size range to escape attacks, likely determine prey selectivity (Buskey *et al.*, 1993; Robert *et al.*, 2008; Robert *et al.*, 2011). To be able to link feeding success, survival or recruitment to prey density, we must therefore first identify the diet, and more specifically the preferred prey, of a given larval fish species or population.

The sandlance (*Ammodytes* sp.) is an important forage species in Northwest Atlantic boreal marine ecosystems (Springer and Speckman, 1997; Lesage, 2014). Like most forage fish, sandlance transfer energy from lower trophic levels towards vertebrate predators such as commercially exploited groundfish, marine birds and mammals (Sherman *et al.*, 1981; Winters, 1981; Furness, 1990; Springer and Speckman, 1997; Dufour and Ouellet, 2007). Previous studies suggest that in the middle St. Lawrence

estuary (including the Saguenay-St. Lawrence marine park in Quebec, Canada), sandlance is the main prey of cetaceans, including the endangered beluga whale (*Delphinapterus leucas*) (Lesage, 2014). However, its distribution, abundance and population dynamics in the region remain unknown, largely due to difficulty of capturing juvenile and adult sandlance using conventional gear because they bury themselves into the sediment (Levesque and Grégoire, 1997). These knowledge gaps about the dynamics of a key prey constitute a major source of uncertainty for the Saguenay-St. Lawrence marine park's conservation objectives (2010).

The objective of this study was to study the diet composition and prey preferences of sandlance. We conducted ichthyoplankton surveys estimating larval sandlance abundance and distribution during two separate years (2014 and 2017) in the middle St. Lawrence estuary. We then assessed diet composition and individual feeding success from gut content analyses. Finally, we determined size-dependent prey selectivity indices using Chesson's alpha index, defined by the proportion of a given prey taxon found in the gut of larval sandlance compared to its proportion in the plankton. The results of this study constitute a step in defining the larval-stage recruitment parameters and dynamics of this important forage species within the St. Lawrence estuary.

MATERIAL AND METHODS

Study area

The St. Lawrence estuary is divided into three main regions, the upper, middle and lower estuaries (Fig. 6), with the middle estuary extending from Île d'Orléans to Tadoussac and Île Verte over a total distance of 180 km (Sirois and Dodson, 2000). The middle estuary is bordered by two main channels, one of which—the Northern Channel—is deeper than the other—the Southern Channel, that create complex mostly tide-dependent circulation patterns (Muir, 1982; El-Sabh, 1988; El-Sabh and Silverberg,

1990; Dufour and Ouellet, 2007). The tidal inflow in the Northern Channel is strong near Île aux Lièvres, where the depth is 120 m (d'Anglejan, 1981). The width of the middle estuary varies between 2 and 24 km, with a series of islands spread over a shallow plateau (< 40 m deep) separating Northern and Southern channels (Fortier and Gagné, 1990). The Northern Channel connects the Île aux Lièvres basin with the Île aux Coudres basin where the depth can reach 20 m in some places (St-Onge Drouin, 2010). On one side of Île Verte, the depth is 5 m near the shore with a sandbank, and on the other side of the island, the depth is 50 m due to the Northern Channel. Île aux Lièvres is characterized by a sandbank around a major part of the island with a depth of 0 to 5 m (Munro *et al.*, 1998). The Tadoussac region is characterized by a sill at the entrance of the Saguenay Fjord that generates an upwelling (El-Sabh and Silverberg, 1990) that generates in primary and secondary production. Near Tadoussac, the Northern Channel is 60 to 100 m deep and separated in two portions by Île Rouge's sandbank, which is 20 to 35 m deep (Henri *et al.*, 1985; El-Sabh and Silverberg, 1990). Stratification and density increase markedly near Île Rouge (Saucier and Chassé, 2000).

Île aux Lièvres and Île Verte are known spawning areas for herring. Around these islands, turbulence created by tidal movement transport larvae vertically in the water column (Henri and Dodson, 1985). Due to the tide, larvae can aggregate in a precise area called a retention site. The substrata around these islands is adapted to herring spawning as well as sandlance spawning because this species uses a fine substrate (Robards *et al.*, 1999b).

The study area was located in the Saguenay-St. Lawrence marine park between Île aux Lièvres and Tadoussac (between 48° 08' N, 69° 37' W and 47° 48' N, 69° 46' W). During the summer, water mixing creates a salinity gradient of ~10 ‰ ranging between 18 and 30 practical salinity units (PSU) due to freshwater supply (Fortier and Gagné, 1990; Vincent and Dodson, 1999; Saucier *et al.*, 2009). Near Île Verte, as depth increases towards the Northern Channel, the concentration varies from 5 to 10 mg/l, PSM (d'Anglejan, 1981). Strong primary production occurs in spring and summer, and high concentrations of phytoplankton (0.5 to 4×10^6 cell. L⁻¹) can be found in front of the

Saguenay River, in turn generating high secondary productivity (Désilets *et al.*, 1989; Plourde and Runge, 1993; Winkler *et al.*, 2003). This high secondary productivity provides favorable conditions for reproduction and larval fish growth, making the area a major nursery for several species, including sandlance and Atlantic cod (Castonguay and Cyr, 1998).

Sampling

Sampling took place once or twice per week from May to July in 2014 and 2017, between Île aux Lièvres, Île Verte and Tadoussac (Fig. 6) onboard the *RV Alliance*, an 11 m vessel from the Saguenay-St. Lawrence marine park. During sampling in 2014, which originally targeted larval Atlantic herring (*Clupea harengus*), sandlance larvae were particularly abundant and were available for this study. To maximize the probability of catching sandlance larvae in 2017, the stations where sandlance were particularly abundant in 2014 were revisited, as well as two additional stations where early life stages of sandlance were suspected to occur (Table 1). These two additional stations were chosen for spawning potential due to the presence of sand around the entrance of Tadoussac and Île aux Lièvres. In total, seven stations were sampled in both 2014 and 2017, one was sampled only in 2014, and two were sampled only in 2017. Three to five stations were visited each sampling day. Sandlance were captured in 20 net hauls in 2014 and 38 in 2017.

Fish larvae and their zooplankton prey were caught using bongo nets (larvae – diameter: 60 cm, mesh: 333 µm; zooplankton – diameter: 50 cm, mesh: 63 µm; equipped with G.O. flowmeters) deployed in a sawtooth pattern for 10 minutes throughout the entire water column, down to 5 m above the bottom, at depths between 11 and 65 m, at a low speed (3 knots). Once collected, larvae were immersed in a clove oil solution (0.05%), which acts as an anesthetic for the fish to avoid stomach content evacuation, before being fixed in ethanol (95 %)

At each station, a CTD profile was obtained to characterize the water column, including temperature (°C) and salinity (PSU). To sample zooplankton throughout the water column and characterize the potential prey field of the sandlance larvae, a vertical haul with a conical net (diameter: 50 cm, mesh: 63 µm) was carried out at each station. The zooplankton and larval fish were fixed in ethanol (95 %) in 2017, whereas in 2014, the zooplankton was preserved in 4 % formaldehyde. The ethanol was replaced after 24 hours to optimize organism preservation. Ethanol has the advantage of not being carcinogenic, contrary to formaldehyde, but it reduces the preserved organisms' weight and standard length a bit (Kristoffersen and Salvanes, 1998). Formaldehyde could shrink the organism (Fox, 1996) but better preserves pigmentation. Sandlance larvae sampling in 2014 was conducted by Laurence Levesque and required that physical data like water temperature and salinity be gathered from the Maurice Lamontagne Institute.

Table 1. Summary of number of larvae sampled in 2014 and 2017, by week and station.

Year	2014																											Total n							
Week	22				23					24							25																		
Date	28/05		29/05		02/06			05/06		10/06			11/06				17/06			18/06															
Station	3	4	15	16	4	5	6	12	14	1	2	3	1	2	3	4	5	6	7	12	14	15	7	9	12	14	15	1	2	3	4	5			
Number of larvae	128	509	47	38	37	64	2	16	0	26	0	5	43	39	33	22	65	0	2	9	1	9	0	0	0	0	1	61	207	13	74	6	1457		
Year	2017																											Total n							
Week	21				22			23					24				25			26					28										
Date	24/05				30/05			06/06			07/06		13/06		22/06	27/06			28/06		13/07														
Station	3	4	5	50	1	2	15	1	2	3	51	4	5	15	16	50	4	5	15	50	1	2	3	4	1	2	3	51	4	5	15	16	50	1	
Number of larvae	7	8	8	9	37	37	3	5	8	1	11	3	0	0	3	0	1	0	0	0	2	3	0	4	6	9	2	0	2	0	0	0	0	1	168

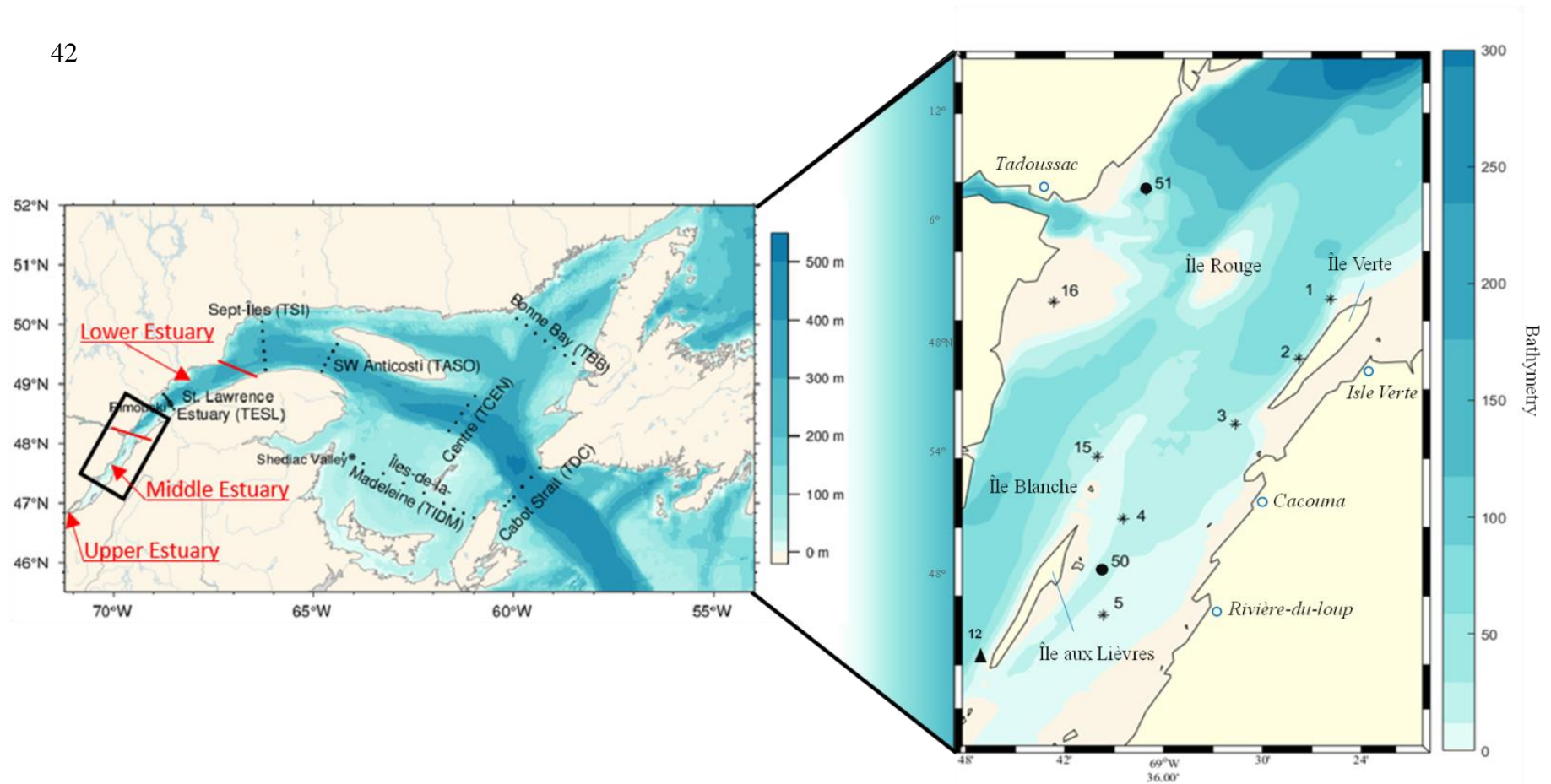


Figure 6. Map representing the area studied between Île aux Lièvres and Tadoussac in the St. Lawrence estuary as well as the position of the stations sampled from May to July in 2014 and 2017, with bathymetry (in metres). On the left, the study area is delimited by the black rectangle. On the right, the stations that were sampled only in 2014 are indicated by a triangle, those sampled only in 2017 are indicated by a dot, and those sampled in 2014 and 2017 are indicated by a star.

LABORATORY ANALYSIS

Physical data

To explore the impacts that environmental factors can have on larvae, the 2017 CTD profiles were calibrated and validated at the Maurice Lamontagne Institute, given that the 2014 data had previously been covered by Levesque (2017). To analyze the abiotic conditions of sandlance habitat, mean temperature and salinity were calculated over the top 20 m at each station. This range was chosen based on the location of larvae in the water column. Sandlance larvae are generally found in the first 15 to 20 m of the water column (Potter and Lough, 1987; Robards *et al.*, 1999).

Zooplankton identification

Zooplankton abundance was determined from subsamples using a 10 ml Hensen Stempel pipette. A minimum of 300 individuals of the dominant copepod species were counted to obtain a representative abundance estimate for each zooplankton tow. Between two and five 10-ml subsamples were taken from each zooplankton sample of an initial known volume, depending on the concentration of organisms present in the sample. Zooplankton density was used to understand prey availability for larvae and to determine if some intra-annual variations may influence larval sandlance diet.

All zooplankton organisms were counted and identified to the lowest taxonomic level possible. The developmental stage of calanoid and cyclopoid copepods and species were determined using a stereomicroscope (Leica MZ12.5). Harpacticoida copepods were classified as adults, copepodites or nauplii because intermediate-stage identification was not possible. Copepod eggs were assigned to five diameter size classes

(< 80 μm , 80-100 μm , 100-135 μm , 135-165 μm and > 200 μm), and pollen grains were identified according to their genus. When more than 100 individuals of a given taxon were present in a subfraction (e.g., eggs or pollens), that taxon was not counted in the following subsample.

Larval identification and measurement

Sandlance were discriminated from herring and rock gunnel using larva meristic characteristics described by Able and Fahay (1998), specifically the criterion that preanal length is 60-70 % of total length. Species identification was confirmed by a larval fish taxonomist at the Maurice Lamontagne Institute, Fisheries and Oceans Canada. *Ammodytes* sp. larvae were sorted from a total of 74 samples collected in 2014 and 2017, isolated and individually re-preserved in 1-ml vials and each given a unique identification number. Larval mouth gape was measured (Dabrowski and Bardega, 1984) to determine the size range of potential food items. Yolk sac width and length measurements were taken to understand the correlation between feeding and yolk sac size (Doyle, 1977).

Stomach content analysis

Larvae were individually placed on a slide with a glycerol drop (BP229-1), and their stomachs were dissected under a Leica stereomicroscope *MZI2.5* at 10 \times magnification using entomological needles (diameter: 0.125 mm). Pictures were taken, and the prey items were measured and identified to the lowest resolution possible. In 2014, 25 individuals at each station were randomly selected for dissection, for a total of

220 larvae, while in 2017, all larvae ($n = 164$) were dissected due to the low number of larvae captured. In total, 384 larvae were dissected.

Data analysis

We transformed stomach content data, which was originally compiled as abundance of the different prey taxa, into carbon content to approximate nutritional value (Heinle and Flemer, 1975). The carbon content of each prey was estimated from specific carbon-length relationships (Table 2).

To estimate larval length at first feeding, we determined the mean length of larvae that had at least one prey in their stomachs. The number of larvae with an empty stomach was also noted. The average number of prey captured per larva, the feeding incidence and the proportion of larvae with gut content to all larvae analyzed were determined (Fortier *et al.*, 1996).

