







Université du Québec  
à Rimouski

**Étude écophysiological des espèces dominantes de krill  
(*Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa inermis* et *T. raschii*)  
dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent**

Thèse présentée

dans le cadre du programme de doctorat en océanographie

en vue de l'obtention du grade de philosophiae doctor

PAR

© **JORY CABROL**

**Avril 2019**



**Composition du jury :**

**Dr. Dominique Robert, président du jury, Université du Québec à Rimouski, Canada**

**Dr. Gesche Winkler, directrice, Université du Québec à Rimouski, Canada**

**Dr. Réjean Tremblay, co-directeur, Université du Québec à Rimouski, Canada**

**Dr. Christian Nozais, co-directeur, Université du Québec à Rimouski, Canada**

**Dr. Tarik Meziane, examinateur externe, Muséum National d'Histoire Naturelle,  
France**

Dépôt initial le 21 décembre 2018

Dépôt final le 26 avril 2019



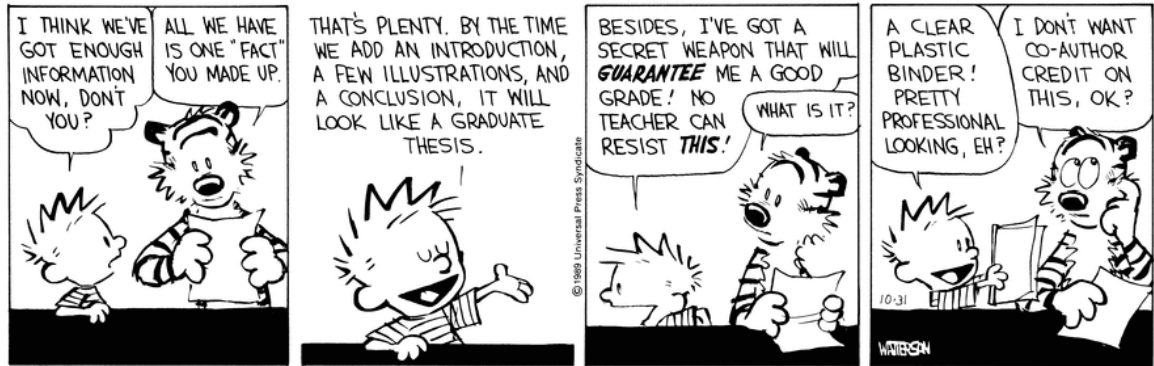
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

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







*« La volonté aboutit à un ajournement...l'utopie;  
la science aboutit à un doute...l'hypothèse. »*

**Victor Hugo**



## REMERCIEMENTS

Avant tous, je tiens à remercier mes directeurs de thèse Gesche Winkler, Réjean Tremblay et Christian Nozais pour la confiance et le temps que vous m'avez accordé. Vous avez toujours été présents pour me guider le long de ce chemin parfois sinueux qu'on appelle thèse, mais quelle belle réussite de mon point de vue. Vous avez formé une équipe à part entière en vous complétant aussi bien scientifiquement qu'humainement. C'est juste un vrai plaisir de travailler avec vous, j'espère que cela est réciproque et qu'on pourra continuer. Gesche, je pense que je n'aurais pu rêver d'une meilleure directrice. Merci de m'avoir appris autant de choses, pour ta générosité et ton humanité. Je ne retiens vraiment que du positif de notre collaboration qui dure maintenant depuis presque 9 ans. Je pense que Réjean et Christian, vous vous reconnaîtrez aussi au travers de ces deux dernières lignes. Je voudrais en profiter également pour remercier mon codirecteur officieux Michel Starr. Michel, je sais que tu n'as pas eu le titre officiel de codirecteur, mais que tu en as eu le travail. J'espère encore avoir la chance de discuter avec toi sur des projets toujours plus motivants les uns que les autres en sirotant une coupe de vin (à défaut d'avoir arrêté de fumer).

Merci également Tarik Meziane et Dominique Robert d'avoir bien voulu être respectivement examinateurs externe et interne, et de prendre de votre temps pour évaluer ce travail. Un grand (et sincère) merci d'avance pour les commentaires et les suggestions, ils ne feront que l'améliorer.

Merci à toute l'équipe KRILL et plus particulièrement à Marie ma collègue de bureau avec qui il fait toujours plaisir de discuter. Ne lâche pas tu es la prochaine.... Je voudrais également remercier tous les autres membres du laboratoire que j'ai côtoyés durant mon doctorat, trop nombreux malheureusement pour être tous cités dans mes remerciements. Mais aussi tous ceux et celles qui se sont littéralement mouillés sur le terrain pour rendre ce travail

possible. Je sais que plusieurs d'entre vous sont à la retraite maintenant, vous l'avez bien mérité. Merci à Félix et Jean-François St-Pierre, et Pierre Joly à la base de tous mes articles et sans qui les sorties en mer auraient été moins plaisantes (surtout l'hiver). Un grand merci aussi à tous les étudiants et bénévoles qui ont participé à ce projet en donnant de votre temps et bonne humeur.

Qui serais-je, si je ne remerciais pas comme il se doit mes parents qui ont toujours cru en moi et ont littéralement fait de leur possible pour rendre mes rêves réalités. Merci de m'avoir laissé partir "loin" et paradoxalement être toujours là si proche. Promis après celui-ci de diplôme j'arrête.... Merci également à toi, Gwen, de m'avoir toujours encouragé, soutenu et fait aller de l'avant. Merci aussi de pouvoir endurer ces moments d'égarements qui sont maintenant chose courante ...Avec le recul, c'est une aventure que je ne referais pas sans toi à mes côtés, ni notre boule de poils.

Afin de ne pas trop m'éterniser et pour conclure cette partie, merci à tous ceux qui m'ont permis de passer de bons moments en dehors de la thèse, mes amis, Erwan, Claude pour ne citer que vous. C'est toujours du plaisir que de prendre du temps avec vous. Enfin, je souhaiterais faire un remerciement spécial à deux frères Frédéric et Rémi Lesmerises pour tous ces moments de chasse, de pêche, de plaisir et tout simplement d'amitié que l'on a pu partager. Je souhaite réellement que cela continue.

Finalement, je sais que peu de gens comprendront, mais pour ceux-là ...Merci Giver !

## AVANT-PROPOS

Ce projet de doctorat portant sur l'écophysiologie du krill nordique s'intègre dans un projet multidisciplinaire bien plus vaste regroupant 6 institutions, et qui s'intitule « sur la production du krill et son importance trophique dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent : vers une gestion écosystémique des stocks de krill ». Ce projet transdisciplinaire initié en 2013 avait pour but d'évaluer la résilience des stocks de krill face à une potentielle exploitation commerciale. Pour ce faire, 5 grands thèmes de recherche ont été définis (1) détermination de la distribution spatiotemporelle ; (2) étude des processus physiologiques individuels ; (3) développement de modèles biophysiques pour estimer la dynamique de population; 4) estimation de la consommation du krill par les rorquals et (5) développement de modèles écosystémiques. Plus spécifiquement, ce présent travail de doctorat s'intègre dans la partie 2, et joue un rôle central dans ce projet en permettant de fournir des informations cruciales pour alimenter, paramétrer et borner les modèles utilisés dans les thèmes 3 à 5.

Le présent manuscrit est arrangé sous forme de chapitres correspondant aux différents articles scientifiques. Ainsi, ce travail s'organise de la façon suivante. Une introduction générale qui reprend les principaux concepts théoriques menant aux questions de recherches et la présentation du site d'étude. Les chapitres 1 à 3 qui, quant à eux, correspondent aux différentes études menées pendant ma thèse. Ces chapitres sont écrits en anglais et ont été publiés, soumis ou à soumettre (janvier 2019) à différentes revues internationales à comité de lecture. Une discussion générale dans laquelle, les principaux résultats obtenus dans les chapitres 1 à 3 sont repris et mis en commun, et font état de l'avancée des connaissances qu'a permis ce travail en les replaçant dans un contexte plus large. De plus, le rôle du krill dans son écosystème est discuté au vu des nouvelles informations disponibles, mais aussi des limitations de la présente étude. Enfin, le potentiel

du krill pour des recherches futures dans l'EGSL, mais aussi de façon plus générale dans l'Atlantique Nord, est présenté.

Outre les publications incluses dans ce manuscrit, la réalisation de ce fascinant projet KRILL auquel j'ai eu la chance de prendre part m'a également permis de collaborer sur d'autres travaux publiés dans la revue *Limnology & Oceanography* à l'automne 2018 :

Benkort D., S. Plourde, G. Winkler, **J. Cabrol**, A. Ollier, L.E. Cope, and F. Maps. 2018. Individual-based modelling explains the contrasted seasonality in size, growth, and reproduction of the sympatric Arctic (*Thysanoessa raschii*) and Nordic krill (*Meganyctiphanes norvegica*) in the St. Lawrence Estuary, eastern Canada. *Limnol. Oceanogr.* Sous press. doi:10.1002/lno.11032

De plus, il est important de mentionner que le travail titanesque réalisé durant cette thèse pour trier, isoler, nettoyer et compter individuellement plusieurs dizaines de milliers d'individus de copépodes et un nombre impressionnant de krill n'aurait jamais pu être réalisé sans l'aide des nombreux étudiants et étudiantes de licence ou de maîtrise que j'ai eu la chance de superviser et de codiriger avec la Dr. G. Winkler. Par ordre alphabétique :

Sarah Amaudrut, B.Sc – 5 mois – Seasonal variability in the prey-predator relationships among dominant northern krill species in the St. Lawrence Estuary.

Fanny Aulanier, B. Sc – 4 mois – Seasonal variations of the physiological condition among northern krill species in a subarctic environment.

Catherine Brault, D.E.S – 6 mois – Functional response of the ingestion of *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa raschii* on natural plankton communities.

Anaïs Fabre, M.Sc – 7 mois – Feeding rates of the *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa raschii* in the St. Lawrence Estuary.

Mathilde St.-Pierre, B.Sc – 4 mois – Zooplankton communities in the St. Lawrence Estuary.

Roxane Sage, D.E.S – 9 mois – Variation of the feeding behaviour of three northern krill species related to seasonal changes in food supply in the St. Lawrence Estuary: an stable isotopic approach.

Thomas Trombetta, M.Sc – 5 mois – Seasonal variation of the feeding behaviour of three dominant krill species in the St. Lawrence Estuary: an isotopic approach.