Larval sandlance larvae's selectivity for prey i was determined using Chesson's α -selectivity index (Chesson, 1978; Chesson, 1983):

$$\alpha_j = \frac{\frac{d_j}{n_j}}{\sum_{i=1}^N \frac{d_i}{n_i}}, \text{ for } i = 1, \dots, N$$

where N is the number of prey taxa considered, (d_j/n_j) is the relative frequency ratio of prey j in the diet and in the plankton, and $\sum (d_i/n_i)$ is the sum of that ratio for all prey taxa. Chesson's α -selectivity index was derived using only larvae that had at least one prey in their digestive tract (Courtois and Dodson, 1986). Neutral selection equals the unweighted average for all prey types, which is equivalent to 1, divided by the number of prey taxa considered, which is 9 in this study. When $\alpha > \text{threshold}$, it represents positive selection, and when $\text{threshold} < \alpha$, it represents negative selection.

Table 2. Formulas used for estimating carbon content (C, mg) from volume (V, mm³) and/or trunk length (L_{TR} , mm), prosome length (PL, mm), width (W) and total length (L, mm) for the different prey taxa.

Preys	Volume (mm³)	Algorithms for carbon content, C^{1/4}carbon	References
Eggs			
> 200 μm	$V = \pi*(W/2)^2*L$	$C = 0.14 * 10^{-6} * (4/3\pi(L * 1000/2)^3)$	Kiorbe <i>et al.</i> , 1985
165-195 μm	$V = \pi*(W/2)^2*L$	$C = 0.14 * 10^{-6} * (4/3\pi(L * 1000/2)^3)$	Kiorbe <i>et al.</i> , 1985
135-165 μm	$V = \pi*(W/2)^2*L$	$C = 0.14 * 10^{-6} * (4/3\pi(L * 1000/2)^3)$	Kiorbe <i>et al.</i> , 1985
100-135 μm	$V = \pi*(W/2)^2*L$	$C = 0.14 * 10^{-6} * (4/3\pi(L * 1000/2)^3)$	Kiorbe <i>et al.</i> , 1985
80-100 μm	$V = \pi*(W/2)^2*L$	$C = 0.14 * 10^{-6} * (4/3\pi(L * 1000/2)^3)$	Kiorbe <i>et al.</i> , 1985
< 80 μm	$V = \pi*(W/2)^2*L$	$C = 0.14 * 10^{-6} * (4/3\pi(L * 1000/2)^3)$	Kiorbe <i>et al.</i> , 1985
Zooplankton			
Microsetella		$C = e^{1.03} * \ln(L*1000) - 7.07$	Satapoomin, 1999, Table 2
Copepodites		$C = 10^{3.07} * \log(PL * 1000) - 8.37$	Uve, 1982, Table 1
Nauplii		$C = (10^{2.515} * \log L + 0.975) * 0.447$	Lee <i>et al.</i> , 2003, Fig. 3, (1)
Pollens			
<i>Picea</i> spp.		$C = -0.460 + 0.866(\log V)$	Strathmann, 1967
<i>Pinus</i> spp.		$C = -0.460 + 0.866(\log V)$	Strathmann, 1967
Rotifers			
		$C = 4.696*L^{.868}$	Tanskanen, 1994
Appendicularians			
		$C = 8.20 * 10^{-8} * (L_{TR} * 1000)^{2.70}$	Sato <i>et al.</i> 2003, Equation 7
Diatoms			
	$V = \pi*(W/2)^2*L$	$C = -0.460 + 0.866(\log V)$	Strathmann, 1967, Romero-Ibarra and Silverberg, 2011

RESULTS

Spatio-temporal distribution of sandlance larvae and abiotic parameters

Larval distribution and abundance

Higher larval densities (on average two orders of magnitude) were found in the sampling area in 2014 than in 2017 using Student's t-test ($p = 0.008$; Fig. 7). In 2014, highest abundance of sandlance larvae was found in Week 22 at Stations 3 and 4 with densities between 2.6 ind. m^{-3} and 33 ind. m^{-3} . In Week 25, larval density increased to 17.1 ind. m^{-3} at Station 2. Lower abundance was reported in weeks 23 and 24 with densities ranging from 1 ind. m^{-3} to 4.1 ind. m^{-3} . In 2017, the highest densities of larval sandlance reported were 0.1 ind. m^{-3} at Station 1 and 4.5 ind. m^{-3} at Station 2 during Week 22.

Apart from stations 1 and 2, the remaining stations had very few larvae, with densities of between 0 ind. m^{-3} and 4.2 ind. m^{-3} in 2017. Larvae were most frequently present at Stations 1 and 2 in 2014 and 2017. Week 23 showed similarly mean abundances in both years, with 1.68 ± 0.38 ind. m^{-3} in 2014 and 0.91 ± 0.68 ind. m^{-3} in 2017. Week 24 mean larval density was 1.97 ± 0.65 in 2014 and 0.03 ± 0.16 ind. m^{-3} in 2017. Week 25 larval abundance was higher than that of the previous week, at 3.86 ± 1.59 ind. m^{-3} in 2014, with a peak of 17.13 at Station 2, and 0.41 ± 0.22 ind. m^{-3} in 2017.

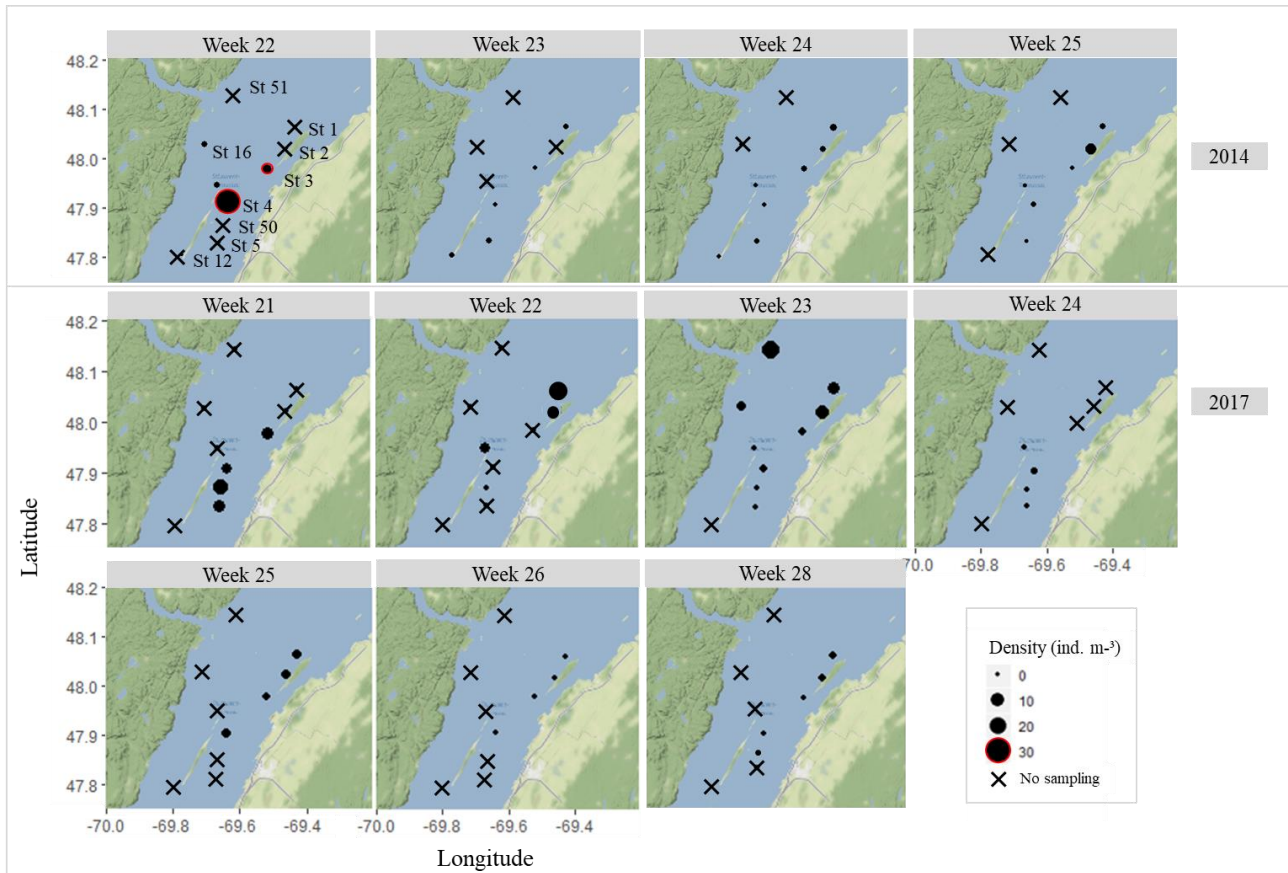


Figure 7. Map representing larval densities (ind. m⁻³) at stations where larvae were identified in 2014 (top panel) and 2017 (bottom panel).

Water salinity and temperature were similar in 2014 and 2017, spanning a wide range of values. Salinity ranged from 19 to 27.5 PSU, and temperature ranged from 2.5 to 8.5°C. During the sampling period, the average salinity was 23.5 PSU and the average temperature was 5°C. The larval density peak in 2014 was associated with a salinity of 26.5 PSU and a temperature of 5°C. In 2017, the highest density coincided with a salinity of 23.7 PSU and a temperature of 4.3°C, also in Week 22 (Fig. 8, b, d).

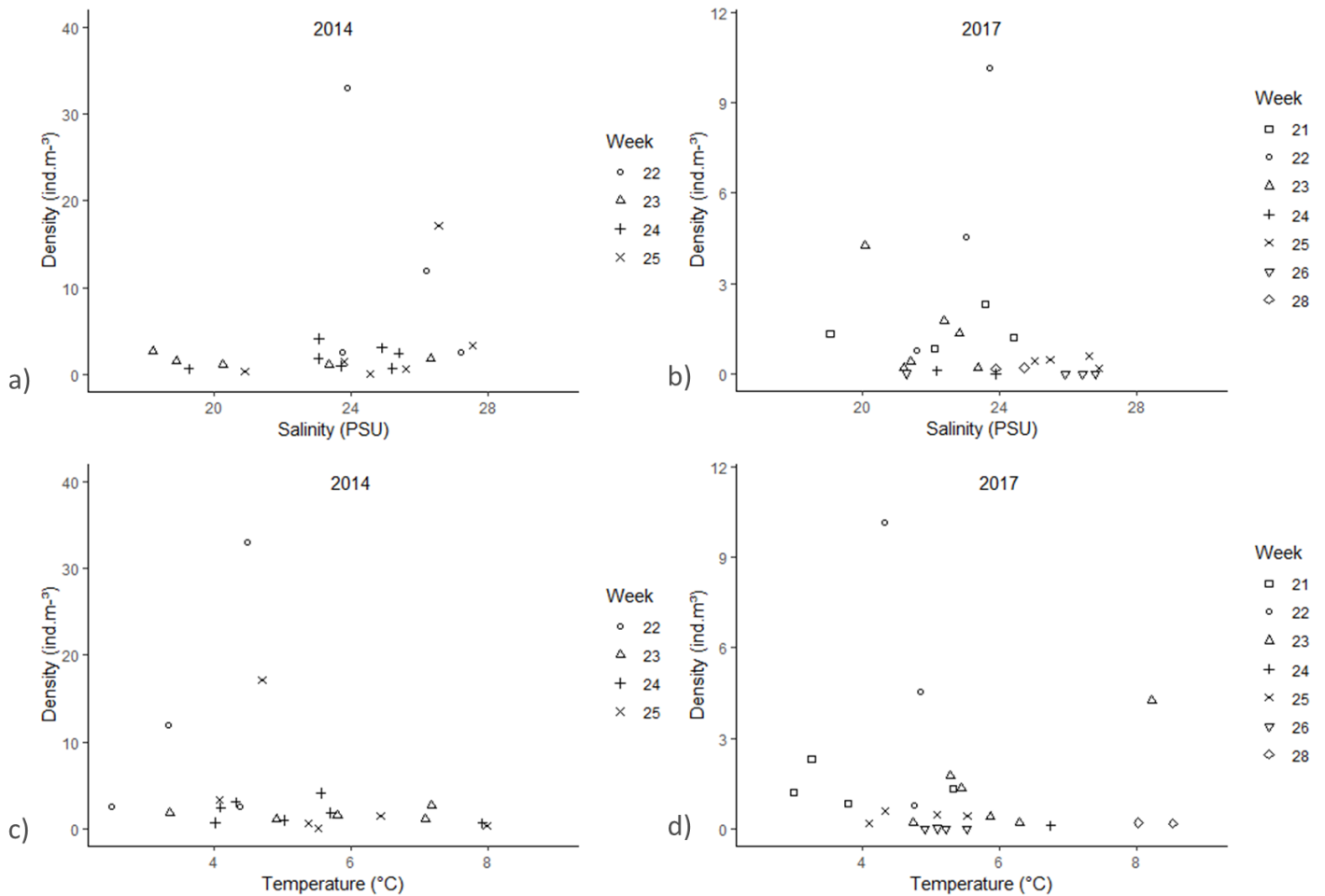


Figure 8. Sandlance larvae density in relation to mean salinity (a, b) and mean temperature (c, d), averaged over the first 20 metres of the water column, in calendar weeks 22 to 25 in 2014 and weeks 21 to 28 in 2017.

Size frequency

Larval standard length followed a normal distribution from 3 to 7 mm, which included 95.5 % of all larvae (Fig. 9). The remaining 4.5 % of larvae were larger

individuals, in the 7 to 12 mm size range. Larval standard length ranged from 3.8 to 9.3 mm in 2014, with a mean of 5.4 mm, and from 3.6 mm to 11.4 mm in 2017, with a mean of 5.6 mm. In both years, yolk sac larvae were more numerous than post-larvae. Of the 364 larvae dissected (220 individuals in 2014, and 164 in 2017), 55.9 % carried a yolk sac in 2014 and 77.4 % did so in 2017 (Table 3). The yolk sac was observed to be absent as of the standard length of 6.8 mm in both years, except for one larva measuring 10.2 mm long in 2017 (Fig. 10).

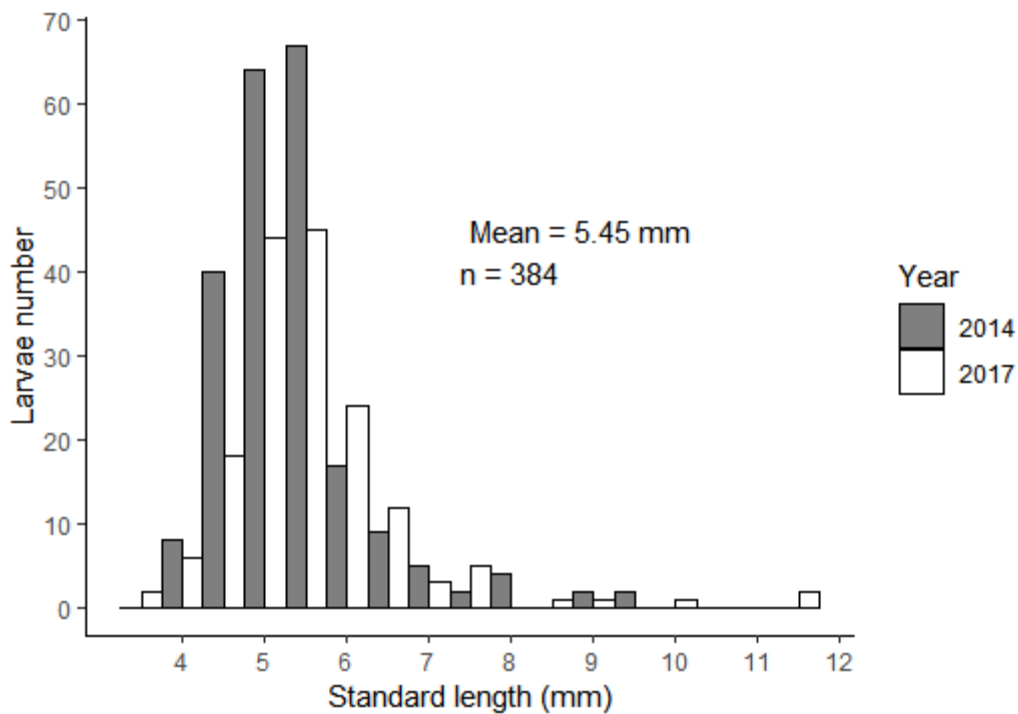


Figure 9. Standard length (mm) frequency distribution of sandlance larvae in 2014 and 2017.

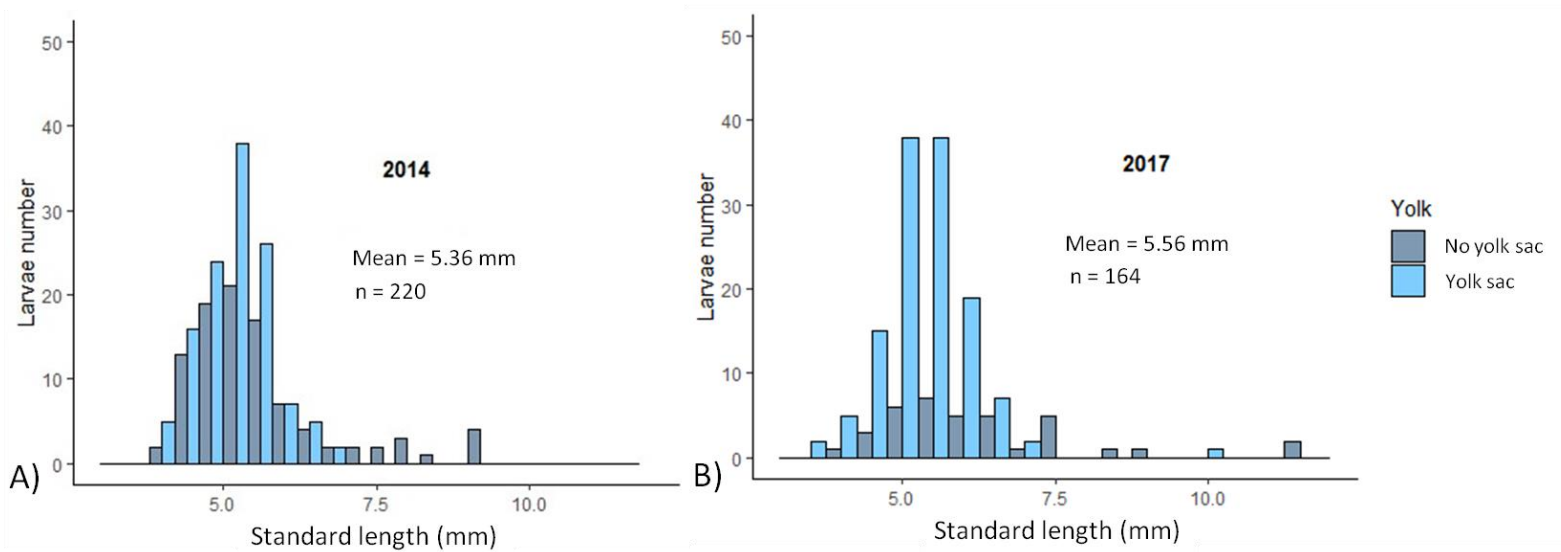


Figure 10. Size frequency histogram in relation to standard length (mm), divided according to the presence (light blue) or absence (grey blue) of the yolk sac, in 2014 (A) and 2017 (B).

The mouth gape width of sandlance larva ranged from 0.1 mm to 0.6 mm with a mean of 0.3 ± 0.06 mm (Fig. 11). A linear regression between mouth gape width and standard length was observed in both years ($r^2 = 0.1$, $p = 9.9 \times 10^{-8}$ in 2014; $r^2 = 0.2$, $p = 1.2 \times 10^{-9}$ in 2017). The linear regression differed between the two years ($r^2 = 0.2$, $p = 0.0154$).

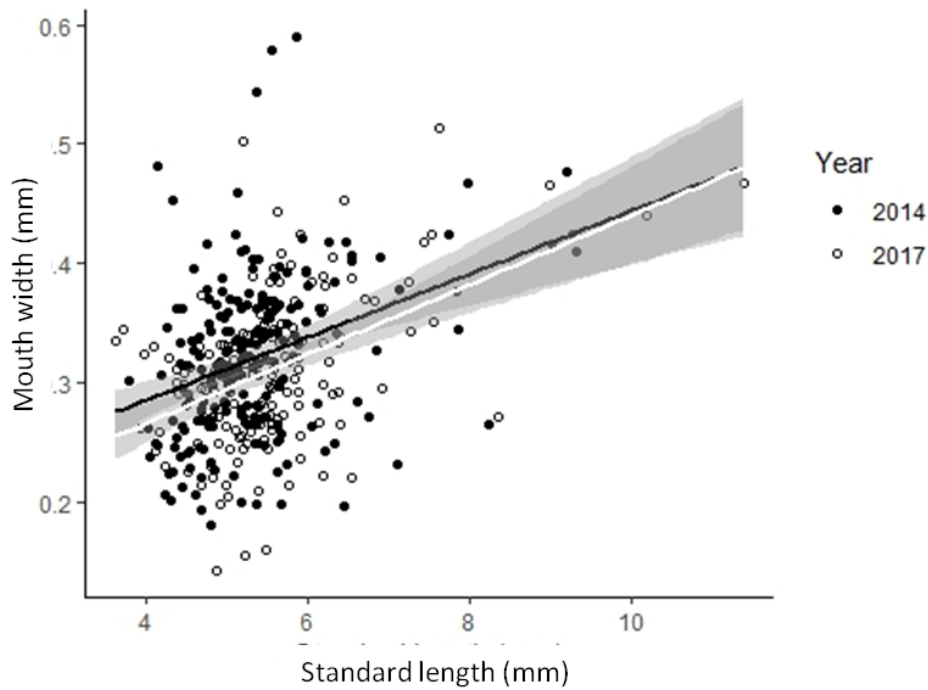


Figure 11. Relationship between the mouth gape width (mm) and standard length (mm) of 375 sandlance larvae in 2014 (black) and 2017 (white). The light grey area indicates the standard error of regressions.

Food composition in sandlance larvae

Larval feeding

Feeding incidence (percentage of larvae with at least one prey in their gut) was low in both years, at 22.3 % in 2014 and an even lower 11.8 % in 2017. The proportion of yolk sac larvae among feeding larvae was high, at 53.1 % in 2014 and 57.7 % in 2017, indicating that first-feeding occurred before endogenous resources had been fully absorbed. The mean length of larvae that ingested one or more prey was 6.0 ± 2.2 mm in 2014 and 6.3 ± 1.6 mm in 2017 (Table 3). On average, feeding larvae ingested 2.5 and 2 prey, in 2014 and 2017, respectively. The maximum number of prey found in a single larva was 20.

Table 3. Summary of 2014 and 2017 feeding statistics for all *Ammodytes* sp. larvae with standard deviation.

Year	2014	2017
Number of larvae	1457	170
Number of larvae dissected	220	164
Yolk sac (%)	55.9	77.4
Feeding incidence (%)	22.3	11.8
Mean length of larvae length with prey (mm)	6.0 ± 2.2	6.3 ± 1.6
Mean number of prey ingested by larvae with prey	2.5 ± 3.3	2.0 ± 2.2
Mean number of prey ingested by larvae	0.5 ± 0.8	0.2
Mean size of ingested prey (mm)	0.07 ± 0.03	0.08 ± 0.03
Mean Ratio (prey/ mm of larvae length)	0.013 ± 0.005	0.011 ± 0.005

A linear regression was observed between the standard length of larvae and prey size in 2014 ($r^2 = 0.1$; $p = 0.002$) but not in 2017 ($r^2 = 0.1$; $p = 0.07$) (Fig. 12). The limited number of larvae in 2017 prevented us from confirming an increase in prey size among larvae measuring 4 to 7.5 mm in length. The mean prey size in 2014 was 0.07 ± 0.03 mm with a range of 0.03 to 0.3 mm. Values were similar in 2017, with a mean prey size of 0.08 ± 0.03 mm and a range of 0.03 to 0.2 mm. In both years, the main prey consumed by larvae measuring less than 7 mm in length were copepod eggs (measuring between 0.03 and 0.2mm) and pollen grains (*Pinus* spp. and *Picea* spp.). For larvae measuring more than 7 mm in length, the same main preys were observed in 2014, and those prey as well as several nauplii and copepodites (Calanoida and Harpacticoida) were observed in 2017.

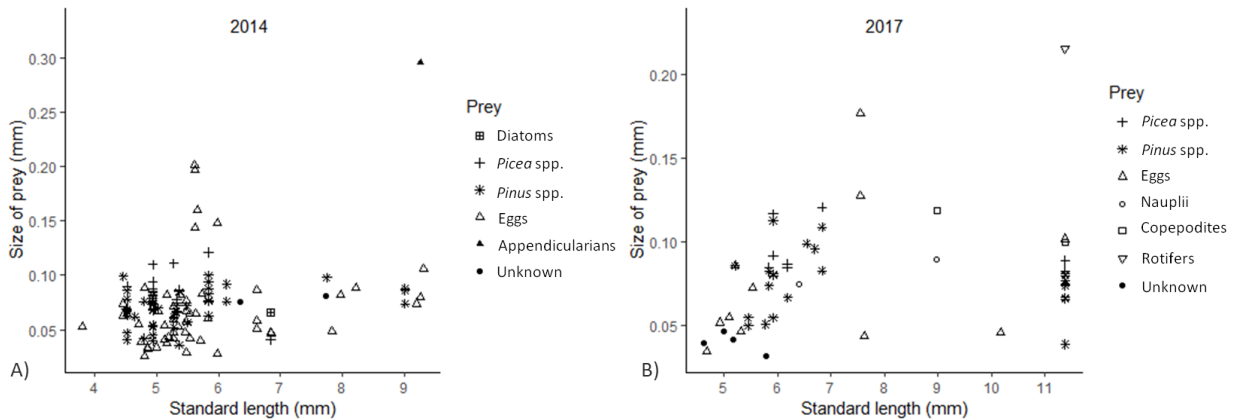


Figure 12. Relationship between size of prey consumed and larval standard length in 2014 (A) and 2017 (B). Copepodites include Calanoidea and Harpacticoida taxa.

Prey number and carbon

Copepod eggs, one of the most commonly found prey in the larval stomachs in the two years studied, represented 43.2 % of the diet by numbers in 2014 and 21.6 % in 2017 (Fig. 13). Most of the eggs fell into the < 89 μm size class, which represented 38.6 % and 15.7 % of all prey in 2014 and 2017, respectively. Eggs collectively represented 58.8 % and 63.4 % of the carbon ingested in 2014 and 2017, respectively. Furthermore, only 23.5 % of eggs belonged to the < 89 μm size class in 2014, and 1.1 % in 2017. Pollen was another common prey taxon by numbers, with *Picea* spp. making up 11.4 % of larval sandlance diet in 2014 and *Pinus* spp., 41.2 %. In 2017, *Picea* spp. made up 13.8 % of their diet, and *Pinus* spp., 47.1 %. *Picea* spp. and *Pinus* spp. contributed 21.11% and 20.45 %, respectively, to the carbon content in 2014, and 22.98 % and 29.38 %, in 2017 respectively.

Eggs measuring > 100 μm , appendicularians and diatoms represented less than 7.02 % of sandlance larvae's diet by numbers and 53.76 % in terms of carbon in 2014.

Eggs measuring 100 μm to 165 μm , nauplii, copepodites and rotifers represented less than 15.7 % of their diet by numbers and 69.7 % in terms of carbon in 2017.

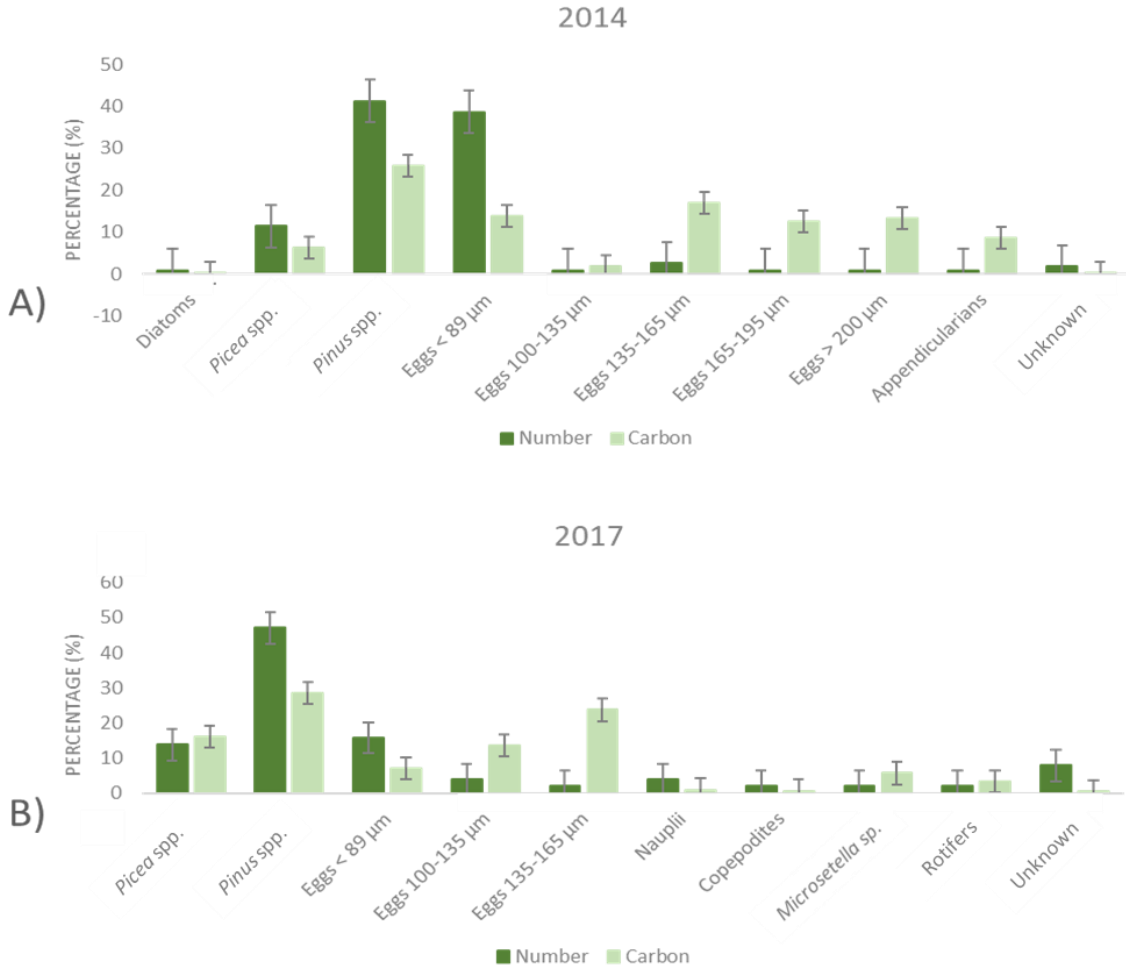


Figure 13. Percent contribution of larval sandlance prey taxa in terms of number (dark green) and carbon content (light green) in 2014 (A) and 2017 (B). Zooplankton eggs were divided into size classes < 89 μm , 100-135 μm , 135-165 μm , 165-195 μm and > 200 μm . Copepodites include Calanoidea and Harpacticoidea taxa. The error bars represent the standard error.

Selectivity

Prey field composition

Zooplankton were more abundant in 2017 (4381 ± 62.1) than in 2014 (3785.25 ± 26.1) (Fig. 15). On average, copepod eggs were 22.1 times more abundant in the environment during Week 22 in 2014 than the same week in 2017. In 2017, the highest relative abundance of eggs was observed in Week 25, at 12.5 % (Fig. 14). Calanoid nauplii and copepodites each represented ~16 % of potential prey in 2014, but their relative contributions to potential prey abundance were lower in 2017, at 8.6 % and 10.2 %, respectively. Cyclopoid nauplii, Harpacticoid nauplii and copepodites represented less than 10% of all potential prey in both years.