Outre les différentes publications dans des revues internationales, les résultats novateurs obtenus dans les différents chapitres ont également été présentés à de multiples reprises sous forme de présentations orales ou d'affiches lors de congrès nationaux et internationaux

**Présentations orales (11) :**

- **Cabrol J.**, R. Tremblay, C. Nozais, M. Starr, S. Plourde, P.S. Galbraith, and G. Winkler. 2018. New insight into the ecophysiology of dominant krill species in the St. Lawrence ecosystem. 16<sup>th</sup> Annual Scientific meeting of Québec-Océan, Rivière du Loup, Canada
- **Cabrol J.**, R. Tremblay, C. Nozais, M. Starr, S. Plourde, P.S. Galbraith, and G. Winkler. 2018. Le krill : un acteur trop souvent oublié en conservation et pourtant si important. 20 ans Parc Marin Saguenay Saint-Laurent, Tadoussac, Canada.
- Winkler G., **J. Cabrol**, L. Vanalderweireldt, J.B. Favier, L. Forget-Lacoursière, and P. Sirois. 2018. L'importance écologique de la zone de transition de l'estuaire du Saint-Laurent. 20 ans Parc Marin Saguenay Saint-Laurent, Tadoussac, Canada.
- **Cabrol J.**, F. Aulanier, T. Trombetta, S. Amaudrut, R. Sage, R. Tremblay, C. Nozais, M. Starr, S. Plourde, and G. Winkler. 2017. Lipids dynamics and foraging strategies of northern krill species: how to deal with seasonal changes in a subarctic environment? 3<sup>rd</sup> International Krill Symposium, St. Andrews, United Kingdom. *Best presentation award*
- **Cabrol J.**, T. Trombetta, S. Amaudrut, R. Sage, R. Tremblay, C. Nozais, M. Starr, S. Plourde, and G. Winkler. 2016. Seasonal shift in the feeding behaviour among three coexisting krill species in the St. Lawrence Estuary revealed by fatty acids and stable isotopes. 14<sup>th</sup> general annual meeting of Québec-Océan, Rimouski, Canada

- Savenkoff C., D. Lavoie, **J. Cabrol**, A. Ollier, M. Guilpin, D. Benkort and B. De Maillard. 2016. Krill, key component of the Estuary and Gulf of St. Lawrence, Canada: from the individual to the ecosystem. Université de Toulouse, Toulouse, France.
- Winkler G., S. Plourde, R. Tremblay, C. Nozais, F. Maps, V. Lesage, I. McQuinn, M. Starr, D. Chabot, C. Savenkoff, D. Lavoie, **J. Cabrol**, A. Ollier, M. Guilpin, D. Benkort, and B. de Maillard. 2016. Midway between phytoplankton and whales: Krill of the Estuary and Gulf of St. Lawrence, Canada. University of Hamburg, Hamburg, Allemagne.
- **Cabrol J.**, T. Trombetta, S. Amaudrut, R. Sage, R. Tremblay, C. Nozais, M. Starr, S. Plourde, and G. Winkler. 2016. Niche partitioning sustained by differential feeding behaviour among three coexisting krill species in the St. Lawrence Estuary. 41<sup>th</sup> congrès annuel de la Société Québécoise pour l'étude biologique du comportement, Rimouski, Canada.
- **Cabrol J.**, R. Tremblay, C. Nozais, M. Starr, S. Plourde, L. Rainville, and G. Winkler. 2016. Differential feeding behaviour of three coexisting krill species in the St. Lawrence Estuary (Canada): a fatty acid and stable isotope approach. ICES/PICES 6<sup>th</sup> Zooplankton Symposium, Bergen, Norway.
- **Cabrol J.**, R. Tremblay, C. Nozais, M. Starr, S. Plourde, L. Rainville, and G. Winkler. 2015. Variation du comportement alimentaire du krill et impact sur sa condition physiologique dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. 83<sup>th</sup> congrès international de l'association pour le savoir francophone (ACFAS), Rimouski, Canada.
- Winkler G., **J. Cabrol**, R. Sage, and C. Nozais. 2015. Brouteur ou prédateur : les liens trophiques entre le krill et la communauté planctonique dans l'estuaire du Saint-Laurent. 83<sup>th</sup> congrès international de l'association pour le savoir francophone (ACFAS), Rimouski, Canada.

**Poster (7) :**

- **Cabrol J.**, J.B.Nadalini, M. Guilpin, R. Tremblay, C. Nozais, M. Starr, S. Plourde, and G. Winkler. 2016. Spatio-temporal variations of the physiological condition and the



feeding behaviour of *Meganyctiphanes norvegica* in the Gulf of St. Lawrence. 15<sup>th</sup> Annual scientific reunion of Québec-Océan group, Rivière-du-Loup, Canada.

- **Cabrol J.**, Aulanier F., R. Tremblay, C. Nozais, M. Starr, S. Plourde, and G. Winkler. 2016. Temporal lipid dynamics for the three coexisting dominant krill species in the St. Lawrence Estuary. Ocean Sciences meeting of the Association for the sciences of limnology and oceanography (ASLO), New-Orleans, USA.
- Winkler G., **J. Cabrol**, R. Sage, C. Nozais, R. Tremblay, and M. Starr. 2016. One year in the lower St. Lawrence Estuary: feeding niche separation of two co-existing krill species. Ocean Sciences meeting of the Association for the sciences of limnology and oceanography (ASLO), New-Orleans, USA.
- **Cabrol J.**, R. Tremblay, and G. Winkler. 2016. Living across an estuarine transition zone: ecophysiological response of the cryptic species complex *Eurytemora affinis* (Copepoda). Ocean Sciences meeting of the Association for the sciences of limnology and oceanography (ASLO), New-Orleans, USA.
- Fabre A., **J. Cabrol**, M. Starr, P. Joly, R. Tremblay, C. Nozais, and G. Winkler. 2015. Comportement alimentaire de deux espèces de krill de l'estuaire du Saint-Laurent : une approche expérimentale. 13<sup>th</sup> general annual meeting of Québec-Océan, Québec, Canada.
- **Cabrol J.**, F. Aulanier, R. Tremblay, C. Nozais, M. Starr, S. Plourde, and G. Winkler. 2015. Suivi saisonnier de la condition physiologique des espèces dominantes de krill dans l'estuaire du Saint-Laurent. 13<sup>th</sup> general annual meeting of Québec-Océan, Québec, Canada.
- **Cabrol J.**, R. Tremblay, C. Nozais, M. Starr, S. Plourde, L. Rainville, and G. Winkler. 2014. Analyse du comportement alimentaire du krill dans l'estuaire du Saint-Laurent. 12<sup>th</sup> general annual meeting of Québec-Océan, Rivière-du-Loup, Canada.



## ABSTRACT

Krill play a pivotal role in marine food webs by feeding on primary and secondary producers and serving as prey for numerous ecosystem relevant species, allowing energy transfer from lower to upper trophic levels. However, in particular northern krill is still an understudied group. Knowledge on their ecophysiology and processes affecting their performance is scarce. In North-Atlantic region, krill communities are dominated by three species, the temperate/boreal *Meganyctiphanes norvegica*, the Arctic species *Thysanoessa inermis*, and the boreal/arctic *T. raschii*, which coexist in sympatry. These species may express differential ecophysiological traits, which in turn may vary with the marked spatiotemporal variation of the environmental conditions in subarctic regions. To determine in detail their ecological key processes, such as feeding and energy reserve dynamics at an interspecific level will help to understand coexistence of these species. Further this study will enhance our capacity to predict energy flow and potential trophic shifts in the changing environment. The objectives of the present thesis are i) to determine the feeding strategies and ii) to elucidate the lipid reserve dynamics of the three krill species in relation to marked spatiotemporal changes of the environmental conditions in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL), eastern Canada. In order to achieve this goal, we developed an ecophysiological approach using both a combination of field studies on different spatial and temporal scales, and controlled laboratory feeding experiments. Results are presented in the form of three chapters in which specific scientific objectives regarding ecophysiological features of krill were tackled.

The first chapter concentrate on seasonal variations. Here, we hypothesized that the stable coexistence of three krill species is based on trophic niche partitioning related to seasonal trade-offs between food preferences, energy needs, and prey availability. We assessed their respective trophic niches and energetic strategies throughout one year using a multimarker approach. The analyses of stable isotopes, fatty acid trophic markers and lipid class contents and compositions, revealed strong trophic niche separation occurring on a very fine trophic scale (species level) throughout the year and different degrees of food specialization among species. In addition, we highlighted that feeding on copepod prey was important to accumulate energy reserves. Differential energy reserve utilization among the three species might help to reduce competition especially during the winter.

The second chapter focused on the spatial fluctuations of feeding selectivity and energy reserve content of the contrasting krill species *M. norvegica* and *T. inermis* throughout the EGSL. To achieve this goal, we assessed the neutral fatty acid content and composition on a seasonal basis, including for the first time the winter season characterized by extended ice cover over more than 1000 km. This study highlighted that *M. norvegica* exhibited large

spatial variations of its energy reserve lipids, which were similar to seasonal variations found in the chapter 1. In contrast, lipid contents of *T. inermis* were apparently much less affected by the spatial variation of environmental conditions but showed large seasonal variability. Furthermore, we confirmed that: i) zooplankton standing stock could be more important than phytoplankton to fulfill their metabolic requirements, and ii) that trophic niche partitioning between both species was present on the large geographic scale but might be modulated by spatial differences in food supply and oceanographic conditions.

In the last chapter, we compared the functional feeding biology of the two most abundant species of the EGSL, *M. norvegica* and *T. raschii*, using natural phytoplankton and mesozooplankton assemblages. Here, we determine the functional response of ingestion rates on phytoplankton and on mesozooplankton in absence and presence of phytoplankton. Results highlighted that both species exhibited a Holling type III response feeding on phytoplankton, but an Holling type III and II for *M. norvegica* and *T. raschii*, respectively, when feeding on mesozooplankton. Daily rations suggest that *M. norvegica* must feed on zooplankton to cover the metabolic cost, whereas *T. raschii* could cover its needs by feeding on both i) a high phytoplankton concentration or ii) a low zooplankton concentration.

In conclusion, the present thesis contributed to the understanding of the trophic ecology and energetic strategies of these three ecologically relevant krill species. It draws the most complete portrait on their feeding selectivity. It also suggests the existence of species-specific adaptations and mechanisms that enhance krill coexistence in the EGSL. Finally, potential consequences of future changes in the EGSL ecosystem are discussed in light of recent changes in krill communities of the North-Atlantic regions.

**Keywords:** Estuary and Gulf of St. Lawrence; Northern krill; Feeding selectivity; Energetic strategies; Physiological condition; Stable isotopes; Fatty acid trophic markers; Functional response of ingestion rates; Feeding experiments.

## RÉSUMÉ

Le krill joue un rôle central dans les écosystèmes marins en permettant un transfert d'énergie des niveaux trophiques inférieurs, en s'alimentant sur les producteurs primaires et secondaires, vers les niveaux supérieurs en servant de proies pour de nombreuses autres espèces. Toutefois, les connaissances sur l'écophysiologie, ainsi que les processus pouvant affecter les performances des différentes espèces de krill autres qu'*Euphausia superba*, l'espèce commerciale phare, restent encore très mal documentées. Dans l'Atlantique Nord, les communautés de krill sont principalement dominées par trois espèces qui coexistent en sympatries. On retrouve l'espèce tempérée *Meganyctiphanes norvegica*, ainsi que *Thysanoessa inermis* et *T. raschii* respectivement arctique et boréale. Toutefois, ces espèces présentent différentes biologie et écologie qui vont de surcroît fortement varier avec les fluctuations spatio-temporelles des conditions environnementales. Aussi déterminer en détail les processus écologiques clés susceptibles d'influencer la coexistence donc les transferts d'énergie, tels que l'alimentation et/ou les stratégies énergétiques, est crucial afin de mieux appréhender d'éventuelles modifications trophiques dans le contexte actuel des changements globaux. Ainsi l'objectif principal de cette thèse est : i) de déterminer les stratégies d'alimentation et ii) d'élucider la dynamique des réserves lipidiques des trois espèces de krill en relation avec les changements spatio-temporels des conditions environnementales dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL) situé au Canada. Pour ce faire, nous avons développé une approche écophysiologique combinant a) des suivis *in situ* utilisant différentes échelles spatio-temporelles et b) des expériences d'alimentation en milieux contrôlés. Ces résultats sont présentés sous forme de trois chapitres dont chacun, testent un aspect spécifique de leur écophysiologie.

Le premier chapitre se concentre sur les variations saisonnières. Ici, nous émettons l'hypothèse que cette coexistence repose sur la ségrégation de leur niche trophique en fonction d'un compromis saisonnier entre les préférences alimentaires, les besoins énergétiques et la disponibilité des proies. Pour tester cette hypothèse, nous avons suivi l'évolution des niches trophiques réalisées et des stratégies énergétiques pendant une année complète en utilisant une approche multimarqueurs. L'utilisation des acides gras et des isotopes stables comme marqueurs trophiques a permis de mettre en évidence la présence d'une ségrégation trophique à fine échelle taxonomique tout au long de l'année, démontrant ainsi différents degrés de spécialisation entre les espèces. De plus, l'analyse des classes de lipides a permis de mettre en évidence i) l'importance des copépodes dans l'accumulation des réserves d'énergie et ii) que l'utilisation différentielle de ces réserves lors des périodes de faible disponibilité trophique pourrait contribuer à la diminution de la compétition interspécifique et donc faciliterait la coexistence.

Le deuxième chapitre quant à lui se concentre sur l'effet de l'hétérogénéité spatiale du milieu sur l'alimentation et la condition physiologique de *M. norvegica* et *T. inermis*. Pour ce faire, nous avons évalué la teneur et la composition en acides gras neutres sur une base saisonnière sur plus de 1000km, dont pour la première fois en présence d'un couvert de glace. Cette étude a ainsi permis de montrer que le contenu énergétique de *M. norvegica* présentait d'importantes variations spatiales, qui étaient similaires en termes d'intensité aux variations saisonnières observées dans le chapitre 1. En revanche, le contenu énergétique de *T. inermis* semblait beaucoup moins affecté par les variations des conditions environnementales. En outre, nous avons pu confirmer que : i) la présence de zooplancton était plus importante que celle du phytoplancton pour satisfaire leurs besoins métaboliques et ii) que la ségrégation des niches trophiques était également présente à plus large échelle, mais modulée en fonction de la disponibilité de la nourriture et des conditions océanographiques.

Dans le dernier chapitre, nous comparons les réponses fonctionnelles des taux d'ingestion des deux plus abondantes espèces de krill présentes dans l'EGSL soit *M. norvegica* et *T. raschii*, lorsqu'elles s'alimentent sur des assemblages naturels de phytoplancton et de mésozooplancton en absence et en présence de phytoplancton. Ainsi, nous avons pu déterminer que les deux espèces présentaient une réponse de type Holling III lorsqu'elles s'alimentaient sur le phytoplancton, mais des réponses de type Holling III et II pour *M. norvegica* et *T. raschii*, respectivement, lorsqu'elles se nourrissaient de mésozooplancton. De plus, nous démontrons ici que *M. norvegica* ne peut pas couvrir ces besoins métaboliques en s'alimentant uniquement de phytoplancton. Toutefois, nos résultats suggèrent que *T. raschii* pourrait couvrir ses besoins en se nourrissant i) sur de fortes concentrations de phytoplancton et/ou ii) de faibles concentrations de mésozooplancton.

En conclusion, cette thèse apporte une vision nouvelle sur l'écologie trophique et les mécanismes facilitant la coexistence de ces trois espèces de krill d'importance écologique. Par ailleurs, ces informations représentent à ce jour le portrait le plus complet disponible sur leur écologie trophique. Enfin, à la lumière de ces résultats, nous discutons ici des conséquences potentielles d'un changement de communauté de krill dans l'EGSL tel que déjà observé dans certaines régions de l'Atlantique Nord.

**Mots clés:** Estuaire et golfe du Saint-Laurent; Krill nordique; sélectivité trophique; Stratégies énergétiques; Condition physiologique; Isotopes stables; Acides gras marqueur trophiques; réponse fonctionnelle des taux d'ingestion; Expériences d'alimentation.

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	ix
AVANT-PROPOS .....	xi
ABSTRACT .....	xvii
RÉSUMÉ .....	xix
TABLE DES MATIÈRES .....	xxi
LISTE DES TABLEAUX .....	xxv
LISTE DES FIGURES .....	xxvii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES .....	xxxiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
CHAPITRE 1 TROPHIC NICHE PARTITIONNING OF DOMINANT NORTH-ATLANTIC KRILL SPECIES, <i>MEGANYCTIPHANES NORVEVIGA</i> , <i>THYSANOESSA INERMIS</i> AND <i>T. RASCHII</i> .....	31
1.1 ABSTRACT .....	32
1.2 RESUME .....	33
1.3 INTRODUCTION .....	34
1.4 MATERIALS AND METHODS .....	35
1.4.1 Sampling .....	35
1.4.2 Community composition of phytoplankton and zooplankton .....	37
1.4.3 Fatty acid and stable isotope analyses of potential food sources .....	38
1.4.4 Krill morphometrics .....	39
1.4.5 Lipid class and fatty acid composition of krill .....	40
1.4.6 Stable isotope analyses of krill .....	41

1.4.7	Comparison of trophic niches.....	42
1.4.8	Diet reconstruction.....	42
1.4.9	Statistical analyses.....	43
1.5	RESULTS.....	44
1.5.1	Potential food sources.....	44
1.5.2	Characterization of krill species.....	46
1.5.3	Food preference according to fatty acid markers.....	48
1.5.4	Seasonal variations of trophic niches according to stable isotope analyses.....	51
1.5.5	Seasonal variations of isotopic niches.....	51
1.5.6	Seasonal prey preferences according to the stable isotope mixing model.....	53
1.5.7	Seasonal variation of diets based on FA.....	53
1.6	DISCUSSION.....	56
1.6.1	Physiological energy needs.....	56
1.6.2	Food preferences and prey availability.....	57
1.6.3	Overwintering strategies as a mechanism for niche partitioning.....	59
1.7	CONCLUSION.....	61
1.8	ACKNOWLEDGEMENTS.....	62
1.9	SUPPLEMENTAL INFORMATION (CHAPITRE 1).....	63
CHAPITRE 2 SEASONAL AND LARGE-SCALE SPATIAL VARIABILITY OF THE ENERGY RESERVES AND THE FEEDING SELECTIVITY OF MEGANYCTIPHANES NORVEGICA AND THYSANOESSA INERMIS IN A SUBARCTIC ENVIRONMENT.....		71
2.1	ABSTRACT.....	72
2.2	RESUME.....	73
2.3	INTRODUCTION.....	74
2.3.1	Field sampling.....	76
2.3.2	Wet weight determination and biochemical analyses.....	77
2.3.3	Fatty acid trophic markers.....	78



2.3.4	Data analyses .....	79
2.4	RESULTS .....	80
2.4.1	Characterization of environmental conditions.....	80
2.4.2	Physiological condition of krill .....	83
2.4.3	Diet characterization of krill.....	85
2.5	DISCUSSION.....	89
2.5.1	Variations in krill physiological condition.....	89
2.5.2	Changes in the feeding selectivity of krill.....	92
2.6	CONCLUSIONS .....	94
2.7	ACKNOWLEDGEMENTS.....	95
2.8	SUPPLEMENTAL INFORMATION (CHAPITRE 2).....	96
CHAPITRE 3 Functional feeding response on phytoplankton and mesozooplankton of Nordic and Arctic krill: the importance of phyto- and zooplankton prey .....		
		97
3.1	ABSTRACT.....	98
3.2	RESUME .....	99
3.3	INTRODUCTION.....	100
3.4	MATERIAL & METHODS.....	101
3.4.1	Krill sampling .....	101
3.4.2	Design of functional feeding response experiments .....	102
3.4.3	Prey assemblages: Phytoplankton community .....	103
3.4.4	Prey assemblages: Zooplankton community .....	105
3.4.5	Ingestion rates.....	107
3.4.6	Feeding selectivity .....	107
3.5	RESULTS .....	108
3.5.1	Functional feeding response: phytoplankton ingestion.....	108
3.5.2	Functional feeding response: zooplankton ingestion .....	109
3.5.3	Selectivity on zooplankton .....	111
3.6	DISCUSSION.....	113

3.6.1	Ingestion rates of krill on phytoplankton .....	113
3.6.2	Ingestion rates on zooplankton .....	116
3.6.3	Daily rations.....	118
3.7	CONCLUSION .....	119
3.8	ACKNOWLEDGEMENTS.....	120
3.9	SUPPLEMENTAL INFORMATION (CHAPITRE 3) .....	121
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	123
	ANNEXES 1 .....	141
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	143

## LISTE DES TABLEAUX

Table 1: Annual means of total length, wet weight and percentage of carbon and nitrogen for <i>M. norvegica</i> , <i>T. inermis</i> and <i>T. raschii</i> sampled in the St. Lawrence estuary between May 2014 and May 2015. Values are expressed as mean $\pm$ SE of the number of individuals analyzed (given in parentheses). Means with different letters are statically different ( $p > 0.5$ ). .....	46
Table 2 : Mean fatty acid composition of the neutral fatty acids of <i>M. norvegica</i> sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary (supplemental information). .....	64
Table 3 : Mean fatty acid composition of the neutral fatty acids of <i>T. inermis</i> sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary (supplemental information). .....	65
Table 4 : Mean fatty acid composition of the neutral fatty acids of <i>T. raschii</i> sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary (supplemental information). .....	66
Table 5 : Mean fatty acid composition of the polar fatty acids of <i>M. norvegica</i> sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary (supplemental information). .....	67
Table 6 : Mean fatty acid composition of the polar fatty acids of <i>T. inermis</i> sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary (supplemental information). .....	68
Table 7 : Mean fatty acid composition of the polar fatty acids of <i>T. raschii</i> sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary (supplemental information). .....	69
Table 8: Proportion of FA trophic markers (in percent of total FA) found for <i>M. norvegica</i> and <i>T. inermis</i> in autumn 2014, spring 2015 and winter 2016 (black). Data	

are expressed as mean  $\pm$  standard errors. Levels not connected by the same letter are significantly different (Pairwise comparison;  $P < 0.05$ )..... 87