As for non-copepod organisms, pollen grains made up 27 % of potential prey in 2014. They were relatively more abundant in 2017 than in 2014, representing 60.2 % of potential prey on average (Student's t-test with $p = 0.047$). The relative abundance of centric diatoms was low in 2014, and diatoms represented up to 10 % of potential prey items in 2017. Other taxa such as rotifers and appendicularians represented a minor proportion of potential prey, except in Week 22 in 2014 when rotifers made up ~15 % of the potential prey field. The total zooplankton density was $340.89 \text{ ind. m}^{-3}$ in 2014 and $616.99 \text{ ind. m}^{-3}$ in 2017.

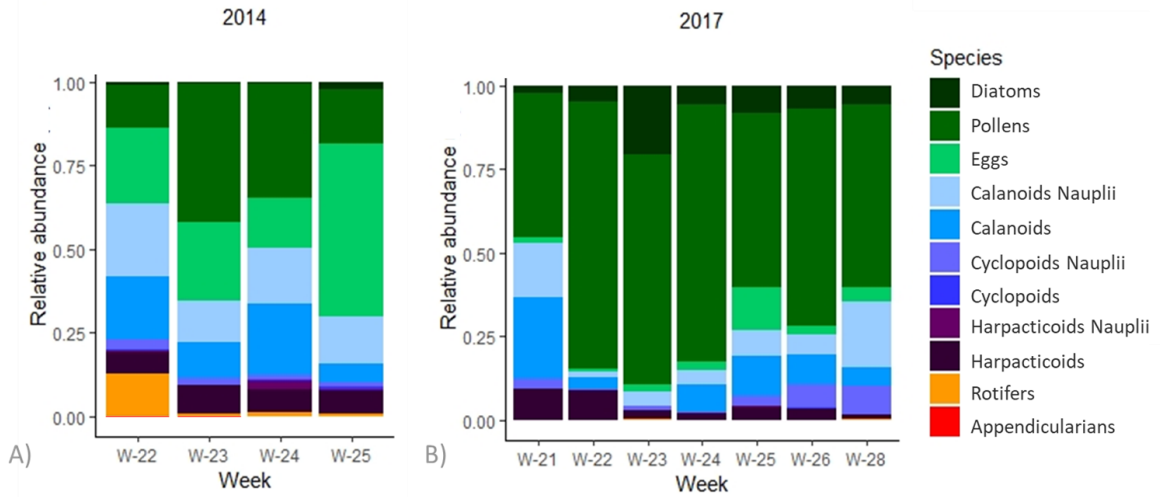


Figure 14. Relative abundance of potential zooplankton prey taxa in the environment in 2014 (A) and 2017 (B) in each sampling week.

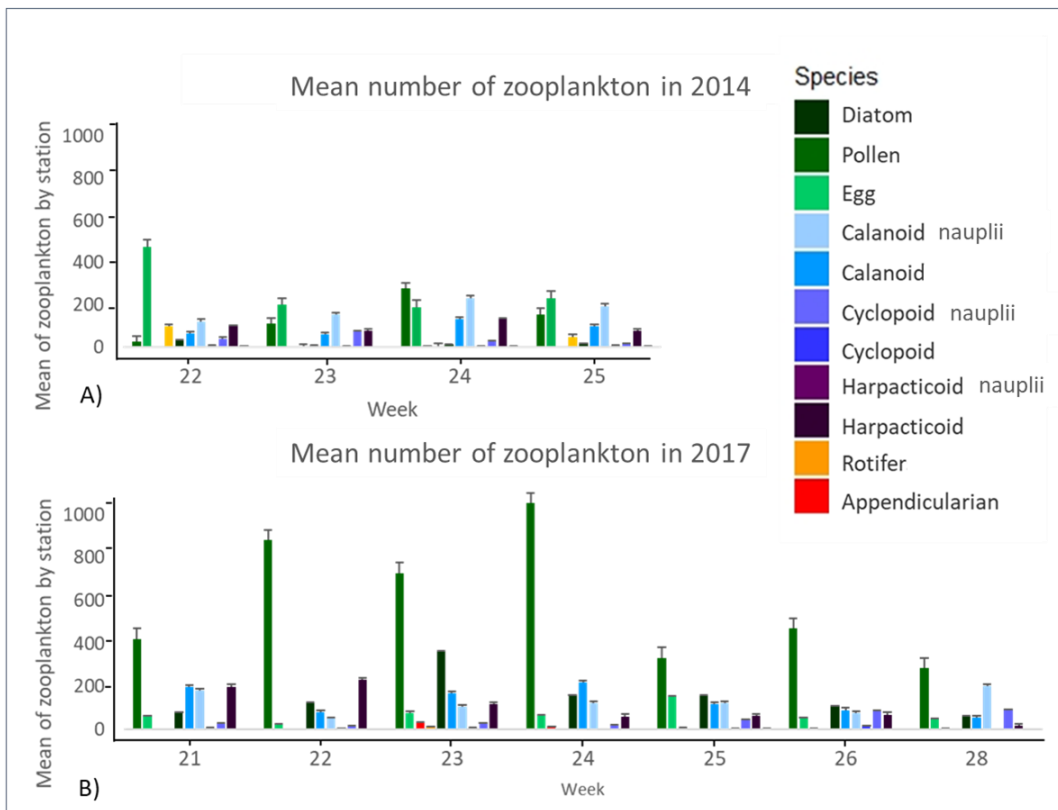


Figure 15. Mean number of zooplankton organisms per week in 2014 (A) and 2017 (B) with standard error.

Prey selectivity

Sandlance larvae showed strong positive selectivity for *Pinus* spp. pollen in both 2014 and 2017, with mean Chesson alpha values > 0.4 (Fig. 16). Larvae showed moderate positive selectivity for *Picea* spp. pollen in 2017, and neutral selectivity for it in 2014. All other taxa that were frequently part of the sandlance diet, such as copepod eggs $> 100 \mu\text{m}$, nauplii and copepodites, as well as diatoms, rotifers and appendicularians, were consumed in a proportion either similar to, or smaller than, their occurrence in the plankton.

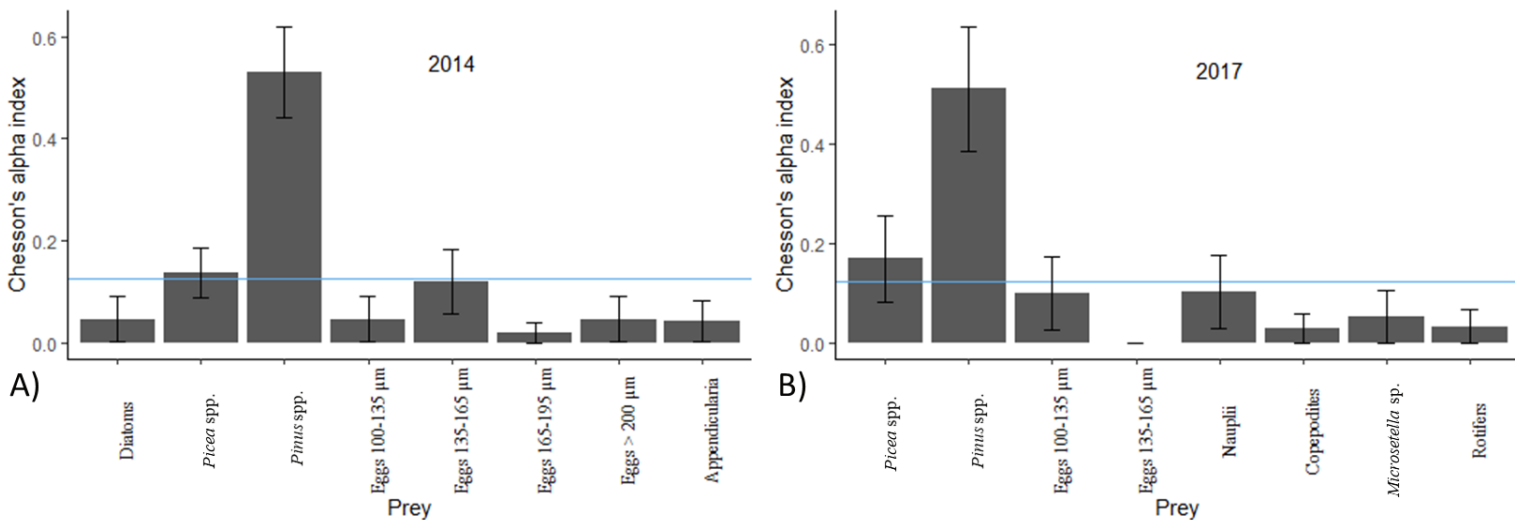


Figure 16. Mean Chesson's α selectivity index for *Ammodytes* spp. larvae sampled in summer 2014 (A) and 2017 (B) in the middle St. Lawrence estuary. Eggs were copepodites and included Calanoidea and Harpacticoidea taxa. The negative-positive selectivity threshold was determined to be at 0.125 (horizontal line). Histogram bars below the threshold represent negative selectivity, those equal to the threshold represent neutral selectivity, and those above it represent positive selectivity. Calculations did not consider eggs $< 89 \mu\text{m}$ in size. The error bars indicate the standard deviation and are not included in the interpretation of Chesson's index.

DISCUSSION

Diet composition

The feeding incidence of larval sandlance captured in the middle St. Lawrence estuary was low in both 2014 (23 %) and 2017 (12 %). The main prey found in larval stomachs were eggs and pollen grains, which comprised more than 80 % of stomach content. Few previous studies have reported these prey types contributing so highly to the diet of larval fish at first feeding (Monteleone and Peterson, 1986; Drolet *et al.*, 1991; Herrera *et al.*, 2004). Among the pollen types found in larval sandlance stomachs, *Pinus* spp. represented the highest carbon content. We found that *Pinus* spp. and *Picea* spp. were positively selected by sandlance in both years of the study. Eggs represented 43.86 % (2014) and 21.57 % (2017) of all prey by numbers, but were characterized by neutral selectivity according to Chesson's alpha index. Prey that contributed less to larval diet, such as copepod nauplii and copepodites, rotifers and appendicularians, were negatively selected. A high proportion of empty stomachs was observed in our samples and could be related to the poor foraging capability of first-feeding larval sandlance (Fortier *et al.*, 1992). However, the high frequency of empty stomachs in first-feeding larvae does not necessarily relate to high mortality because sandlance are known to be highly resistant to starvation. (Buckley *et al.*, 1984).

Larval size

The small, 4 to 7 mm long sandlance larvae captured in the middle St. Lawrence estuary generally showed low feeding incidence. It is a characteristic commonly observed in sandlance larvae, especially those < 8 mm in length (Monteleone and Peterson, 1986). According to a study by Yamashita and Aoyama (1986), more than 50 % of sandlance

larvae in Japan found with prey in their guts still displayed yolk reserves. This is consistent with previous studies that have shown that sandlance initiate feeding before complete yolk sac absorption (Yamashita and Aoyama, 1985). Generally, first feeding begins for more than 50 % of larvae at the age of 5 days post hatching (Yamashita and Aoyama, 1985).

Prey size and feeding incidence

First feeding is influenced by the availability of prey of specific types and sizes. A large body of literature indicates that fish larvae generally initiate feeding on copepod nauplii and copepodites, before gradually shifting to larger prey (Hunter, 1981; Monteleone and Peterson, 1986; Pearre, 1986; McGurk and Warburton, 1992). Small larvae in the St. Lawrence estuary that feed on small prey measuring 0.03 to 0.1 mm initiate their feeding mostly on eggs and pollen. The ingestion capacity of larvae varies according to prey type and size, but also to larval morphology (Hunter, 1981; Fortier and Gagné, 1990; Pepin and Penney, 1997; Castonguay *et al.*, 2008; Robert *et al.*, 2008). Llopiz (2013) showed that at a given size, Clupeiform larvae systematically have a lower feeding incidence than Perciforms or Scorpaeniforms due to feeding behavior and gut morphology (Rosenthal and Hempel, 1970; Govoni *et al.*, 1986). These larvae have a long body and straight gut morphology, similar to sandlance larvae (Fahay, 2007). Several studies indicate that capelin (*Mallotus villosus*) and anchovy (*Engraulis anchoita*) larvae, especially those measuring less than 10 mm in length, have a mean feeding incidence ranging between 20 % and 30% with a mean of 2 to 3 prey in their stomachs (Ciechomski, 1967; Hay, 1981; Moksness, 1982; Fortier *et al.*, 1992; Pedersen and Fossheim, 2008). Herring (*Clupea harengus*), another linear-gutted species, have a feeding incidence of 50 % at a length of 8.6 mm (Hay, 1981; Kiørboe *et al.*, 1985). The low feeding incidence could be caused by a high evacuation rate in linear-gutted larvae like (Hay, 1981; Pedersen and Fossheim, 2008).

Importance of the main prey taxa composing larval sandlance diet

Copepods eggs

Copepod eggs provide an important source of energy to first-feeding sandlance larvae; they represented 44 % of all prey by numbers in 2014, and 22 % in 2017. Furthermore, their estimated carbon contribution was high, accounting for 59 % of total carbon in 2014, and 63 % in 2017. Preyed egg varied in size between 32 and 216 μm , with a large number of eggs measuring $< 89 \mu\text{m}$. That size class represented 14 % and 7 % of total carbon in 2014 and 2017, respectively. Even though copepod eggs were an important prey item for sandlance larvae, no positive selection was observed for eggs of any size class over the two sampling years.

The findings of this study are consistent with those of several authors who previously indicated that copepod eggs are often consumed by first-feeding sandlance larvae (Drolet *et al.*, 1991; Yamada *et al.*, 1994; Fortier *et al.*, 1995; Nagano *et al.*, 2001; Simonsen *et al.*, 2006; Demontigny *et al.*, 2012; Mitsuzawa *et al.*, 2017; Nanjo *et al.*, 2017). However, previous reports of the contribution of eggs to the sandlance larvae's diet were often lower than what has been observed in the St. Lawrence estuary (Drolet *et al.*, 1991; Fortier *et al.*, 1995; Mitsuzawa *et al.*, 2017). For example, copepod eggs accounted for only 5 % of first-feeding *A. personnatus* diet in Ise Bay, Japan (Yamada *et al.*, 1994; Nagano *et al.*, 2001). On the other hand, in a study by Economou (1991), larval sandlance in the North Sea foraged heavily on copepods eggs, which accounted for 80 % of their diet. Demontigny *et al.* (2012) found that the stomach content of sandlances in the Gulf of St. Lawrence, near our study area, comprised up to 68 % eggs. This suggests that the importance of copepod eggs to the sandlance diet varies among systems and could depend on local abundance at the time of larval emergence and initiation of exogenous feeding. In general, copepod eggs that are ingested by sandlance are relatively small ($< 200 \mu\text{m}$) (Economou,

1991; Simonsen *et al.*, 2006) and can be observed throughout the larval stage, suggesting a high relative importance to overall diet (Simonsen *et al.*, 2006; Demontigny *et al.*, 2012).

Even though copepod egg consumption seems to be systematic in larval sandlance, eggs are not necessarily selected for. For example, Nagano *et al.* (2001) reported negative selectivity towards this prey item, while Demontigny *et al.* (2012) observed positive selectivity. The neutral selectivity found in our study indicates that they were consumed in proportion to their abundance in the environment. Given that eggs were abundant in the study area, we conclude that they can be considered an important source of energy for larval sandlance in the St. Lawrence estuary.

In the St. Lawrence estuary and the Gulf of St. Lawrence, most species have been reported to prey on copepod nauplii and copepodites from the onset of exogenous feeding (e.g., Robert *et al.*, 2008; Robert *et al.*, 2011). Along with sandlance, redfish (*Sebastes* sp.) is another species whose larvae specialize highly on copepod eggs (Burns *et al.*, 2020). Even though copepod eggs can be perceived as a small prey item providing limited carbon input per predation event, they are often relatively abundant in the environment, even outside of the main spring bloom season. We hypothesize that the strategy of specializing on copepod eggs could provide greater resilience to environmental variability, relative to species preying on nauplii that would be more dependent on interannual variability in copepod phenology. In several ecosystems, sandlance are known to have a protracted larval hatching season, which implies that different batches of larvae may evolve in variable trophic environments. Their reliance on eggs could be an important feature that allows them to succeed over a wider temporal window compared to the bulk of species.