Table 9 : Liste non exhaustive d'acides gras marqueurs trophiques. EPA = acide eicosapentanoïque; ARA = acide arachidonique; DHA = acide docosahexaenoïque. AGS = acide gras saturé. Modifié de Cabrol (2013)..... 141

## LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : Représentation schématique des différents concepts d'une niche écologique tels que nous la considérerons dans cette étude. Adaptée de McInerny et Etienne (2012) et Bolnick et al. (2007) et références incluses. .... 2
- Figure 2 : Représentation schématique d'un réseau trophique subarctique centré sur le krill. La taille des flèches pleines représente les intensités relatives du flux de carbone du krill vers les niveaux trophiques supérieurs. Les flèches en traits pointillés indiquent la présence de relations mal établies ou non quantifiées. La flèche en pointillés indique une possible utilisation par l'homme. Extrait de Zabel et al. (2003) et modifié d'après Savenkoff et al. (2013). .... 5
- Figure 3 : Dessins représentant la taille d'individus adultes matures, toutes proportions gardées, de chacune des trois espèces dominantes de krill. Les dessins ont été extraits de « marine species identification portal » (<http://species-identification.org>). .... 7
- Figure 4 : Schéma conceptuel montrant l'influence des variations spatio-temporelles sur le compromis énergétique, donc les performances, d'un individu dans une niche écologique donnée. Adapté et modifié de Cody (1966), Van-Noordwijk & De Jong (1986) et de Bolnick et al. (2007). .... 10
- Figure 5 : Schéma conceptuel représentant les trois principaux types de réponses fonctionnelles théoriques pour les taux d'ingestions (a) et les taux d'attaques (b) en fonction de l'évolution de la densité de proie. Adaptés et modifiés de Holling (1959) et Kjørboe (2008). .... 14
- Figure 6 : Cartes montrant le site d'étude avec une bathymétrie aux 100 m, ainsi que la structure verticale moyenne (sur 50 ans) de la température durant l'hiver (mars) et l'été (juillet) dans l'estuaire du Saint-Laurent, ainsi que la distribution verticale journalière de *M. norvegica* (rouge) et de *T. raschii* (vert). Adaptées et modifiées de Plourde et al. (2014) et de Galbraith et al. (2017). .... 18
- Figure 7 : Schémas montrant la voie de synthèse des acides gras dans le milieu marin. Extraits et adaptés de Dalsgaard *et al.* (2003) et références incluses. a) Détail de certaines enzymes de désaturases et de leurs actions sur un acide gras saturé à 18

carbones (18:0) pour les animaux, les plantes inférieures et supérieures. b) Exemple de patron de biosynthèse des acides gras chez les microalgues. c) Exemple de patron de biosynthèse des acides gras chez un copépode calanoïde herbivore (*Calanus finmarchicus*). EPA = acide eicosapentanoïque; ARA = acide arachidonique; DHA = acide docosahexaénoïque. Modifié de Cabrol (2013) et références incluses. .... 22

Figure 8 : Schéma conceptuel représentant la démarche scientifique et l'organisation du projet de doctorat, ainsi que l'interconnexion entre les chapitres 1 et 2. ESL = Estuaire du Saint-Laurent ; EGSL = Estuaire et golfe du Saint-Laurent ; AG = acides gras ; Phyto = Phytoplancton ; Zoo = mésozooplancton. .... 28

Figure 9 : Sampling area including the Rimouski station (black square) between May 2014 to May 2015 (left panel). Right panel shows monthly mean temperature profiles in May, August and November 2014 and in January 2015 at the Rimouski station, as well as daytime vertical distribution of *M. norvegica* (red) and *T. raschii* (green) found in the St. Lawrence Estuary after Plourde et al. (2014). .... 36

Figure 10 : Seasonal variability of total phytoplankton cell concentration ( $\text{cell.l}^{-1}$ , solid line with black dots) and the abundance ( $\text{ind.m}^2$ ) of the 10 dominant copepod species (grey dashed line with squares) found in the St. Lawrence Estuary (Rimouski station) between May 2014 and June 2015 (a). Data are expressed as mean  $\pm$  standard deviation (SD). Seasonal variability of the relative proportion of dominant phytoplankton (b) and copepod taxa (c). .... 45

Figure 11 : Seasonal variation of the total amount of lipids ( $\mu\text{g.mg}^{-1}$  of wet weight) and the lipid class composition (% of total lipids) for *M. norvegica* (red circle), *T. inermis* (blue triangle) and *T. raschii* (green inverted triangle) sampled in the St. Lawrence estuary between May 2014 and May 2015. Data are expressed as mean  $\pm$  standard error ( $n = 3-13$ ). Different letters indicate significant differences (PAIRWISE;  $p < 0.05$ ). Arrows indicate maximum egg production period found or expected from literature. .... 48

Figure 12 : Seasonal variation of fatty acid ratios, a)  $\Sigma\text{copepod}/\Sigma\text{phytoplankton}$ , b) EPA/DHA, c)  $18:1n9/\Sigma 20:1+\Sigma 22:1$  of the neutral lipid fraction and d) trophic levels of *M. norvegica* (red circle), *T. inermis* (blue triangle) and *T. raschii* (green inverted triangle) sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary. Data are expressed as mean  $\pm$  standard error ( $n = 4 - 12$ ).  $\Sigma\text{copepod} = \Sigma 20:1+\Sigma 22:1+18:1n9$ ;  $\Sigma\text{phytoplankton} = 20:5n3+22:6n3$ ; EPA = Eicosapentaenoic acid ( $20:5n3$ ); DHA = Docosahexaenoic acid ( $22:6n3$ ). .... 50

- Figure 13 : Seasonal variation of trophic niche area expressed as isotopic space ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) of *M. norvegica* (red circle), *T. inermis* (blue triangle) and *T. raschii* (green inverted triangle) in spring (a), summer (b) and fall (c), using convex hull areas (dashed polygon) and standard ellipse areas corrected for small sample size (SEAc, solid ellipse) based on maximum likelihood estimates. Different letters indicate significant differences in the size of the trophic niches among species. .... 52
- Figure 14 : Predicted diet proportions (median values, 75 and 95th percentiles) of each potential prey group of *M. norvegica*, *T. inermis* and *T. raschii* found using stable isotope mixing model (MixSIAR) in the St. Lawrence Estuary in spring (a), summer (b) and fall (c). .... 54
- Figure 15 : Non-metric multidimensional scaling (nMDS) plots of potential food sources based on fatty acid similarity of the neutral lipid (NL), FAs of individual of krill (full red circle) and total lipid (TL) FAs of potential food sources in the St. Lawrence Estuary of each krill species (*M. norvegica* (a,d,g); *T. inermis* (d,e,f) and *T. raschii* (g,h,i)) in spring (a,b,c), summer (d,e,f) and fall (g,h i) 2014. Red circles represent the nearest neighbour found by an average-linking clustering procedure..... 55
- Figure 16 : Posterior estimates of the standard ellipse areas (SEA<sub>b</sub>) for the 3 species *M. norvegica*, *T. inermis* and *T. raschii* in spring (a), summer (b) and fall (c). The boxes represent the 95, 75 and 50% credible intervals in order of size, with the mode indicated by the black circles. Maximum likelihood estimate found for the corresponding SEAc is indicated by the dotted black line. .... 63
- Figure 17 : Sampling stations during the autumn 2014 (grey circle), spring 2015 (white square) and winter 2016 (black triangle). Dotted lines represent identified regions considered in this study (Estuary; Anticosti Island; NE Gulf and Cabot Strait). .... 76
- Figure 18 : Monthly averaged sea surface temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ; a,b,c) and mean chlorophyll *a* ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ ; d,e) integrated from 0 to 50m found during our survey in autumn 2014 (October; a,d), spring 2015 (June; b,e) and winter 2016 (March; c) and mean weekly sea-ice cover (f). Circles represent sampled stations and dotted lines represent identified regions considered in this study. .... 81
- Figure 19 : Spatial variability of total copepods densities ( $\text{ind}\cdot\text{m}^{-3}$ ) with the detailed proportion (% of total abundance) of *Calanus* spp. (black), *Pseudocalanus* spp. (white) and the sum of all other copepods (grey) found in each region in autumn 2014 (a), spring 2015 (b) and winter 2016 (c). Mean  $\pm$  standard errors. .... 82

Figure 20 : Total fatty acid contents of neutral lipid fraction (TFA in  $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$  of wet weigh) for *M. norvegica* in autumn 2014 (grey; a), spring 2015 (light grey; b) and winter 2016 (black; c,d) with focus in the NE Gulf region (d). Dashed lines indicate values found by Cabrol et al. (2019) in the St. Lawrence Estuary in autumn and spring 2014 and winter 2015. Levels not connected by the same letter are significantly different (Pairwise comparison;  $P < 0.05$ ). Mean  $\pm$  standard errors. .... 84

Figure 21 : Mean seasonal total fatty acid contents of neutral lipid fraction (TFA in  $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$  of wet weigh) for *Thysanoessa inermis* in autumn 2014 (grey), spring 2015 (light grey) and winter 2016 (black) as well as the details among regions for each season (b,c,d.). Dots indicate values found by Cabrol et al. (2019) in the St. Lawrence Estuary in autumn and spring 2014 for *Thysanoessa inermis* and for *Thysanoessa spp.* in winter. Levels not connected by the same letter are significantly different (Pairwise comparison;  $P < 0.05$ ). Mean  $\pm$  SE ..... 85

Figure 22 : Variations of specific fatty acid ratios ( $\Sigma\text{copepod}/\Sigma\text{phytoplankton}$ , EPA/DHA, 18:1n9/ $\Sigma 20:1+\Sigma 22:1$ ) of the neutral lipid fraction of *Meganyctiphanes norvegica* (dark grey), *Thysanoessa inermis* (light grey) among the four regions in the GSLE in autumn 2014, spring 2015 and winter 2016. Data are expressed as mean  $\pm$  standard error.  $\Sigma\text{copepod} = \Sigma 20:1+\Sigma 22:1+18:1n9$ ;  $\Sigma\text{phytoplankton} = 20:5n3+22:6n3$ ; EPA = Eicosapentaenoic acid (20:5n3); DHA = Docosahexaenoic acid (22:6n3). See part 2.3 Fatty acid trophic markers for details on FA ratios. Please refer to table 1 for samples sizes. .... 88