Pollen

Pollen of genus *Picea* spp. and *Pinus* spp. appeared most abundantly in zooplankton samples and larval sandlance stomachs. They were consumed by larvae of all sizes and

contributed between 10 % and 50 % to overall prey ingested by numbers. These significant contributions coincided with high pollen abundance in the environment, corresponding to 35 % in 2014 (Week 22) and 80 % in 2017 (Week 23). Such high relative pollen abundance in the environment in both years can be explained by the fact that the St. Lawrence estuary is bordered by conifer forests that are dominated by balsam fir (*Abies* sp.), white, red and black spruce (*Picea* spp.), and jack pine (*Pinus* spp.). Estuarine waters bordered by large forested areas (Rowe, 1972; Howe *et al.*, 2010) can reach high pollen concentrations in the range of 1450-8000 grains L⁻¹ (Groot, 1966). The pollen grains found in the sandlances' stomachs were mainly *Pinus* spp., but also *Picea* spp.

The presence of pollen in the diet of larval fish has previously been reported for several species and systems. Larval fish foraging in lakes, such as the sucker (*Catostomidae*), have displayed much higher pollen feeding rates, with pollen grains representing more than 75 % of their prey by numbers (Markle and Clauson, 2006). Anchovy larvae (*E. encrasicolus*) in Concepción Bay, Chile have been reported to ingest pollen, with contributions varying according to larval size from 3 to 8 mm (Herrera *et al.*, 2004). Small (4 to 8 mm) anchovy larvae in the gulf of the Patagonian/Adriatic Sea have also been reported to consume pollen, albeit in a relatively low proportion of 1.0-2.5 % (Viñas and Ramírez, 1996; Conway *et al.*, 1998). The presence of pollen in the St. Lawrence estuary is not surprising given that pollen has been found in coastal areas in various parts of the world, especially in coastal gulfs. The majority of the pollen products in the Northern Hemisphere are *Picea* spp. and *Pinus* spp. from pine forests. When released in the spring, some pollen is prone to bursting into subpollen particles (SPP), but this is not the case for *Picea* spp. and *Pinus* spp. (Williams and Dépres, 2017). The peak of *Pinus* spp. pollen release is observed in April (Di-Giovanni *et al.*, 1996) and could correspond to the larval hatching period. The release of pollen could be mostly influenced by degree-days corresponding to the sum of temperatures during a time interval, and the quantity of light and precipitation (Di-Giovanni *et al.*, 1996; Staudt *et al.*, 2000; Paquette and Gajewski, 2013). Moreover, the wind impacts pollen distribution (Paquette and Gajewski, 2013).

Due to their small size, the contribution of pollen grains to the diet of larval sandlance was higher by numbers than by carbon ingested. However, *Picea* spp. and *Pinus* spp. pollen are relatively high in protein (13 % to 20 %) and lipids (2 % to 9 %) content (Roulston *et al.*, 2000), and may thus constitute an important food source for fuelling growth. Larval sandlances' access to this potential source of protein and lipids, however, depends on their digestive capacity. Pollen grains are protected by an external wall composed of cellulose and sporopollenin (Stanley and Linsksen, 1974), namely exine (Wiermann and Gubatz, 1992), which is resistant to most digestive enzymes. However, some aquatic organisms, such as cladocerans, chytrid fungi and tadpoles, can digest them (Wagner, 1986; Wiermann and Gubatz, 1992; Masclaux *et al.*, 2011; Page and Flannery, 2018). It has been shown that pine pollen turns a yellowish color when digested by tadpoles (Wagner, 1986; Sanderson and Kupferberg, 1999). In this study, the pollen extracted from the larval sandlances' stomachs was yellowish colored, but digestive capacity still needs to be formally assessed to understand the value of pollen grains as a prey item. Nevertheless, pollen grains have a pollen coat with some useful molecules that larvae could extract without having to digest the pollen (Wierman and Gubatz, 1992). Markle and Clauson (2006) have shown that pollen grains were not digested by larval suckers, and their value in the diet has not yet been determined. Given the limited visual ability of larval fish, it is possible that the consumption of pollen is attributable to confusing it with other prey items of a similar size (between 50 μm and 80 μm) and appearance, such as copepod eggs (Hudd, 1980).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude vise à expliquer la dynamique d'alimentation du lançon au stade larvaire par l'examen du régime alimentaire et de la communauté planctonique de l'estuaire moyen du Saint-Laurent et à décrire le type de sélectivité alimentaire des larves. Les analyses réalisées au cours des deux années (2014 et 2017) ont montré que les larves de lançon étaient à plus de 95 % de petite taille (3 à 7 mm) et que leur nombre était beaucoup plus élevé en 2014 qu'en 2017. Peu de proies ont été trouvées dans les contenus stomacaux des larves, ce qui se traduit par une incidence alimentaire faible, comprise entre 11 % et 22 %. Les proies principales consommées par les larves étaient les œufs de copépodes et les pollens de pin (*Picea* spp. et *Pinus* spp.). L'indice de Chesson a indiqué une sélectivité pour ces deux éléments.

En raison du faible nombre de larves récoltées ainsi que de leur petite taille, il n'a pas été possible d'effectuer une analyse par classe de taille. Les grandes larves n'étaient pas représentées dans les captures évaluées dans la présente étude étant donné leur absence de l'environnement, conséquence possible d'une grande mortalité due à la prédation ou à une famine majeure en dépit de la présence de proies potentielles dans l'environnement (Monteleone *et al.*, 1987; Malzahn *et al.*, 2007; Demontigny *et al.*, 2012). La présence de courants pourrait aussi advecter les larves à l'extérieur de la zone échantillonnée dans cette étude (Christensen *et al.*, 2008). Il est aussi possible que les larves aient été présentes plus tôt dans la saison, soit avant la semaine 22. Le nombre de larves recensées en 2014 était plus élevé qu'en 2017, avec une densité larvaire maximale de 33 ind. m³, contre 4,5 ind. m³. Cette différence marquante a posé problème pour la comparaison interannuelle. Elle pourrait être attribuable à un échantillonnage tardif en 2017 par rapport à une éclosion précoce des larves, entre fin avril et début mai (Fortier *et al.*, 1995; Bui *et al.*, 2010;

Demontigny *et al.*, 2012), ou à un faible nombre d'œufs en raison d'un nombre moindre de géniteurs en 2017. La réalisation d'un futur programme d'échantillonnage devrait commencer au début mai, correspondant à l'émergence des larves (Fortier *et al.*, 1995; Bui *et al.*, 2010; Demontigny *et al.*, 2012). Cela permettrait par ailleurs d'augmenter le nombre de larves de lançon échantillonnées, y compris les larves non-vitellées, d'accroître le nombre de proies ingérées, d'effectuer des analyses par classes de taille, d'établir une relation entre la taille des larves et celle de leurs proies et de définir à quelle taille se fait la transition alimentaire des larves. De plus, il serait utile d'échantillonner sur plusieurs années consécutives afin d'analyser les possibles variations de la densité des larves (Monteleone *et al.*, 1987). Les échantillonnages de 2014 et 2017 ont été réalisés de la surface jusqu'au fond, assurant une bonne couverture de la colonne d'eau. Dès lors, il est possible que les larves de grandes n'aient pas été présentes dans l'environnement.

Le nombre moyen de proies par larve de lançon était inférieur à 1, et ce, pour les deux années. Cela peut engendrer des biais dans les analyses de sélectivité alimentaire menées pour cette étude, puisque certaines proies n'ont été trouvées qu'une fois dans les estomacs. Il est alors difficile de déterminer la sélectivité. Il est tenu pour acquis dans la littérature que les larves de lançon ont une faible incidence alimentaire (Ciechomski, 1967; Hay, 1981; Moksness, 1982; Fortier *et al.*, 1992; Pedersen et Fossheim, 2008), ce qui est confirmé pour celles de l'estuaire moyen du Saint-Laurent. Lors de la première alimentation, les proies sont peu nombreuses, car le sac vitellin n'est pas totalement consommé; c'est également le cas dans cette étude (Fortier *et al.*, 1995). L'absence de proie dans l'estomac de nombreuses larves peut être attribuée à la petite taille des larves échantillonnées et à leur faible capacité de nage, qui nuit à leurs facultés de recherche et de

capture des proies (Fiksen *et al.*, 1998). Il est courant de trouver, chez les larves de morphologie allongée comme le lançon, des estomacs vides (Hay, 1981). En effet, leur estomac longiligne correspond à un taux de transit élevé, ce qui peut se traduire par une incidence alimentaire très faible (Robards *et al.*, 1999). Il en va d'ailleurs ainsi d'autres espèces fourragères, comme les anchois et les sardines (Blaxter, 1963) en raison de la forme de leur estomac, semblable à celui du lançon (Fahay, 2007).

Parmi les proies ingérées par les larves de lançon, les œufs de copépodes et les pollens ont été sélectionnés. La présence de pollens dans les estomacs n'était pas prévue dans l'hypothèse initiale. Toutefois, comme l'estuaire du Saint-Laurent est bordé par de nombreuses forêts de pins, il est courant de trouver dans l'eau de fortes concentrations de pollens (Groot, 1966), qui ont été transportés par le vent (Rowe, 1972; Howe *et al.*, 2010). Les larves d'anchois présentes sur les côtes consomment aussi des pollens, ce qui laisse suggérer que les conditions locales peuvent influencer la consommation des proies en fonction des processus locaux et de la disponibilité du pollen (Viñas et Ramírez, 1996; Conway *et al.*, 1998; Herrera *et al.*, 2004; Markle et Clauson, 2006). Les pollens contiennent de fortes concentrations de nutriments, dont l'acide gras polyinsaturé (AGPI) connu pour favoriser la croissance du zooplancton (Masclaux *et al.*, 2011). Les pollens échantillonnés présentent un taux de carbone compris entre 20 % et 30 % et pourraient apporter aux larves les nutriments nécessaires à leur survie.

Bien que certains organismes comme les cladocères ou les têtards (Wagner, 1986; Wiermann et Gubatz, 1992; Masclaux *et al.*, 2011) sont capables de digérer le pollen, sa digestibilité par les larves de lançon reste incertaine. En effet, les résultats de cette étude n'indiquent pas si les pollens ont été digérés ou s'ils n'ont fait que passer dans le tube digestif. La non-digestion des pollens pourrait être un problème, car elle pourrait accentuer le phénomène de famine causé par un manque de nutriments. Les pollens ont un manteau pollinique nommé « exine », qui est résistant à la plupart des enzymes digestives (Wierman et Gubatz 1992). Toutefois, certaines molécules situées sur la surface du manteau

pollinique seraient utiles pour les larves, et elles pourraient les extraire sans digérer le pollen (Wierman et Gubatz, 1992).

L'analyse des proies présentes dans l'estuaire moyen indique que les pollens et les œufs de copépodes sont fortement présents dans l'environnement et possèdent une taille semblable, allant de 80 μm à 100 μm . Étant donné que les larves de petite taille ont une faible vision, une confusion visuelle entre ces deux proies est possible (Hudd, 1980), ce qui influencerait la sélectivité des proies de cette étude. En outre, le flou entourant la digestibilité des pollens pour les larves de lançon remet en cause les bénéfices que les larves ont à gagner en consommant du pollen.

Ainsi, les larves de lançon ont sélectionné positivement des pollens et ont consommé un grand nombre d'œufs de copépodes; la digestibilité reste cependant à démontrer. Étant donné que la condition larvaire est étroitement liée à la disponibilité des proies, il serait intéressant de vérifier le taux de survie et la condition larvaire de larves nourries uniquement de pollens par rapport à ceux de larves nourries d'œufs et de nauplii de copépodes (Buckley *et al.*, 1984; Monteleone et Peterson, 1986; Welker *et al.*, 1994; Casini *et al.*, 2006). Une étude en laboratoire comparant les préférences alimentaires des larves de lançon, comme dans l'étude de Pepin *et al.* (1988), pourrait être menée.

De plus, il serait intéressant d'observer au microscope électronique les pollens sortant de l'appareil digestif des larves (Faita *et al.*, 2018) afin de les comparer à des pollens non ingérés et de vérifier si leur paroi externe a été digérée ou non. Il existe plusieurs méthodes de digestion du pollen : mécanique ou chimique (par des enzymes digestives ou un choc osmotique) (T'ai et Cane, 2000). Les pollens qui ont été observés dans les estomacs ne semblaient pas avoir subi de digestion mécanique. Si les larves digèrent le pollen, il est probable que ce soit par digestion chimique. Pour le vérifier, il faudrait récupérer des pollens dans l'environnement afin de leur faire subir une digestion *in vitro* avec des enzymes digestives de poisson. La digestibilité des pollens serait alors définie par la méthode de microspectrophotométrie (Franchi *et al.*, 1997).

La survie du lançon dépend aussi de la disponibilité de la nourriture au moment de l'éclosion des larves. Le mécanisme de match–mismatch permet alors une meilleure survie des larves. Étant donné la disponibilité du zooplancton en 2014 et 2017 (340,89 ind. m³ et 616,99 ind. m³, respectivement) et celle des larves, le mécanisme de match était probablement présent. Par ailleurs, la forte abondance de pollens (77,9 ind. m³ en 2014 et 368,95 ind. m³ en 2017) dans l'estuaire a eu lieu à la même période que l'éclosion des larves. Les pins relâchent généralement leurs pollens au printemps, avec un pic en avril (Di-Giovanni *et al.*, 1996). Un possible match temporel et spatial serait alors possible entre la période de dispersion des pollens et les larves de lançon, sachant que l'indice de Chesson montre une sélectivité positive pour cette proie. Les larves ont ingéré peu de proies, car elles étaient de taille relativement petite – ce qui accroît le risque de prédation –, et un grand nombre d'entre elles possédaient un sac vitellin. Selon le mécanisme « bigger is better » (Anderson, 1988; Miller *et al.*, 1988), leurs capacités natatoires n'étaient pas suffisantes pour leur permettre d'échapper facilement à un prédateur. Afin d'augmenter leurs chances de survie, les larves doivent passer le moins de temps possible dans le stade larvaire (Miller *et al.*, 1988; Islam *et al.*, 2010). Dans cette étude, les larves de grande taille (> 12 mm) sont absentes de l'échantillon, ce qui s'explique peut-être par une forte mortalité ou bien par le déroulement hâtif de l'échantillonnage par rapport à la période d'éclosion.

Le recrutement du lançon dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent n'est pas connu, et il est actuellement difficile d'estimer l'abondance de la population (Levesque et Grégoire, 1997). Cette espèce étant présente sur le territoire du parc marin du Saguenay–Saint-Laurent dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent, elle se trouve dans un écosystème protégé avec ses prédateurs tels que la morue ou le béluga, une espèce menacée. Cette étude s'inscrit dans les objectifs du Parc marin du Saguenay–Saint-Laurent, visant la préservation de la biodiversité pour favoriser la pérennité des espèces en péril. De meilleures connaissances à la fois sur les larves et sur leur environnement permettront de mieux gérer et protéger les ressources de ce territoire. Des études récentes tendent à montrer que le lançon fait toujours partie de l'alimentation du béluga (il s'agit d'une de ses proies principales) et que la

population de lançon semble toujours présente (Turgeon, 2012; Ferchiou, 2019). Des études complémentaires sur la dynamique de la population de lançon de l'estuaire et de son environnement seraient nécessaires pour mieux comprendre son rôle écologique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Able, K. W., 1978. Ichthyoplankton of the St. Lawrence Estuary: composition, distribution, and abundance. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 35: 1518-1531.

Able, K. W. and M. P. Fahay, 1998. The first year in the life of estuarine fishes in the Middle Atlantic Bight. New Brunswick, New Jersey: *Rutgers University Press*, 342 : 218-220.

Alder, J., Campbell, B., Karpouzi, V., Kaschner, K. and D. Pauly, 2008. Forage fish: from ecosystems to markets. *Annual review of environment and resources*, 33: 153-166.