Figure 23 : Wet weight of *M. norvegica* (a) and *T. inermis* (b) found in every subregion in autumn 2014 (grey), spring 2015 (light grey) and winter 2016 (black). Data are expressed as  $\text{mg}^{-1}$  of wet weight. No significant variation was found between subregions to each season. Mean  $\pm$  SE (supplemental information)..... 96

Figure 24 : Composition of phytoplankton assemblage (% of total) and for each category (taxa % by category) used during phytoplankton and zooplankton feeding experiments. .... 104

Figure 25 : Relative mesozooplankton composition (dark bars) and the respective carbon contents (line with empty dot) used during zooplankton experiments. Only zooplankton which contributed more than 1% of total abundance or total carbon content has been considered. .... 106



- Figure 26 : Ingestion rates (IR;  $\mu\text{gC.mgCkrill}^{-1}.\text{h}^{-1}$ ) for *M. norvegica* (black triangles) and *T. raschii* (empty inverted triangles with dashed line) as a function of phytoplankton concentration ( $\mu\text{gC.l}^{-1}$ ) at 6°C in the dark. Shown as mean  $\pm$  SE (n = 3) for each concentration.  $K_{m1} = 304 \mu\text{gC.l}^{-1}$ ;  $K_{m2} = 555.9 \mu\text{gC.l}^{-1}$  ..... 109
- Figure 27 : Ingestion rates (IR;  $\mu\text{gC.mgCkrill}^{-1}.\text{h}^{-1}$ ) of *M. norvegica* (a) and *T. raschii* (b) as a function of mesozooplankton concentration ( $\mu\text{gC.l}^{-1}$ ) in absence of phytoplankton (empty dot with dashed line) and presence of phytoplankton ( $\sim 10.8 \mu\text{gChl } a.l^{-1}$ ; black circles with black line) at 6°C in the dark. Shown as mean  $\pm$  SE (n = 3) for each concentration.  $K_{m1} = 168 \mu\text{gC.l}^{-1}$ ;  $K_{m2} = 631 \mu\text{gC.l}^{-1}$ ;  $K_{m3} = 775.3 \mu\text{gC.l}^{-1}$ ;  $K_{m4} = 1084 \mu\text{gC.l}^{-1}$  ..... 110
- Figure 28 : Relative contribution of mesozooplankton species to the diet of *M. norvegica* and *T. raschii* with (grey circles) and without (black triangles) phytoplankton to each concentration (mean  $\pm$  SD; n = 3), versus their relative contribution to the total amount of available preys in terms of carbon weight. Straight dashed line corresponds to 1:1 ratio, dots above this line indicate a feeding selection. .... 112
- Figure 29 : Relationship between the Length ( $\text{mm}^{-1}$ ) and wet weight ( $\text{mg}^{-1}$ ) both log transformed for *M. norvegica* (grey triangle; n = 169) and *T. raschii* (empty inverted triangle; n = 134). ..... 121
- Figure 30 : Variations saisonnières des indices d'insaturation des acides gras polaires observés chez *M. norvegica* (cercle rouge), *T. inermis* (triangle bleu) et *T. raschii* (triangle inversé vert) échantillonnées entre mai 2014 et mai 2015 dans l'estuaire du Saint-Laurent. .... 132



## LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

<b>ARA</b>	Arachidonic acid (20:4n6)
<b>Chl <i>a</i></b>	Chlorophyll <i>a</i>
<b>DFO</b>	Department of Fisheries and Ocean
<b>DHA</b>	Docosahesaenoïque acid (22:6n3)
<b>DFO</b>	Department of Fisheries and Ocean
<b>DR</b>	Daily ration
<b>EGSL</b>	Estuary and Gulf of St.-Lawrence
<b>EPA</b>	Eicosapentaenoïque acid (20:5n3)
<b>ESL</b>	Estuary of St. Lawrence
<b>FA</b>	Fatty acid
<b>FATM</b>	Fatty acids trophic markers
<b>GC</b>	Gaz chromatography
<b>K<sub>m</sub></b>	Half saturation constant
<b>MUFA</b>	Monounsaturate fatty acid
<b>NL</b>	Neutral lipids
<b>PERMANOVA</b>	Permutational multivariate analysis of variance
<b>PERMDISP</b>	Permutational dispersion analysis

<b>PL</b>	Polar lipids
<b>POM</b>	Particulate organic matter
<b>PUFA</b>	Polyunsaturated fatty acid
<b>SD</b>	Standard deviation
<b>SE</b>	Standard error
<b>SFA</b>	Saturate fatty acid
<b>SIMPER</b>	Similarity percentage analysis
<b>Sp.</b>	Species (singular)
<b>SPM</b>	Suspended particulate matter
<b>Spp.</b>	Species (plural)
<b>SST</b>	Sea surface temperature
<b>TAG</b>	Triacylglycerols
<b>TFA</b>	Total fatty acids
<b>TL</b>	Trophic Level
<b>WE</b>	Wax ester
<b><math>\delta^{13}\text{C}</math></b>	Ratio of the stable carbon isotopes $^{13}\text{C}$ and $^{12}\text{C}$
<b><math>\delta^{15}\text{N}</math></b>	Ratio of the stable nitrogen isotopes $^{15}\text{N}$ and $^{14}\text{N}$

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Une communauté peut être définie comme un groupe d'espèces qui interagissent dans le temps et l'espace (Fauth et al. 1996). Conceptuellement, c'est ces interactions qui sont à la base de la diversité d'espèces retrouvée dans un milieu donné. Ces espèces coexistent de façon stable ou instable dans le temps. En accord avec la théorie des niches, on retrouve différents facteurs susceptibles de modifier ou d'influencer la composition relative ou la diversité d'une communauté (Cavender-Bares et al. 2009). Ces derniers pouvant être divisés en deux catégories (Fig. 1) : (i) les variables abiotiques et (ii) les variables biotiques composées de la nourriture (*cf.*, composition et disponibilité des proies), et des interactions inter- et intraspécifiques (*p. ex.*, compétition). Bien que les points i) et ii) aient pendant longtemps été en opposition dans la définition d'une niche écologique (*sensus* Hutchinson 1957), ces dernières sont néanmoins étroitement liées (Chase & Leibold 2003 ; McNerny & Etienne 2012). En effet, *in situ* une espèce va adapter son alimentation à la configuration spatio-temporelle des différentes ressources essentielles à son maintien en fonction des compétiteurs potentiels (*p. ex.*, Stephens & Krebs 1986 ; Turchin 1991). À noter que d'un point de vue écologique nous considérerons « une ressource » comme un bien utilisé par des organismes et dont l'augmentation de la disponibilité dans le milieu permet une augmentation des performances (Tilman 1982). En accord avec McNerny & Etienne (2012) une niche écologique peut être vue comme une entité dans laquelle un individu va exprimer une réponse (performance) directe ou indirecte, sous l'effet des variables biotiques et abiotiques, et va en retour influencer ces dernières (Fig. 1). Cette réciprocité étant d'autant plus importante à l'échelle locale, où l'exploitation à outrance d'une ressource peut entraîner sa disparition et donc conduire dans des cas extrêmes à l'extinction des populations qui l'exploitaient (Rothhaupt 1988 ; Leibold 1998 ; Ryabov et al. 2017).

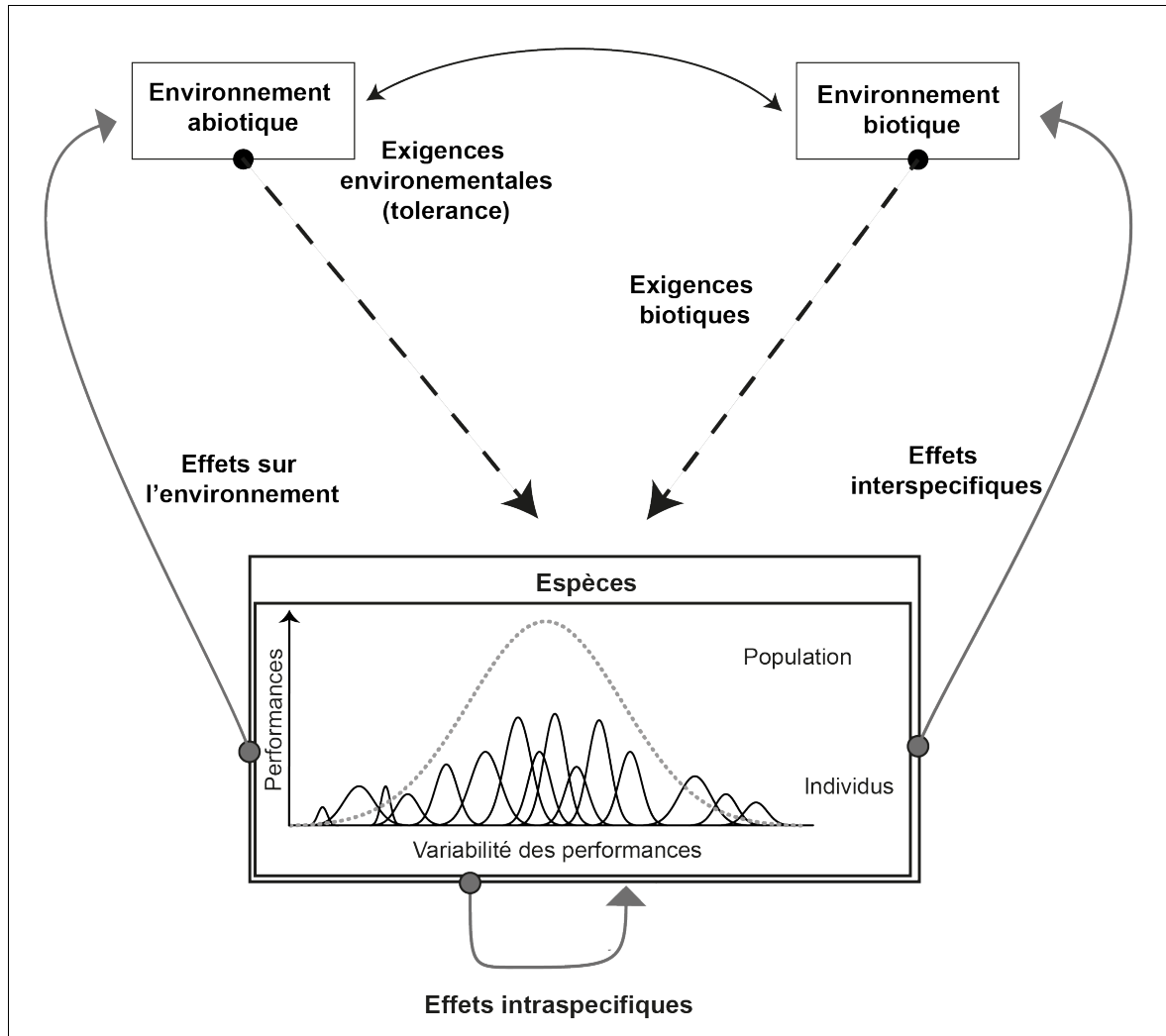


Figure 1 : Représentation schématique des différents concepts d'une niche écologique tels que nous la considérerons dans cette étude. Adaptée de McNerny et Etienne (2012) et Bolnick et al. (2007) et références incluses.

La définition d'une « niche écologique » fait toujours l'objet de débats (McInerny & Etienne 2012 ; Le Coz et al. 2018). Toutefois, les concepts s'y rattachant fournissent un cadre d'étude théorique utile permettant de définir le rôle d'une espèce ou d'un individu dans son milieu. Il est important de différencier la niche écologique fondamentale de la niche réalisée qui intègre les interactions inter- et intraspécifiques (Hutchinson 1957) et ne va donc

représenter qu'une partie de la niche fondamentale. La sélection des ressources par des individus peut être interprétée comme la niche écologique réalisée, alors que l'intégralité des ressources potentiellement utilisables par ces individus représente la niche fondamentale (Soberon 2007 ; Basille et al. 2008 ; Nielsen et al. 2018). Cette sélection des ressources va refléter le compromis entre les besoins et les contraintes dans un environnement donné (Cabrol et al. 2015). Parmi ces contraintes, on retrouve la compétition. Il existe pour les espèces zooplanctoniques, le « paradoxe du zooplancton » énoncé par Hutchinson (1961) qui réfère à l'antinomie que plusieurs espèces qui exploitent les mêmes ressources, donc qui compétitionnent, parviennent à coexister. Selon le principe d'exclusion compétitive (*sensus* Hardin 1960), l'espèce la plus avantagée devrait finir par proliférer et à terme exclure l'autre espèce (Gause 1934 ; Hardin 1960 ; Connell 1961). Néanmoins, pour éviter l'exclusion, des espèces compétitrices peuvent développer de nouveaux traits sous l'effet de la sélection, leur permettant d'occuper des niches écologiques différentes, et ainsi réduire les interactions interspécifiques. Pour cela, les espèces adoptent un compromis qui les avantage sous certaines conditions, mais les désavantage sous d'autres vis-à-vis de leurs compétiteurs. Ce compromis permet une coexistence stable dans le temps (Chesson 2000), si à terme la compétition interspécifique est moins forte que la compétition intraspécifique. C'est-à-dire que les fluctuations d'abondance d'une population dues aux variations de disponibilité d'une ressource dépendent plus de l'effet de ces propres individus sur cette ressource stratégique que des effets de ses compétiteurs potentiels, et réciproquement (Chesson 2000). Les espèces doivent diverger suffisamment en termes de ressources pour avoir des valeurs adaptatives différentes, mais en parallèle présenter des besoins physiologiques similaires pour pouvoir se retrouver dans le même environnement et coexister de façon « stable » dans le temps (Leibold 1995). La stabilité de la coexistence peut être déterminée par le « critère d'invasibilité » qui définit comme la capacité d'une espèce à retrouver ses densités originales après avoir connu une diminution de sa densité de population, et ce même en absence d'immigration et en présence de ses compétiteurs (Chesson 2000 ; Gravel et al. 2006). Déterminer les mécanismes permettant la présence d'une coexistence stable est primordial dans la compréhension de l'écologie des communautés, notamment pour déterminer les

fluctuations d'abondance d'une espèce et prévoir ou non son retour à l'équilibre après un effondrement des stocks. Ceci est d'autant plus vrai pour les espèces pivots comme le krill, qui joue un rôle central dans les réseaux trophiques.

### **L'importance du krill**

Les euphausiacés, plus communément appelés krill, représentent un conglomérat d'espèces holoplanctoniques appartenant au macrozooplancton. Le krill occupe une grande diversité d'habitats allant des pôles aux tropiques, bien que la biomasse soit supérieure aux hautes et moyennes latitudes (Mauchline & Fisher 1969). En tant qu'un conglomérat d'espèces fourragères, le krill joue un rôle central dans les réseaux trophiques marins (Fig. 2 ; Sameoto et al. 1994 ; Simard & Harvey 2010 ; Savenkoff et al. 2013). En effet, en s'alimentant sur les producteurs primaires et secondaires, il permet un transfert d'énergie, principalement sous forme de lipides, vers les niveaux trophiques supérieurs (Fig. 2 ; Falk-Petersen et al. 2000 ; Everson 2008 ; Schmidt et al. 2011). De plus, en réalisant des migrations verticales nyctémérales, le krill contribue activement aux flux verticaux de carbone (Mauchline & Fisher 1969). Étant capable de s'affranchir des courants verticaux, il entreprend quotidiennement une migration ascendante de plusieurs centaines de mètres pour s'alimenter la nuit en surface, avant de redescendre digérer et excréter en profondeur le jour pour éviter les prédateurs visuels (Mauchline 1980 ; Cohen & Forward 2016). Cette migration, qui par ailleurs constitue le plus important déplacement journalier de biomasse sur notre planète, permet une exportation rapide de matière organique de la surface vers le fond et renforce le couplage pélagobenthique (Longhurst et al. 1990 ; Huntley et al. 1991 ; Belcher et al. 2017), soulignant une fois de plus l'importance écologique du krill.



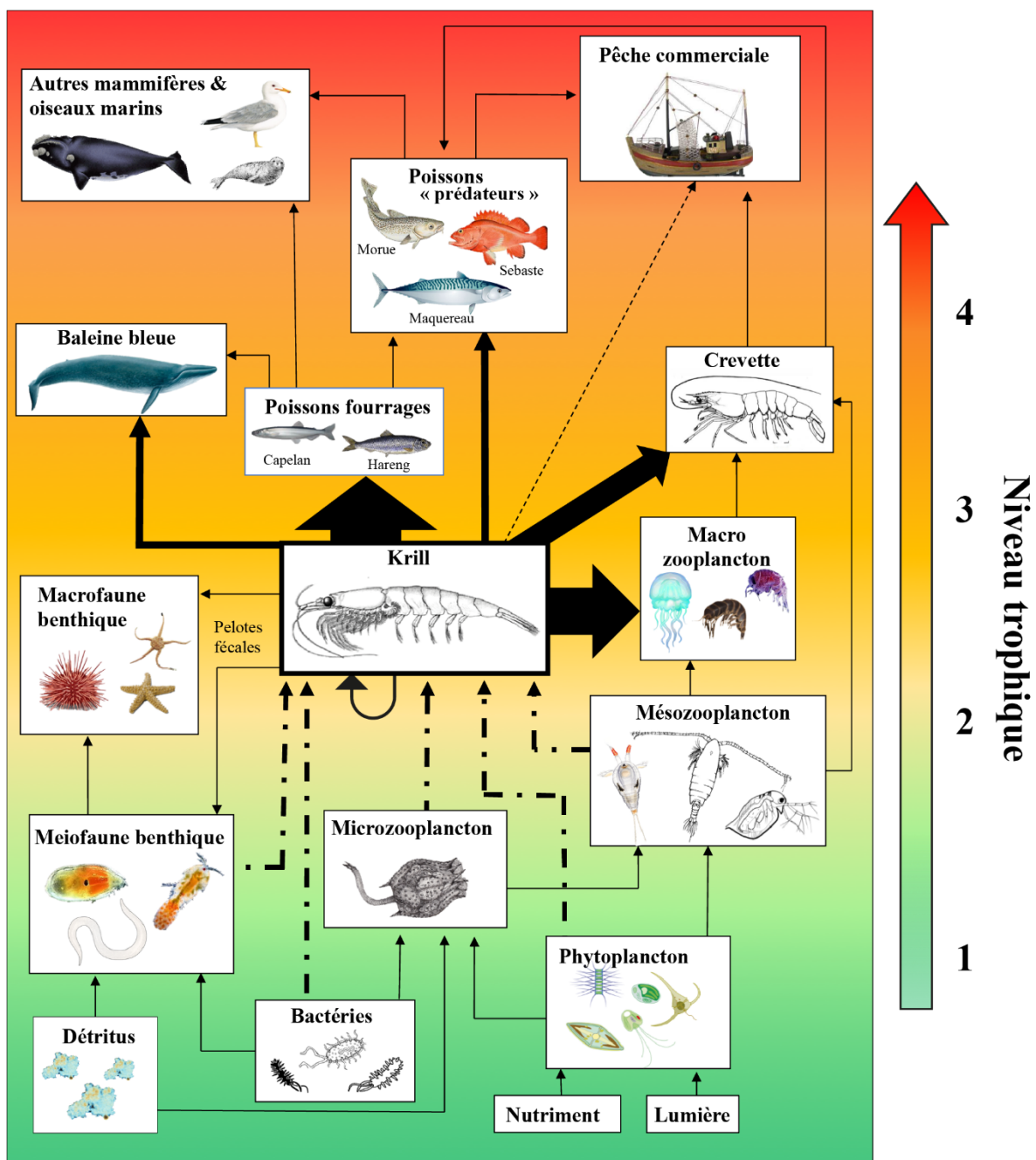


Figure 2 : Représentation schématique d'un réseau trophique subarctique centré sur le krill. La taille des flèches pleines représente les intensités relatives du flux de carbone du krill vers les niveaux trophiques supérieurs. Les flèches en traits pointillés indiquent la présence de relations mal établies ou non quantifiées. La flèche en pointillés indique une possible utilisation par l'homme. Extrait de Zabel et al. (2003) et modifié d'après Savenkoff et al. (2013).