Anderson, J. T., 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 8: 55-66.

d'Anglejan, B. and M. Brisebois, 1978. Recent sediments of the St. Lawrence middle estuary. *Journal of Sedimentary Research*, 48: 951-964.

d'Anglejan, B., 1981. On the advection of turbidity in the Saint Lawrence middle estuary. *Estuaries*, 4: 2-15.

d'Anglejan, B., 1990. Recent sediments and sediment transport processes in the St. Lawrence estuary. In *Oceanography of a Large-Scale Estuarine System*, Springer, New York, NY, pp. 109-129.

Armsworth, P. R., 2002. Recruitment limitation, population regulation, and larval connectivity in reef fish metapopulations. *Ecology*, 83: 1092-1104.

Arnott, S. A. and G.D. Ruxton, 2002. Sandeel recruitment in the North Sea: demographic, climatic and trophic effects. *Marine Ecology Progress Series*, 238: 199-210.

Bagarinao, T., 1986. Yolk resorption, onset of feeding and survival potential of larvae of three tropical marine fish species reared in the hatchery. *Marine Biologie*, 91: 449-459.

Bailey, K. M. and E. D. Houde, 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. In *Advances in marine biology*, 25: 1-83.

Balon, E. K., 1984. Reflections on some decisive events in the early life of fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 113: 178-185.

Bergstad O. A., Høines, Å. S. and E. M. Krüger-Johnsen, 2001. Periode de ponte, age, taille a maturite sexuelle et fecondite du lancon, *Ammodytes marinus*, du nord-est de la mer du Nord et d'une zone non exploitee des cotes norvegiennes. *Aquatic Living Resources*, 5 : 293-301.

Bergstad, O. A., Høines, Å. S. and T. Jørgensen, 2002. Growth of sandeel, *Ammodytes marinus*, in the northern North Sea and Norwegian coastal waters. *Fisheries Research*, 56: 9-23.

Bertram, D. F. and G. W. Kaiser, 1993. Rhinoceros Auklet (*Cerorhinca monocerata*) Nestling Diet May Gauge Pacific Sandlance (*Ammodytes hexapterus*) Recruitment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50:1908-1915.

Blaxter, J. H. S., 1963. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L). *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 28 : 211-240.

Blaxter, J. H. S. and M. E. Staines, 1971. Food searching potential in marine fish larvae. In *Fourth European marine biology symposium Cambridge*, UK: Cambridge University Press, pp. 467-485.

Boersma, M., Aberle, N., Hantzsche, F. M., Schoo, K. L., Wiltshire, K. H. et A. M. Malzahn, 2008. Nutritional limitation travels up the food chain. *International Review of Hydrobiology*, 93: 479-488.

Buckley, L. J., Turner, S. I., Halavik, T. A., Smigielski, A. S., Drew, S. M., and G. C. Laurence, 1984. Effects of temperature and food availability on growth, survival, and RNA-DNA ratio of larval sand lance (*Ammodytes americanus*). *Marine ecology progress series*. *Oldendorf*, 15: 91-97.

Bui, A. O., Ouellet, P., Castonguay, M. and J. C. Brêthes, 2010. Ichthyoplankton community structure in the northwest Gulf of St. Lawrence (Canada): past and present. *Marine Ecology Progress Series*, 412: 189-205.

Burns, C. M., Lauzon, F., Plourde, S., Sirois, P. and D. Robert, 2020. Interannual variability of diet composition and prey preference of larval redfish (*Sebastes* spp.) in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Plankton Research*, 42:581-594.

Busch, A., 1996. Transition from endogenous to exogenous nutrition: larval size parameters determining the start of external feeding and size of prey ingested by Ruegen spring herring *Clupea harengus*. *Marine Ecology Progress Series*, 130, 39-46.

Carscadden, J. E., Frank, K. T. and W. C. Leggett, 2001. Ecosystem changes and the effects on capelin (*Mallotus villosus*), a major forage species. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 73-85.

Casini, M., Cardinale, M. and J. Hjelm, 2006. Inter-annual variation in herring, *Clupea harengus*, and sprat, *Sprattus sprattus*, condition in the central Baltic Sea: what gives the tune?. *Oikos*, 112: 638-650.

Castonguay, M. and D. G. Cyr, 1998. Effects on temperature on spontaneous and thyroxine-stimulated locomotor activity of Atlantic cod. *Journal of Fish Biology*, 53: 303-313.

Castonguay, M., Plourde, S., Robert, D., Runge, J. A. and L. Fortier, 2008. Copepod production drives recruitment in a marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65: 1528-1531.

Chambers, R. C. and W. C. Leggett, 1987. Size and age at metamorphosis in marine fishes: an analysis of laboratory-reared winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) with a review of variation in other species. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44: 1936-1947.

Checkley, D. M., 1982. Selective feeding by Atlantic herring (*Clupea harengus*) larvae on zooplankton in natural assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 9: 245-253.

Chesson, J., 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecology*, 59: 211-215.

Chesson, J., 1983. The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. *Ecology*, 64: 1297-1304.

China, V. and R. Holzman, 2014. Hydrodynamic starvation in first-feeding larval fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 8083-8088.

Chion, C., Turgeon, S., Michaud, R., Landry, J. A. and L. Parrott, 2007. Portrait de la navigation dans le parc marin du Saguenay-Saint-Laurent. Caractérisation des activités sans prélèvement de ressources entre le 1er mai et le 31 octobre 2007. Présenté à Parcs Canada. 86 pages.

Christensen, A., Jensen, H., Mosegaard, H., St. John, M. and C. Schrum, 2008. Sandeel (*Ammodytes marinus*) larval transport patterns in the North Sea from an individual-based hydrodynamic egg and larval model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65: 1498-1511.

Ciechomski, J. D., 1967. Investigations of food and feeding habits of larvae and juveniles of the Argentine anchovy *Engraulis anchoita*. *CalCOFI Report*, 11: 72-81.

Conway, D. V. P., Coombs, S. H. and C. Smith, 1998. Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the northwestern Adriatic Sea in response to changing hydrobiological conditions. *Marine Ecology Progress Series*, 175: 35-49.

Coastal Fisheries Protection Regulations c._413, 2021. Minister of Justice, p.46

Couillard, C. M., Ouellet, P., Verreault, G., Senneville, S., St-Onge-Drouin, S. and D. Lefavre, 2017. Effect of decadal changes in freshwater flows and temperature on the larvae of two forage fish species in coastal nurseries of the St. Lawrence Estuary. *Estuaries and Coasts*, 40: 268-285.

Courtois, R. and J. J. Dodson, 1986. Régime alimentaire et principaux facteurs influençant l'alimentation des larves de capelan (*Mallotus villosus*), d'éperlan (*Osmerus mordax*) et de hareng (*Clupea harengus harengus*) dans un estuaire partiellement mélangé. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43: 968-979.

Cowen, R. K., 2002. Oceanographic influences on larval dispersal and retention and their consequences for population connectivity. *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*, pp. 149-170.

Cury, P. M., Boyd I. L., Bonhommeau S., Anker-Nilssen T., Crawford R. J. M., Furness R. W., Mills J. A., Murphy E. J., Österblom H., Paleczny M., Piatt J. F., Roux J.-P., Shannon L. and W. J. Sydeman, 2011. Global seabird response to forage fish depletion one-third for the birds. *Science*, 334: 1703–1706

Cushing, D. H., 1972. The production cycle and the numbers of marine fish. In *Symposium of the zoological society of London*, 29: 213-232.

Cushing, D. H., 1975. Marine ecology and fisheries. *Cambridge University Press, Archive*, pp. 181-229.

Cushing, D. H., 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. In *Advances in marine biology*, Academic Press, 26: 249-293.

Dabrowski, K. and R. Bardega, 1984. Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species. *Aquaculture*, 40: 41-46.

Dauvin, J. C. and J. J. Dodson, 1990. Relationship between feeding incidence and vertical and longitudinal distribution of rainbow. *Marine Ecology Progress Series*, 60: 1-12.

Devine, L., Plourde, S., Starr, M., St-Pierre, J.-F., St-Amand, L., Joly, P. and Galbraith, P. S. 2015. Chemical and Biological Oceanographic Conditions in the Estuary and Gulf of St. Lawrence during 2014. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Ressource Document*, 46 p.

Demontigny, F., 2012. Description du régime alimentaire et comparaison de la niche alimentaire des larves de trois espèces de poisson fourragères dans le nord du golfe

du Saint-Laurent: le lançon, la stichée arctique et la lompénie-serpent. Université du Québec à Chicoutimi, 73 p.

Demontigny, F., Ouellet, P., Sirois, P. and S. Plourde, 2012. Zooplankton prey selection among three dominant ichthyoplankton species in the northwest Gulf of St Lawrence. *Journal of plankton research*, 34: 221-235.

Désilets, H., Painchaud, J. and J. C. Therriault, 1989. Abondance, composition spécifique et biomasse du phytoplancton de l'Estuaire moyen du Saint-Laurent. Division d'océanographie biologique, *Ministère des pêches et des océans*, p.74.

Di-Giovanni, F., Kevan, P. G. and J. Arnold, 1996. Lower planetary boundary layer profiles of atmospheric conifer pollen above a seed orchard in northern Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management*, 83: 87-97.

Doyle, M., 1977. A morphological staging system for the larval development of the herring, *Clupea harengus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 57: 859-867.

Drenner, R. W., Strickler, J. R. and W. J. O'Brien, 1978. Capture probability: the role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 35: 1370-1373.

Drolet, R., Fortier, L., Ponton, D. and M. Gilbert, 1991. Production of fish larvae and their prey in subarctic southeastern Hudson Bay. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 77: 105-118.

Dufour, R. and P. Ouellet, 2007. Estuary and Gulf of St. Lawrence marine ecosystem overview and assessment report. *Fisheries and Oceans Canada, Maurice-Lamontagne Institut*, 121 p.

Dugas, J. C. and J. A. Koslow, 1984. *Microsetellanorvegica*: a rare report of a potentially abundant copepod on the Scotian Shelf. *Marine Biology*, 84: 131-134.

Economou, A. N., 1991. Food and feeding ecology of five gadoid larvae in the northern North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 47: 339-351.

El-Sabh, M. I., 1979. The lower St. Lawrence Estuary as a Physical oceanographic system. *Le Naturaliste Canadien*, 106: 55-73.

El-Sabh, M. I., 1988 Physical oceanography of the St. Lawrence estuary. In *Hydrodynamics of Estuaries*, CRC Press Boca Raton, Florida, 2: 61-78

El-Sabh, M. I. and N. Silverberg, 1990. The St. Lawrence estuary: concluding remarks. In *Oceanography of a Large-Scale Estuarine System* Springer, New York, NY, pp. 421-429.

Fahay, M. P., 2007. Early stages of fishes in the western north Atlantic ocean : (Davis strait, southern Greenland and Femish cap to cape Hatteras) *Atlantic Fisheries Organization*, Université de Californie, pp. 184-215. FAO. 2020. The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. Sustainability in action. Rome, p.224.

Faria, A. M., Muha, T., Morote, E. and M. A. Chícharo, 2011. Influence of starvation on the critical swimming behaviour of the Senegalese sole (*Solea senegalensis*) and its relationship with RNA/DNA ratios during ontogeny. *Scientia Marina*, 75: 87-94.

Favier, J. B. and G. Winkler, 2014. Coexistence, distribution patterns and habitat utilization of the sibling species complex *Eurytemora affinis* in the St Lawrence estuarine transition zone. *Journal of plankton research*, 36: 1247-1261.

Field L. J., 1988. Pacific Sand Lance, *Ammodytes hexapterus*, with notes on related *Ammodytes* species. In: *Wilimovsky NJ, Incze LC, Westrheim SJ*, editors. Species synopses: life histories of selected fish and shellfish of the Northeast Pacific and Bering Sea. Seattle, WA: Washington Sea Grant Program and Fish Research Institute, University of Washington, p 15-33.

Fiksen, Ø., Utne, A.C.W., Aksnes, D.L., Eiane, K., Helvik, J.V. and S. Sundby, 1998. Modelling the influence of light, turbulence and ontogeny on ingestion rates in larval cod and herring. *Fisheries Oceanography*, 7: 355–363.

Fischer, J., Haedrich, R.L. and P. R Sinclair, 1997. Interecosystem impacts of forage fish fisheries. In *Forage fishes in marine ecosystems: Proceedings of the international symposium on the role of forage fishes in marine ecosystems*, University of Alaska-Fairbanks: Alaska Sea Grant College, 14: 311-322.

Ferchiou, S., 2019. Nouvelle approche chimique basée sur la bioaccumulation des retardateurs de flamme pour identifier et évaluer la diète récente du béluga du Saint-Laurent (*Delphinapterus leucas*). Doctoral dissertation, Université du Québec à Rimouski. 116 p.

Fontaine, P. M., Hammill, M. O., Barrette, C. And M. C Kingsley, 1994. Summer diet of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in the estuary and the northern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 172-178.

Fortier L. and J. A. Gagné, 1990. Larval herring (*Clupea harengus*) dispersion, growth, and survival in the St. Lawrence Estuary: match/mismatch or membership/vagrancy? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47: 1898-1912.

Fortier, L., Levasseur, M. E., Drolet, R. and J. C. Therriault, 1992. Export production and the distribution of fish larvae and their prey in a coastal jet frontal region. *Marine Ecology Progress Series*, pp. 203-218.

Fortier, L., Ponton, D. and M. Gilbert, 1995. The match/mismatch hypothesis and the feeding success of fish larvae in ice-covered southeastern Hudson Bay. *Marine Ecology Progress Series*, pp. 11-27.

Fortier, L. and A. Villeneuve, 1996. Cannibalism and predation of fish larvae by larvae of Atlantic mackerel, *Scomberscombrus*: trophodynamics and Potential Impact on Recruitment. *Oceanographic Literature Review*, 11: 1155-1156.

Fox, C. J., 1996. Length changes in herring (*Clupea harengus*) larvae: effects of capture and storage in formaldehyde and alcohol. *Journal of Plankton Research*, 18: 483-493.

Franchi, G. G., Franchi, G., Corti, P. and A. Pompella, 1997. Microspectrophotometric evaluation of digestibility of pollen grains. *Plant foods for human nutrition*, 50: 115-126.

Frank, K. T. and W. C. Leggett, 1982. Coastal water mass replacement: its effect on zooplankton dynamics and the predator-prey complex associated with larval capelin (*Mallotus villosus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39: 991-1003.

Fraser, A. J., 1989. Triacylglycerol content as a condition index for fish, bivalve, and crustacean larvae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46: 1868-1873.

Frederiksen, M., Jensen, H., Daunt, F., Mavor, R. A. and S. Wanless, 2008. Differential effects of a local industrial sand lance fishery on seabird breeding performance. *Ecological Applications*, 18: 701-710.

Fritz, L. W., Wespestad, V. G. and J. S. Collie, 1993. Distribution and abundance trends of forage fishes in the Bering Sea and Gulf of Alaska. *Is it food*, pp. 30-44.

Furness, R. W., 1990. A preliminary assessment of the quantities of Shetland sandeels taken by seabirds, seals, predatory fish and the industrial fishery in 1981-83. *Ibis*, 132: 205-217.

Fukuhara, O., 1990. Effects of temperature on yolk utilization, initial growth, and behaviour of unfed marine fish-larvae. *Marine Biology*, 106: 169-174.

Fyhn, H. J., 1989. First feeding of marine fish larvae: are free amino acids the source of energy? *Aquaculture*, 80: 111-120.

Galbraith, P. S., Chassé, J., Caverhill, C., Nicot, P., Gilbert, D., Lefaivre, D. and C. Lafleur, 2018. Conditions océanographiques physiques dans le golfe du Saint-Laurent en 2017. *Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO Document de recherche*, 46: 1-82.

Galbraith, P.S., Chassé, J., Caverhill, C., Nicot, P., Gilbert, D., Lefaivre, D. and C. Lafleur, 2019. Conditions océanographiques physiques dans le golfe du Saint-Laurent en 2018. *Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO Document de recherche*, 46: 1-83.

Gaston, A. J., Woo, K. and J. M. Hipfner, 2003. Trends in forage fish populations in northern Hudson Bay since 1981, as determined from the diet of nestling thick-billed murre *Uria lomvia*. *Arctic*, 56: 227-233.