Outre l'aspect écologique, le krill revêt également une importance économique. En plus, de soutenir la production de plusieurs espèces exploitées commercialement ou liées à l'écotourisme (Fig. 2 ; Simard & Lavoie 1999 ; Sourisseau et al. 2006), le krill possède également une valeur marchande qui lui est propre. De par son comportement grégaire, ses fortes biomasses et sa richesse en acides gras polyinsaturés (oméga 3 et 6 ; Kwantes & Grundmann 2015), il fait l'objet d'une pêcherie dirigée depuis la seconde moitié du 20<sup>e</sup> siècle (Nicol & Endo 1997 ; Everson 2008 ; Nicol et al. 2012 ; Nicol & Foster 2016). Néanmoins, c'est depuis la fin des années 2000 que les marchés internationaux, soutenus principalement par les industries nutraceutiques, montrent un intérêt grandissant pour cette ressource permettant la production de produits à très haute valeur ajoutée (*p. ex.*, compléments alimentaires ; Nicol et al. 2000 ; Kwantes & Grundmann 2015). À ce jour, seulement deux espèces sont exploitées commercialement dans le monde. Il s'agit d'*E. superba*, exploitée intensivement en Antarctique depuis plusieurs dizaines d'années et qui représente la majorité des stocks annuellement débarqués (Nicol & Foster 2016), et d'*E. pacifica* qui fait l'objet de pêcheries locales dans le détroit de Géorgie (Canada) et au large des côtes japonaises (Ichii 2008 ; Nicol et al. 2012). Dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL), situé sur la côte est canadienne, des pêches exploratoires ont eu lieu en 1991 et 1992 (Runge & Joly 1995). Cependant, depuis 1997 la pêche du krill nordique dans l'EGSL fait l'objet d'un moratoire qui a été instauré par principe de précaution dû à un manque de connaissances scientifiques. Toutefois, les dernières estimations acoustiques des stocks de krill présents dans l'EGSL ont révélé la présence d'une forte biomasse (~1 million de tonnes ; McQuinn et al. 2013, 2015), ravivant un intérêt certain chez les industriels pour l'ouverture d'une pêche commerciale. Paradoxalement, malgré son importance écologique et son potentiel économique, les différentes espèces de krill n'ont que très peu été étudiées, à l'exception d'*E. superba*, l'espèce commerciale phare. En effet, la majorité des connaissances scientifiques actuelles étant centrées sur cette dernière, peu d'informations sont disponibles sur la biologie et l'écologie des 85 autres espèces, à l'exception d'*E. pacifica* et dans une moindre mesure de *Meganycitiphanes norveviga*.

### Les espèces dominantes de krill en Atlantique Nord.

Dans l'Atlantique Nord, on retrouve principalement quatre espèces de krill (Einarsson 1945), bien que seulement trois d'entre elles (Fig. 5), *M. norvegica*, *T. inermis* et *T. raschii* dominent en termes de biomasse la zone comprise entre la côte et le talus continental (Mauchline & Fisher 1969 ; Mauchline 1980).

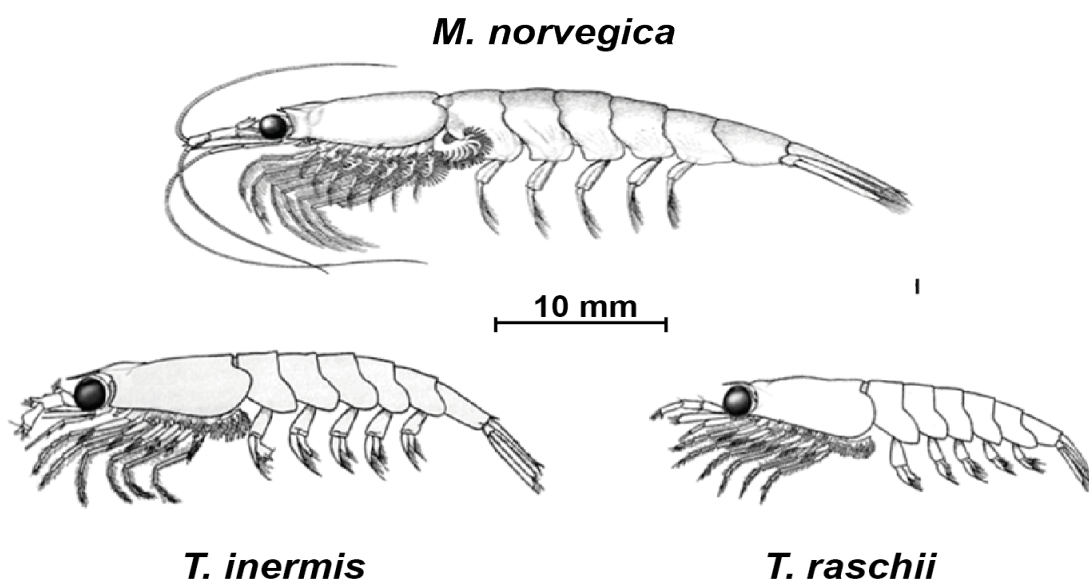


Figure 3 : Dessins représentant la taille d'individus adultes matures, toutes proportions gardées, de chacune des trois espèces dominantes de krill. Les dessins ont été extraits de « marine species identification portal » (<http://species-identification.org>).

La distribution latitudinale de ces trois espèces a souvent été expliquée en fonction de leurs préférences thermiques (Mauchline & Fisher 1969). Ainsi, *M. norvegica* qui est une espèce plus tempérée/boréale (Einarsson 1945 ; Mauchline & Fisher 1969) est retrouvée de la mer Méditerranée jusque dans la zone subarctique, même si elle a été récemment observée en Arctique (Buchholz et al. 2010). En opposition, *T. inermis* et *T. raschii* qui sont plus boréales/arctiques, donc adaptées aux eaux froides, sont présentes majoritairement aux plus hautes latitudes (Einarsson 1945 ; Mauchline & Fisher 1969 ; Weslawski et al. 2000, Agersted & Nielsen 2014). Cependant, sous l'effet de l'augmentation des températures globales, un changement de structure dans les communautés de krill a été observé ces vingt

dernières années (Buchholz et al. 2010 ; Eriksen & Dalpadado 2011 ; Plourde et al. 2011). Ainsi, les espèces tempérées d'origine atlantique se retrouvent de plus en plus au nord (Buchholz et al. 2010 ; Buchholz et al. 2012), tandis que les espèces arctiques tendent à voir leurs aires de distributions les plus méridionales disparaître (Tarling et al. 1999 ; Buchholz et al. 2006), conduisant ainsi à la présence de chevauchement dans leurs aires de distribution respectives menant à la coexistence. Bien qu'il ne soit pas possible de tester directement la stabilité de la coexistence entre ces espèces, cette dernière est souvent considérée comme stable, car observée depuis plusieurs années. Néanmoins la stabilité de cette coexistence pourrait être facilitée, entre autres, par la présence d'une ségrégation spatiale selon un gradient horizontal (depuis la côte vers le large), limitant les interactions interspécifiques. *T. raschii* dominerait dans les régions côtières (néritique < 200m) alors que *M. norvegica* serait principalement présent dans les régions du plateau continental, et que *T. inermis* se retrouverait principalement sur la pente continentale (Einarsson 1945 ; Mauchline 1980 ; Agersted & Nielsen 2014). De plus, il a été suggéré que la coexistence entre ces espèces pourrait être favorisée par : des différences dans l'ontogénie (*p. ex.*, Berkes 1973 ; Falk-Petersen & Hopkins 1981 ; Astthorsson & Gislason 1997 ; Dalpadado 2006 ; Plourde et al. 2011 ; Agersted & Nielsen 2014), une ségrégation de leurs niches écologiques (*p. ex.*, Mauchline & Fisher 1969 ; Mauchline 1980 ; Barrange et al. 1991 ; Barrange 1990 ; Agersted & Nielsen 2014 ; McQuinn et al. 2015), l'utilisation de niches thermiques différentes (Berkes 1973 ; Plourde et al. 2014 ; Ollier et al. 2018), et l'exploitation de ressources trophiques différentes (*p. ex.*, Berkes 1976 ; Falk-Petersen et al. 2000 ; Agersted et al. 2014 ; Huenerlage et al. 2014). Ainsi, la coexistence va dépendre à la fois des processus stochastiques (Hubbell 2001) et de la différenciation des niches écologiques (Gravel et al. 2006 ; Adler et al. 2007). Il n'est pas toujours aisé de discerner l'influence de ces facteurs et de déceler à quel point ces différences doivent être importantes, notamment au niveau individuel, pour permettre une ségrégation suffisante des niches écologiques et être en présence d'une coexistence stable (Chesson 2000). Néanmoins, pour qu'une espèce puisse persister, il faut que les conditions environnementales permettent une croissance de la population sans immigration (Giller

1984). Le maintien de l'espèce va dépendre de la somme des performances des individus qui la compose (voir Fig. 1 ; Bolnick et al. 2007).

### **Facteurs influençant les performances individuelles du krill**

Selon le principe d'allocation d'énergie énoncé par Cody (1966), pour que des individus puissent survivre et se reproduire, il faut que les gains énergétiques issus de l'alimentation soient supérieurs à la somme des coûts des autres processus de vie qui vont définir les besoins (*p. ex.*, métabolisme de base, recherche et acquisition de nourriture, évitement des prédateurs). Les performances d'un individu vont donc dépendre de l'énergie disponible. Cette dernière étant le résultat d'un compromis entre le coût métabolique relié à l'utilisation d'une niche donnée et les besoins en énergie et/ou en composés essentiels indispensables à la survie, la croissance et la reproduction (Van Noordwijk & De Jong 1986). Chez le krill, comme chez la plupart des organismes zooplanctoniques, l'énergie issue de l'alimentation est principalement emmagasinée sous forme de lipides, notamment de triglycérides (TAG) ou de cires estérifiées (CE) (Lee et al. 1971 ; Mayzaud et al. 1999, 2000 ; Sargent & Falk-Petersen 1981). Les lipides ont une valeur énergétique supérieure à celle des glucides et des protéines. Ils fournissent un avantage évolutif en permettant aux individus d'accumuler une grande quantité d'énergie (Lee 2006). Cette énergie peut être utilisée à court et moyen terme pour les différents processus vitaux, mais aussi à plus long terme pour survivre aux périodes de jeûne (Hagen et al. 1996 ; Pond 1998 ; Hellesey et al. 2018). Toutefois, les mécanismes qui permettent d'expliquer l'état des réserves énergétiques lipidiques sont complexes. Ces derniers dépendent de facteurs intrinsèques et extrinsèques qui varient fortement dans le temps et l'espace (Fig. 4). Parmi les facteurs intrinsèques, on retrouve le comportement trophique (incluant la sélectivité et les taux d'ingestion) ou l'accumulation/l'utilisation des réserves énergétiques, alors que les facteurs extrinsèques seront indépendants des individus (*p. ex.*, la disponibilité de la ressource ou encore la présence de compétiteurs ; Fig. 3).