Govoni, J. J., Boehlert, G. W. and Y. Watanabe, 1986. The physiology of digestion in fish larvae. In *Contemporary studies on fish feeding: the proceedings of GUTSHOP*, Springer, Dordrecht, 84: 59-78.

Groot, J. J., 1966. Some observations on pollen grains in suspension in the estuary of the Delaware River. *Marine Geology*, 4: 409-416.

Hammill, M. O. and G. B. Stenson, 2000. Estimated prey consumption by harp seals (*Phocagroenlandica*), hooded seals (*Cystophora cristata*), grey seals (*Halichoerus grypus*) and harbour seals (*Phocavitulina*) in Atlantic Canada. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 26: 1-24.

Hare, J. A. and R. K. Cowen, 1995. Effect of age, growth rate, and ontogeny on the otolith size–fish size relationship in bluefish, *Pomatomus saltatrix*, and the implications for back-calculation of size in fish early life history stages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 1909-1922.

Hare, J. A. and R. K. Cowen, 1997. Size, growth, development, and survival of the planktonic larvae of *Pomatomus saltatrix* (pisces: *Pomatomidae*). *Ecology*, 78: 2415–2431.

Hay, D. E., 1981. Effects of capture and fixation on gut contents and body size of Pacific herring larvae. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 178 : 395-400.

Heinle, D. R. and D. A. Flemer, 1975. Carbon requirements of a population of the estuarine copepod *Eurytemora affinis*. *Marine Biology*, 31: 235-247.

Herrera, G., Bernal P. and A. Llanos-Rivera, 2004. Food size selectivity and diet overlap in larvae of Clupeiform species from central Chile. *CBM-Cahiers de Biologie Marine*, 45: 1-8.

Hjort, J., 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Ices journal of marine science*, 228 p.

Houde, E. D. and R. D. Hoyt, 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium*, 2: 17-29.

Houde, E. D., 1989 (a). Subtleties and episodes in the early life of fishes. *Journal of Fish Biology*, 35: 29-38.

Houde, E. D., 1989 (b). Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fishery Bulletin*, 87: 471-495.

Houde, E., 2002. Mortality. Dans *Fishery science: the unique contributions of early life stages*. *JB lackwell Publishers*, Malden, Mass., USA, pp. 64-87.

Houde, E. D., 2008. Emerging from Hjort's shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 41: 53-70.

Howe, J. A., Austin, W. E., Forwick, M., Paetzel, M., Harland, R., and A. G. Cage, 2010. Fjord systems and archives: a review. *Geological Society*, London, Special Publications, 344: 5-15.

Hudd, R., 1980. Feeding of Baltic herring larvae in the Gulf of Finland. *International Council for the Exploration of the Sea*, Baltic Fish Committee. pp. 1-14.

Hunter, J. R., 1980. The feeding behavior and ecology of marine fish larvae. In *Fish Behavior and its Use in the Capture and Culture of Fishes*, International Center for Living Aquatic Resources Management. *Conference Proceedings*, La Jolla, California, pp. 287-330.

Hunter, J. R., 1981. Feeding Ecology and Predation of Marine Fish Larvae. *R. Lasker*, 1: 34-77.

Hunter, J. R. and C. A., Kimbrell, 1990. Early life history of Pacific mackerel, *Scomber japonicus*. *Fishery Bulletin*, US, 78: 89-101.

ICES, 1999. Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management, 1999. Part 1. *International Council for the Exploration of the Sea Cooperative Research Report*, 236: 1-416.

Ida, H., Sirimontaporn, P. and S. Monkolprasit, 1994. Comparative morphology of the fishes of the family *Ammodytidae*, with a description of two new genera and two new species. *Zoological Studies*, 33: 251-277.

Iles, T. D. and M. Sinclair, M., 1982. Atlantic herring: stock discreteness and abundance. *Science*, 215: 627-633.

Islam, M. S., Ueno, M. and Y. Yamashita, 2010. Growth-dependent survival mechanisms during the early life of a temperate seabass (*Lateolabrax japonicus*): field test of the 'growth-mortality' hypothesis. *Fisheries Oceanography*, 19: 230-242.

Jahncke, J., Checkley Jr, D. M. and G. L. Hunt Jr, 2004. Trends in carbon flux to seabirds in the Peruvian upwelling system: effects of wind and fisheries on population regulation. *Fisheries oceanography*, 13: 208-223.

Juanes, F., Buckel, J. A. and F. S. Scharf, 2002. 12 Feeding Ecology of Piscivorous Fishes. Handbook of fish biology and fisheries: *Fish biology*, pp. 267-283.

Jutras, M., Mucci, A., Sundby, B., Gratton, Y. and S. Katsev, 2020. Nutrient cycling in the Lower St. Lawrence Estuary: Response to environmental perturbations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 239: 106-715.

Kim, J. K., Park, J. H., Kim, Y. S., Kim, Y. H., Hwang, H. J., Hwang, Lee S. J. and T. I. Kim, 2008. Geographic variations in Pacific sand eels *Ammodytespersonatus* (*Ammodytidae*) from Korea and Japan using multivariate morphometric analysis. *Journal of Ichthyology*, 48: 904.

Kim, J. K., Watson, W., Hyde, J., Lo, N., Kim, J. Y., Kim, S. and Y. S. Kim, 2010. Molecular identification of *Ammodytes* (PISCES, *Ammodytidae*) larvae, with ontogenetic evidence on separating populations. *Genes & Genomics*, 32: 437-445.

Kimura, S., Kishi, M. J., Nakata, H. and Y. Yamashita, 1992. A numerical analysis of population dynamics of the sand lance (*Ammodytespersonatus*) in the eastern Seto Inland Sea, Japan. *Fisheries Oceanography*, 1: 321-332.

Kjørboe, T., Munk, P. and Støttrup, J. G., 1985. First feeding by larval herring *Clupea harengus*, *L. Dana*, 5: 95-107.

Kjørboe, T. and P. Munk, 1986. Feeding and growth of larval herring, *Clupea harengus*, in relation to density of copepod nauplii. *Environmental Biology of Fishes*, 17: 133-139.

Kjørboe, T., Munk, P., Richardson, K., Christensen, V. and H. Paulsen, 1988. Plankton dynamics and larval herring growth, drift and survival in a frontal area. *Marine Ecology Progress Series*, 205-219.

Kristiansen, T., Drinkwater, K. F., Lough, R. G. and S. Sundby, 2011. Recruitment variability in North Atlantic cod and match-mismatch dynamics. *PLoS one*, 6: e17456.

de Lafontaine, Y., 1990. Distribution and abundance of ichthyoplankton in the Manicouagan River Estuary, a tributary of the lower St. Lawrence Estuary. *Estuaries*, 13: 43-50.

Laprise, R. and J. J. Dodson, 1989. Ontogeny and importance of tidal vertical migrations in the retention of larval smelt *Osmerus mordax* in a well-mixed estuary. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 55: 101-111.

Laurel, B. J., Hunsicker, M. E., Ciannelli, L., Hurst, T. P., Duffy-Anderson, J., O'Malley, R. and M. Behrenfeld, 2021. Regional warming exacerbates match/mismatch vulnerability for cod larvae in Alaska. *Progress in Oceanography*, 193: 102555.

Lauri, U. R. H. O., 2002. Characters of larvae—what are they?. *Folia Zoologica*, 51: 161-186.

Lavoie, D., Starr, M., Zakardjian, B. and P. Larouche, 2008. Identification of ecologically and biologically significant areas (EBSA) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence: Primary production. *Fisheries and Oceans*.

Lee, H. W., Ban, S., Ikeda, T. and T. Matsuishi, 2003. Effect of temperature on development, growth and reproduction in the marine copepod *Pseudocalanusnewmani* at satiating food condition. *Journal of Plankton Research*, 25: 261-271.

Leggett, W. and E. Deblois, 1994. Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Netherlands Journal of Sea Research*. 32: 119–134.

Lesage, V. 2014. Trends in the trophic ecology of St. Lawrence beluga (*Delphinapterus leucas*) over the period 1988-2012, based on stable isotope analysis. *Fisheries and Oceans Canada Canadian Science Advisory Secretariat Resources Documentation*, 126: 1070-1081.

Lesage, V., Lair, S., Turgeon, S. And P. Béland, P., 2020. Diet of St. Lawrence Estuary Beluga (*Delphinapterus leucas*) in a changing ecosystem. *The Canadian Field-Naturalist*, 134: 21-35.

Levasseur, M., Fortier, L., Therriault, J. C. and P. J. Harrison, 1992. Phytoplankton dynamics in a coastal jet frontal region. *Marine Ecology-Progress Series*, 86: 283-283.

Levesque, C. and F. Grégoire, 1997. Prises accessoires des chalutiers et distribution des larves de lançon (*Ammodytes* sp.) dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. *Department of Fisheries and Oceans Canadian Stock Assessment Secretariat Research Document*, 27 p.

Lévesque, L., 2017. Émergences, aires de concentration et croissance des larves de hareng atlantique (*Clupea harengus*) dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent [Doctoral dissertation], Université du Québec à Rimouski, 106 p.

Llopiz, J. K., 2013. Latitudinal and taxonomic patterns in the feeding ecologies of fish larvae: a literature synthesis. *Journal of Marine Systems*, 109: 69-77.

Litvak, M. K. and W. C. Leggett, 1992. Age and size-selective predation on larval fishes: the bigger-is-better hypothesis revisited. *Marine ecology progress series*, Oldendorf, 81: 13-24.

Malzahn, A. M., Clemmesen, C., Wiltshire, K. H., Laakmann, S. and M., Boersma, 2007. Comparative nutritional condition of larval dab *Limanda limanda* and lesser sandeel *Ammodytes marinus* in a highly variable environment. *Marine ecology progress series*, 334: 205-212.

Malzahn, A. M. and M. Boersma, 2009. Trophic flexibility in larvae of two fish species (lesser sandeel, *Ammodytes marinus* and dab, *Limandalimanda*). *Scientia Marina*, 73: 131–139.

Markle, D. F. and K. Clauson, 2006. Ontogenetic and habitat-related changes in diet of late larval and juvenile suckers (*Catostomidae*) in Upper Klamath Lake, Oregon. *Western North American Naturalist*, 66: 492-501.

Masclaux, H., Bec, A., Kagami, M., Perga, M. E., Sime-Ngando, T., Desvillettes, C. and G. Bourdier, 2011. Food quality of anemophilous plant pollen for zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 56: 939-946.

McGurk, M. D., 1985. Multivariate analysis of morphometry and dry weight of Pacific herring larvae. *Marine Biology*, 86: 1-11.

McGurk, M. D. and H. D. Warburton, 1992. Pacific sand lance of the Port Moller estuary, southeastern Bering Sea: an estuarine dependent early life history. *Fisheries Oceanography*, 1: 306-320.

McQuinn, I. H., Fitzgerald, G. J. and H. Powles, H., 1983. Environmental effects on embryos and larvae of the Isle Verte stock of Atlantic herring (*Clupea harengusharengus*). *Le Naturaliste Canadien, Review of Ecology and Systematics*, 10: 343 355.

Meekan, M. G., Vigliola, L., Hansen, A., Doherty, P. J., Halford, A. and J. H. Carleton, 2006. Bigger is better: size-selective mortality throughout the life history of a fast-growing clupeid, *Spratelloides gracilis*. *Marine Ecology Progress Series*, 317: 237-244.

Ménard, N., 2009. La science au service de la conservation au parc marin du Saguenay-Saint-Laurent : comment mieux comprendre permet de mieux protéger. *Revue des sciences de l'eau/Journal of Water of Science*, 22: 115-123.

Mercille, B. and J. Dagenais, 1987. Revue de la biologie et de l'exploitation du lançon d'Amérique (*Ammodytes americanus*). *Canadian Manuscript, Report of Fisheries and Aquatic*, 1927: 1–49.

Mertz, G. and Y. Gratton, 1990. Topographic waves and topographically induced motions in the St. Lawrence Estuary. In *Oceanography of a Large-Scale Estuarine System*, Springer, New York, NY, pp. 94-108.

Meyer, T. L., Cooper, R. A. and R. W. Langton, 1979. Relative abundance, behavior, and food habits of the American sand lance, *Ammodytes americanus*, from the Gulf of Maine. *Fishery Bulletin*, 77: 243-253.

Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A. and E. A. Marschall, 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 1657-1670.

Mitsuzawa, A., Miyamoto, H. and H. Ueda, 2017. Feeding selectivity of early-stage fish larvae on the nauplii and eggs of different copepod species. *Plankton and Benthos Research*, 12: 115-122.

Moksness, E., 1982. Food uptake, growth and survival of capelin larvae (*Mallotus villosus* Müller) in an outdoor constructed basin. *Fiskeridirektoratetskrifter Serie havundersøkelser*, 17: 267-285.

Monteleone, D. M. and W. T. Peterson, 1986. Feeding ecology of american sand lance *Ammodytes americanus* larvae from long island sound. *Marine Ecology Progress Series*, pp. 133-143.

Monteleone, D. M., Peterson, W. T. and G. C. Williams, 1987. Interannual fluctuations in the density of sand lance, *Ammodytes americanus*, larvae in Long Island Sound, 1951-1983. *Estuaries*, 10: 246-254.

Mueter, F. J., Broms, C., Drinkwater, K. F., Friedland, K. D., Hare, J. A., Hunt Jr, G. L., Melle W. and M. Taylor, 2009. Ecosystem responses to recent oceanographic variability in high-latitude Northern Hemisphere ecosystems. *Progress in Oceanography*, 81: 93-110.

Muir, L.R., 1982. Internal tides in a partially mixed estuary. Unpublished Report No.9, Canada Center for Inland Waters, Burlington, Ontario, 177 p.

Munk, P., 1992. Foraging behaviour and prey size spectra of larval herring *Clupea harengus*. *Marine ecology progress series*, Oldendorf, 80: 149-158.

Munro, J., Gauthier, D. and J. A. Gagné, 2008. Description d'une frayère de hareng (*Clupea harengus* L.) à l'île aux Lièvres, dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. *Direction régionale des sciences, Ministère des pêches et des océans, Institut Maurice-Lamontagne*, pp. 42.

Nævdal, G., Lahn-Johannessen, J., Reinert, J. and S. Thorkildsen, 1996. Population structure of *Ammodytes marinus* in the Northeast Atlantic. *International Council for the Exploration of the Sea*, pp. 1-6.

Nagano, N., Iwatsuki, Y., Okazaki, Y. and H. Nakata, 2001. Feeding strategy of Japanese sand lance larvae in relation to ciliated protozoa in the vicinity of a thermohaline front. *Journal of oceanography*, 57: 155-163.

Nagoshi, M. and M. Sano, 1979. Population studies of sand eel, *Ammodytes personatus*, in Ise Bay [Japan], 1: Growth and its relation to population density. *Japanese Journal of Ecology*, 29: 1-10.

Nanjo, N., Takatsu, T., Imura, K., Itoh, K., Takeya, Y. and T. Takahashi, 2017. Feeding, somatic condition and survival of sand lance *Ammodytes* sp. larvae in Mutsu Bay, Japan. *Fisheries science*, 83: 199-214.

Nilo, P., Dumont P. and R. Fortin, 1997. Climatic and hydrological determinants of year-class strength of St. Lawrence River Lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 774-780.

Nizinski, M. S., Collette, B. B. and B. B. Washington, 1990. Separation of two species of sand lances, *Ammodytes americanus* and *A. dubius*, in the western North Atlantic. *Fishery Bulletin*, 88: 241-255.

O'Connell, M. and J. M. Fives, 1995. The biology of the lesser sand-eel *Ammodytestobianus* L. in the Galway Bay area. In *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, Royal Irish Academy, 95: 87-98.

Oliveira-Goumas, B., 2004. The fish meal and fish oil industry its role in the common fisheries policy. *University of Newcastle Upon Tyne*, pp. 63-80.

Page, K. A. and M. K. Flannery, 2018. Chytrid fungi associated with pollen decomposition in Crater Lake, Oregon.

Paquette, N. and K. Gajewski, 2013. Climatic change causes abrupt changes in forest composition, inferred from a high-resolution pollen record, southwestern Quebec, Canada. Quaternary, *Science Reviews*, 75: 169-180.

Parc marin du Saguenay–Saint-Laurent, 2010. Plan directeur du parc marin du Saguenay–Saint-Laurent. Bibliothèque et Archives nationales du Québec, 87 p.

Paulsen, M., Hammer, C., Malzahn, A. M., Polte, P., Von Dorrien, C. and C. Clemmesen, 2013. Nutritional situation for larval Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) in two nursery areas in the western Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 71: 991-1000.

Pearre, S., 1986. Ratio-based trophic niche breadths of fish, the Sheldon spectrum, and the size-efficiency hypothesis. *Marine Ecology Progress Series*, 27: 299-314.

Pedersen, T. and M. Fossheim, 2008. Diet of 0-group stages of capelin (*Mallotus villosus*), herring (*Clupea harengus*) and cod (*Gadus morhua*) during spring and summer in the Barents Sea. *Marine Biology*, 153: 1037-1046.

Pepin, P., Pearre Jr, S. and J. A. Koslow, 1987. Predation on Larval Fish by Atlantic Mackerel *Scomberscombrus*, with a Comparison of Predation by Zooplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44: 2012-2018.

Pepin, P., Koslow, J. A. And Jr, S. Pearre, 1988. Laboratory study of foraging by Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, on natural zooplankton assemblages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 879-887.

Pepin, P., 1989. Predation and Starvation of Larval Fish: A Numerical Experiment of Size- and Growth-Dependent Survival. *Biological Oceanography*, 6: 23-44.

Pepin, P. and R. W. Penney, 1997. Patterns of prey size and taxonomic composition in larval fish: are there general size-dependent models? *Journal of Fish Biology*, 51: 84-100.

Plourde, S. and J. A. Runge, 1993. Reproduction of the planktonic copepod *Calanus finmarchicus* in the Lower St. Lawrence Estuary: relation to the cycle of phytoplankton production and evidence for a *Calanus pump*. *Marine Ecology Progress Series*, 102: 217-227.

Potter, D. C. and R. C. Lough, 1987. Vertical distribution and sampling variability of larval and juvenile sand lance (*Ammodytes* sp.) on Nantucket Shoals and Georges Bank. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 7: 107-116.

Rail, J. F. and G. Chapdelaine, 1998. Food of double-crested cormorants, *Phalacrocorax auritus*, in the Gulf and Estuary of the St. Lawrence River, Quebec, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 635-643.

Reay, P. J, 1970. Synopsis of biological data on North Atlantic sand eels of the genus *Ammodytes* (*A. tobianus*, *A. dubius*, *A. americanus* and *A. marinus*). *Food and Agriculture Organization Fisheries Synopsis*, pp. 1-19.

Richards, S. W., 1982. Aspects of the Biology of *Ammodytes americanus* from the St. Lawrence River to Chesapeake Bay, 1972-75, Including a Comparison of the Long Island Sound Post larvae with *Ammodytes dubius*. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 3: 93-104.

Ricker, W. E., 1954. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 11: 559-623.

Robards, M. D. and J. F. Piatt, 1999. Biology of the Genus *Ammodytes*, The Sand Lances. *USDA For Service Pacific Northwest Research Station Research Paper*, 521: 1-16.

Robards, M. D.; Willson, M. F.; Armstrong, R. H. and J. H. Piatt, 1999a. Sand lance: a review of biology and predator relations and annotated bibliography. Research Paper PNW-RP-521. Portland, OR: U.S. *Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station*. 327 p.

Robards, M. D., Piatt, J. F. and G. A. Rose, 1999b. Maturation, fecundity, and intertidal spawning of Pacific sand lance in the northern Gulf of Alaska. *Journal of fish biology*, 54: 1050-1068.

Robards, M. D., Rose, G. A. and J. F. Piatt, 2002. Growth and abundance of Pacific sand lance, *Ammodytes hexapterus*, under differing oceanographic regimes. *Environmental Biology of Fishes*, 64: 429-441.

Robert, D., Castonguay, M. and L. Fortier, 2008. Effects of intra- and inter-annual variability in prey field on the feeding selectivity of larval Atlantic mackerel (*Scomberscombrus*). *Journal of Plankton Research*, 30: 673-688.

Robert, D., Levesque, K., Gagné, J. A. and L. Fortier, 2011. Change in prey selectivity during the larval life of Atlantic cod in the southern Gulf of St Lawrence. *Journal of plankton research*, 33: 195-200.

Robinson, C. L., Hrynyk, D., Barrie, J. V. and J. Schweigert, 2013. Identifying subtidal burying habitat of Pacific sand lance (*Ammodytes hexapterus*) in the Strait of Georgia, British Columbia, Canada. *Progress in oceanography*, 115:119-128.

Romero-Ibarra, N. and N. Silverberg, 2011. The contribution of various types of settling particles to the flux of organic carbon in the Gulf of St. Lawrence. *Continental Shelf Research*, 31: 1761-1776.

Rosenthal, H. and G. Hempel, 1970. Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus L.*). *Marine food chains*, 1: 344-364.

Rothschild, B. J., 1986. Dynamics of marine fish populations. *Harvard University Press*. Cambridge, MA, 227 p.

Roulston, T. A. H., Cane, J. H. and S.L. Buchmann, 2000. What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen–pistil interactions, or phylogeny? *Ecological monographs*, 70: 617-643.

Rowe, J. S., 1972. Les régions forestières du Canada. *Environnement Canada*, Service canadien des forêts, Administration centrale, Ottawa (Ontario). 172 p.

Runge, J. A., 1988. Should we expect a relationship between primary production and fisheries? The role of copepod dynamics as a filter of trophic variability. In *Biology of Copepods*. Springer, Dordrecht, pp. 61-71.

Runge, J. A. and Y. Simard, 1990. Zooplankton of the St. Lawrence Estuary: the imprint of physical processes on its composition and distribution. *Oceanography of a Large-Scale Estuarine System*. Springer, New York, NY, p. 296-320.

Sanderson, S. L. and S. J. Kupferberg, 1999. Development and evolution of aquatic larval feeding mechanisms. In *The origin and evolution of larval forms*. Academic Press, pp. 301-377.

Satapoomin, S., 1999. Carbon content of some common tropical Andaman Sea copepods. *Journal of Plankton Research*, 21: 2117-2123.

Sato, R., Tanaka, Y. and T. Ishimaru, 2003. Species-specific house productivity of appendicularians. *Marine Ecology Progress Series*, 259: 163-172.

Saucier, F. J. and J. Chassé, 2000. Tidal circulation and buoyancy effects in the St. Lawrence Estuary. *Atmosphere-Ocean*, 38: 505-556.

Saucier, F., Roy, F., Senneville, S., Smith, G., Lefaiivre, D., Zakardjian, B. and J. F. Dumais, 2009. Modélisation de la circulation dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent en réponse aux variations du débit d'eau douce et des vents. *Revue des sciences de l'eau/Journal of Water Science*, 22: 159-176.

Savenkoff, C., Gagné, J. A., Gilbert, M., Castonguay, M., Chabot, D., Chassé, J. Comtois, S., Dutil, J.D., Galbraith, P.S., Gosselin, J.-F., Grégoire, F., Larocque, R., Larouche, P., Lavoie, D., Lebeuf, M., Lesage, V., Maps F., McQuinn, I. H., Mosnier, A., Nozères, C., Ouellet, P., Plourde, S., Sainte-Marie, B., Savard, L., Scarratt, M. and M. Starr, 2017. Le concept d'approche écosystémique appliqué à l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Canada). *Environmental Reviews*, 25: 26-96.

Schoener, T. W., 1971. Theory of feeding strategies. *Annual review of ecology and systematics*, 2: 369-404.

Scott, J., 1968. Morphometrics, distribution, growth, and maturity of offshore sand lance (*Ammodytes dubius*) on the nova scotia banks. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 25: 1775-1785.

Scott J. S., 1985. Le monde sous-marin : Le lançon. *Communications Pêches et Océans Ottawa (Ontario)*, 6 p.

Scott, W. B. and M. G. Scott, 1988. Atlantic fishes of Canada. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Science*, 219: 1-730.

Shepherd, J. G. and D. H. Cushing, 1980. A mechanism for density-dependent survival of larval fish as the basis of a stock-recruitment relationship. *ICES Journal of Marine Science*, 39: 160-167.

Sherman, K., Jones, C., Sullivan, L., Smith, W., Berrien, P. and L. Ejsymont, 1981. Congruent shifts in sand eel abundance in western and eastern North Atlantic ecosystems. *Nature*, 291: 486-489.

Simard, Y. and D. Lavoie, 1999. The rich krill aggregation of the Saguenay-St. Lawrence Marine Park: hydroacoustic and geostatistical biomass estimates, structure, variability, and significance for whales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56: 1182-1197.

Simonsen, C. S., Munk, P., Folkvord, A. and S. A. Pedersen, 2006. Feeding ecology of Greenland halibut and sandeel larvae off West Greenland. *Marine Biology*, 149: 937-952.

Sirois, P. and J. J. Dodson, 2000. Critical periods and growth-dependent survival of larvae of an estuarine fish, the rainbow smelt *Osmerus mordax*. *Marine Ecology Progress Series*, 203: 233-245.

Silva, M. A. M., 2018. Performance et valeur nutritionnelle des nauplii de copépodes comme nourriture vivante dans l'élevage des larves de plie rouge (*Pseudopleuronectes americanus*). Université du Québec à Rimouski (Canada), pp.77

Smigielski, A. S., Halavik, T. A., Buckley, L. J., Drew S. D. and G. C. Laurence, 1984. Spawning, embryo development and growth of the American sand lance *Ammodytes americanus* in the laboratory. *Marine Ecology Progress Series*, 14: 287-292

Smith, A. D., Brown, C. J., Bulman, C. M., Fulton, E. A., Johnson, P., Kaplan, I. C., H. Lozano-Montes, S. Mackinson, M. Marzloff, L. J. Shannon, Y.-J. Shin and J. Tam, 2011.

Springer, A. M. and S. G. Speckman, 1997. A forage fish is what? summary of the symposium. In Forage fishes in marine ecosystems. Proceedings of the international symposium on the role of forage fishes in marine ecosystems. *Alaska Sea Grant College Program AK-SG-9701*, 816 p.

St-Onge Drouin, S., 2010. Dispersion lagrangienne dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. Doctoral dissertation, Université du Québec à Rimouski, 138 p.

Stanley, R. G. and H. F. Linskens, 1974. Pollen biochemistry management. *Berlin: Heidelberg*, pp. 22-111.

Staudinger, M. D., Goyert, H., Suca, J. J., Coleman, K., Welch, L., Llopiz, J. K., Wiley, D., Altman, I., Beaty, J., Boelke, D., Kaufman, L., Loring, P., Moxley, J., Paton, S., Powers, K., Ridcharson, D., Robbins, J., Runge, J., Smith, B., Spiege, C. and H. Steinmetz, 2020. The role of sand lances (*Ammodytes* sp.) in the Northwest Atlantic Ecosystem: A synthesis of current knowledge with implications for conservation and management. *Fish and Fisheries*, 21: 522-556.

Staudt, M., Bertin, N., Frenzel, B. and G. Seufert, 2000. Seasonal variation in amount and composition of monoterpenes emitted by young *Pinus pinea* trees—implications for emission modeling. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 35: 77-99.

Strathmann, R. R., 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume 1. *Limnology and oceanography*, 12: 411-418.

T'ai, H. R. and J. H. Cane, 2000. Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Pollen and pollination*, p. 187-209.

Takasuka, A., Aoki, I. and I. Mitani, 2003. Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 252: 223-238.

Tanskanen, S., 1994. Seasonal variability in the individual carbon content of the calanoid copepod *Acartiabifilosa* from the northern Baltic Sea. *Hydrobiologia*, 292: 397-403.

Theilacker, G.H., 1981. Effect of feeding history and egg size on the morphology of jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, larvae. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 178: 432-440.

Thompson, P., Ingram, S., Lonergan, M., Northridge, S., Hall A. and B. Wilson, 2007. Climate change causing starvation in harbour porpoises? *Biology Letters*, 3: 533-535.

Turgeon, S., 2012. Modélisation de l'utilisation de l'habitat du béluga du Saint-Laurent en fonction de ses proies à l'embouchure de la rivière Saguenay et à la baie Sainte-Marguerite. Mémoire de Maîtrise, Université de Montréal. 135 p.

Uye, S. I., 1982. Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, 38: 149-158.

Van Deurs, M., van Hal, R., Tomczak, M. T., Jónasdóttir, S. H. and P. Dolmer, 2009. Recruitment of lesser sandeel *Ammodytes marinus* in relation to density dependence and zooplankton composition. *Marine ecology progress series*, 381: 249-258.

Van Pelt, T.I., Piatt, J.F., Lance, B.K. and D.D. Roby, 1997. Proximate composition and energy density of some North Pacific forage fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 118: 1393-1398.

Viñas, M. D. and F. C. Ramírez, 1996. Gut analysis of first-feeding anchovy larvae from Patagonian spawning area in relation to food availability. *Archive of Fishery and Marine Research*, 43: 231-256.

Vincent, W.-F. and J.-J. Dodson, 1999. The St. Lawrence River, Canada-USA: The need for an ecosystem-level understanding of large rivers. *Japanese Journal of Limnology*, 60: 29-50.

Wagner, W. E., 1986. Tadpoles and pollen: observations on the feeding behavior of *Hylaregilla* larvae. *Copeia*, 1986: 802-804.

Ware, D. M., 1975. Relation between egg size, growth, and natural mortality of larval fish. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 32: 2503-2512.

Welker, M. T., Pierce, C. L. and D. H. Wahl, 1994. Growth and survival of larval fishes: roles of competition and zooplankton abundance. *Transactions of the American Fisheries Society*, 123: 703-717.

Wiermann, R. and S. Gubatz, S., 1992. Pollen wall and sporopollenin. *International Review of Cytology*, 140: 35-72.

Williams, C. G. and V. Després, 2017. Northern Hemisphere forests at temperate and boreal latitudes are substantial pollen contributors to atmospheric bioaerosols. *Forest Ecology and Management*, 401, 187-191.

Willson, M. F., Armstrong, R. H., Robards, M. D. and J. F. Piatt, 1999. Sand lance as cornerstone prey for predator populations. Research Paper PNW-RP-521. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. p.17-44.

Winkler, G., Dodson, J. J., Bertrand, N., Thivierge, D. and W. F. Vincent, 2003. Trophic coupling across the St. Lawrence River estuarine transition zone. *Marine Ecology Progress Series*, 251: 59-73.

Winslade, P. R., 1971. Behavioural and embryological investigations of the lesser sandeel, *Ammodytes marinus* Raitt (Doctoral dissertation, University of East Anglia).

Winslade, P., 1974a. Behavioural studies on the lesser sandeel *Ammodytes marinus* (Raitt) I. The effect of food availability on activity and the role of olfaction in food detection. *Journal of Fish Biology*, 6: 565-576.

Winslade, P., 1974b. Behavioural studies on the lesser sandeel *Ammodytes marinus* (Raitt) II. The effect of light intensity on activity. *Journal of Fish Biology*, 6: 577-586.

Winters, G. H., 1981. Growth patterns in sand lance, *Ammodytes dubius*, from the Grand Bank. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38: 841-846.

Winters, G.H. 1983. Analysis of the biological and demographic parameters of the northern sand lance. *Ammodytes dubius*, from the Newfoundland Grand Bank. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 40: 409-419.

Wootton, R. J., 1998. Ecology of Teleost Fishes. Kluwer Academic Publishers, pp. 80-90.

Yamada, H., 1994: Sand eel in Ise Bay. p. 109-121. In *Studies on Early Life Mortality of Fishes*, ed. by M. Tanaka and Y. Watanabe, Koseisyakouseikaku, Tokyo, 98: 109–121.

Yamashita, Y. and T. Aoyama, T., 1985. Hatching time, yolk sac absorption, onset of feeding, and early growth of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus* [in coastal water of Japan]. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 51: 1777-1780.

Yamashita, Y. and T. Aoyama, 1986. Starvation resistance of larvae of the Japanese sand eel, *Ammodytes personatus*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 52: 635–639.