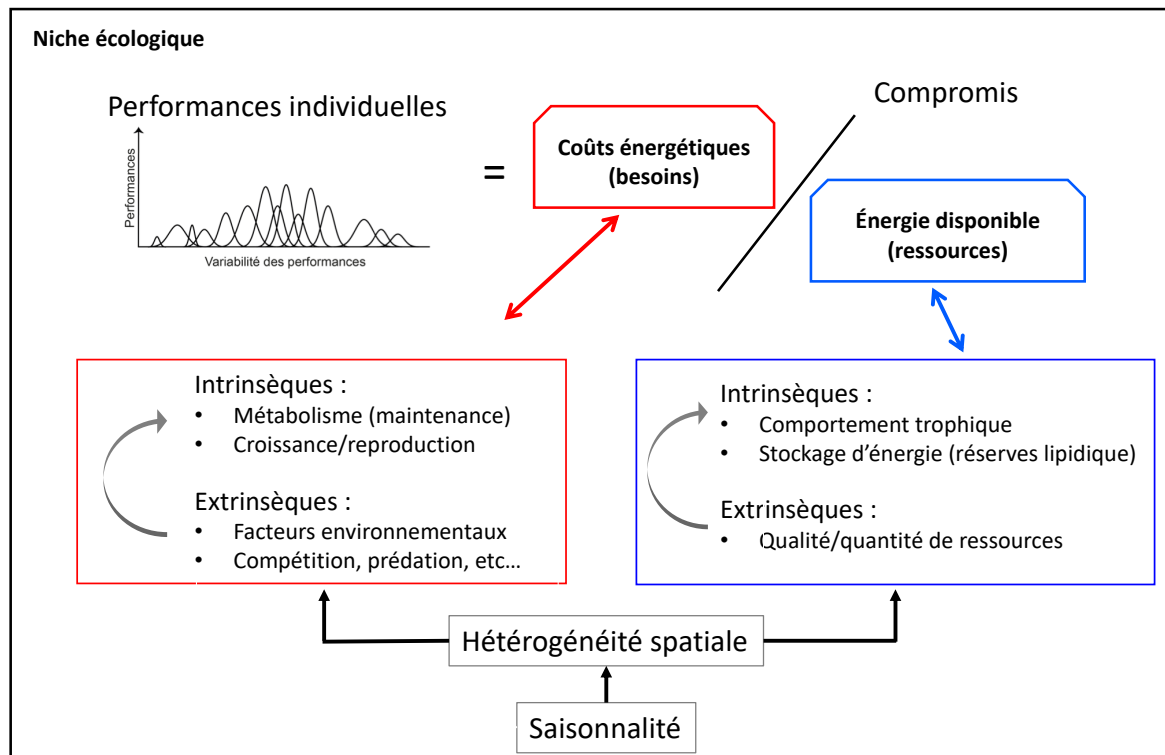


Figure 4 : Schéma conceptuel montrant l'influence des variations spatio-temporelles sur le compromis énergétique, donc les performances, d'un individu dans une niche écologique donnée. Adapté et modifié de Cody (1966), Van-Noordwijk & De Jong (1986) et de Bolnick et al. (2007).

Les facteurs abiotiques peuvent également influencer les performances des individus en affectant i) indirectement la disponibilité des ressources, ou ii) directement leur physiologie (*cf.*, coût métabolique ; Ikeda 1985 ; Dunson & Travis 1991 ; Ollier et al. 2018). Chez le krill, qui est un organisme ectotherme, c'est principalement la température qui influence le métabolisme, et donc les coûts énergétiques associés, en affectant directement la vitesse des réactions biochimiques, et donc les performances (Pörtner 2002 ; Ollier et al. 2018).

## **Le comportement trophique du krill**

La théorie de la quête alimentaire optimale (traduis de « optimal foraging theory » *sensus* MacArthur & Pianka 1966 ; Stephens & Krebs 1986) permet d'expliquer l'exploitation des ressources dans un milieu hétérogène. Bien que critiquée dans ses prémisses et ses applications (*cf.*, Pyke 1984 ; Pierce & Ollason 1987 ; Sih & Christensen 2001), elle stipule que le comportement alimentaire est adaptatif et donc évolue lorsque soumis à des contraintes, de sorte qu'un individu puisse maximiser l'énergie nette globale ingérée par unité de temps (Charnov 1976 ; Pyke et al. 1977). Pour ce faire, l'individu peut avoir soit un comportement dit « sélectif » en investissant de l'énergie dans la recherche et la capture des proies les plus rentables énergétiquement, soit « opportuniste » et manger les proies les plus abondantes indépendamment de leur qualité nutritive. L'équilibre entre ces deux stratégies dépendra de la capacité du prédateur à capturer et ingérer une proie donnée (Tarling et al. 2010), des ressources disponibles (Hughes 1980) et de leur valeur nutritionnelle (Pyke 1984 ; Raubenheimer & Simpson 2018).

Un certain nombre d'études ont montré que le krill a une très grande plasticité alimentaire et s'alimente sur plusieurs niveaux trophiques (Fig. 2 ; Båmstedt & Karlson 1998 ; Huenerlage et al. 2014 ; Agersted & Nielsen 2016). Le krill sélectionne ainsi ses ressources en fonction de leur disponibilité (*p. ex.*, Polito et al. 2013), mais aussi de ses besoins physiologiques (*p. ex.*, Albessard et al. 2001, Albessard & Mayzaud 2003). Le krill peut drastiquement changer de mode d'alimentation passant de « filtreur » à « chasseur » (traduit de « ambush feeding » ; McClatchie & Boyd 1983 ; Kaartvedt et al. 2002 ; Agersted & Nielsen 2016) ce qui lui permet de s'alimenter sur un large spectre de nourriture allant des détritiques et phytoplancton (> 5-10 $\mu$ m ; Mauchline 1980) aux copépodes de grande taille (> 3000  $\mu$ m ; Mauchline 1980 ; Agersted & Nielsen 2016). L'importance de certaines proies dans son alimentation varie avec les saisons. Le phytoplancton serait ainsi davantage consommé au printemps et à l'été, tandis que les détritiques et les copépodes auraient une place prépondérante dans son alimentation durant l'automne et l'hiver (Berkes 1976 ; Kaartvedt et al. 2002 ; Schmidt et al. 2014). Le krill peut aussi occasionnellement s'alimenter d'autres

sources de nourriture, comme la méiofaune benthique (Cleary et al. 2012), parfois à plus de 1000 mètres de profondeur (Schmidt et al. 2011) ou encore d'algues de glace en « grattant » le couvert de glace (Schmidt & Atkinson 2016). Le krill peut également présenter un mode d'alimentation plus spécifique. Par exemple, *M. norvegica* est classiquement défini comme ayant un comportement dit « carnivore » (Sargent & Falk-Petersen 1981 ; Beyer 1992 ; Kaartvedt et al. 2002) tandis que *Thysanoessa inermis* et *Thysanoessa raschii* seraient respectivement « omnivores » et « herbivores », et auraient donc un rang trophique inférieur (Sargent & Falk-Petersen 1981; Huenerlage et al. 2014; Agersted & Nielsen 2016). Dû au nombre limité d'études portant sur la sélectivité trophique du krill, autre qu'*E. superba*, les effets du broutage et de la prédation sur les niveaux trophiques inférieurs restent méconnus en particulier dans l'Atlantique Nord. Ce manque de connaissances est en partie dû à leur comportement migratoire et à leur capacité natatoire élevée les rendant difficiles à capturer avec des méthodes d'échantillonnage conventionnelles (Sameoto et al. 1993 ; Båmstedt et al. 2000).

Outre l'aspect qualitatif (sélection trophique), l'aspect quantitatif avec la détermination des réponses fonctionnelles des taux d'ingestion, qui permettent de définir le nombre de proies ingérées en fonction de leur densité par prédateur et par unité de temps (Solomon 1949), reste encore mal défini. De façon générale, le type de réponse obtenue dépend directement de la capacité d'un prédateur à repérer et capturer une proie donnée. Ceci peut mener à des réponses différentes en fonction de la proie considérée lorsque cette dernière est la seule source de nourriture disponible (Kiørboe 2008 ; Kiørboe et al. 2018). On retrouve trois grands types de réponses qui varient selon deux paramètres clés soient : i) le taux d'attaque (traduit de « attack rates or searching efficiency ») qui représente l'effort alloué à la recherche de proies; et ii) le temps de manipulation (traduit de « handling time ») qui correspond au temps nécessaire pour capturer, manger et digérer une proie (Fig. 4 ; Holling 1959 ; Frost 1972 1975 ; Jeschke et al. 2002 ; Kiørboe 2008).



Ainsi, si l'on considère un prédateur qui : (a) cherche sa proie au hasard ; (b) a un appétit illimité ; et (c) investit un effort constant dans la recherche de proie, le nombre de proies ingérées augmentera proportionnellement avec la densité de proies disponibles (Fig. 4). C'est une réponse de type I. Cependant, ces hypothèses ne sont pas réalistes *in situ*. En effet, un taux d'attaque constant à faible ou forte concentration de proies augmente le risque de prédation et ne permet pas de minimiser les coûts énergétiques liés à l'acquisition de nourriture comme prédit par la théorie de la quête alimentaire optimale (« optimal foraging theory » ; Abrams 1982 ; Visser 2007 ; Visser & Fiksen 2013). Par ailleurs, un prédateur est limité par le temps de manipulation d'une proie. Il est admis que le zooplancton présente une réponse de type II (Kiørboe 2008), soit que l'effort alloué (taux d'attaque) diminue avec l'augmentation du nombre de proies (Fig. 4b). Ainsi, dans un Holling type II le nombre de proies ingérées va augmenter avec l'augmentation de la disponibilité de ces dernières jusqu'à atteindre un plateau (saturation) qui sera fonction du temps de manipulation (Fig. 4a). De plus en plus d'études suggèrent que le zooplancton peut également montrer une réponse de type III (*p. ex.*, Du & Petersen 2014, Agersted & Nielsen 2016). Le type III ne se différencie du type II qu'à faible concentration de proies (Fig. 4a,b). L'effort de recherche augmente lentement à faible densité de proies, puis rapidement pour des densités intermédiaires avant de diminuer lorsque les concentrations deviennent plus élevées, produisant une courbe sigmoïdale ayant une forme caractéristique de « S » (Fig. 4b). Cette forme étant typique d'un changement d'effort d'une proie à une autre en fonction de leur disponibilité relative (Holling 1965 ; Kiørboe et al. 1996). En pratique, il est souvent difficile de déterminer s'il existe une réponse de type II ou III, car les différences se produisent lorsque les proies sont présentes en faibles densités générant beaucoup de variabilité et donc de biais d'interprétations (Båmstedt et al. 2000). Kiørboe et al. (2018) ont récemment montré, en réalisant des simulations et en compilant plus de 125 expériences d'alimentations, que les copépodes pélagiques présentant un mode d'alimentation passif « embuscade » ont tous un type II, alors que ceux cherchant activement leur nourriture montraient des types II ou III. Ces derniers modifient leur effort de recherche de nourriture en réponse à la densité de proies disponibles et au risque de prédation. D'autre part, ce genre de réponse est très importante

écologiquement, car des réponses de type III permettent de fournir un refuge aux espèces de proies peu abondantes, en limitant notamment la pression de prédation lorsque ces dernières sont peu abondantes permettant d'éviter leur extinction à une échelle locale (Holling 1965 ; Kjørboe et al. 1996 ; Kjørboe et al. 2018).

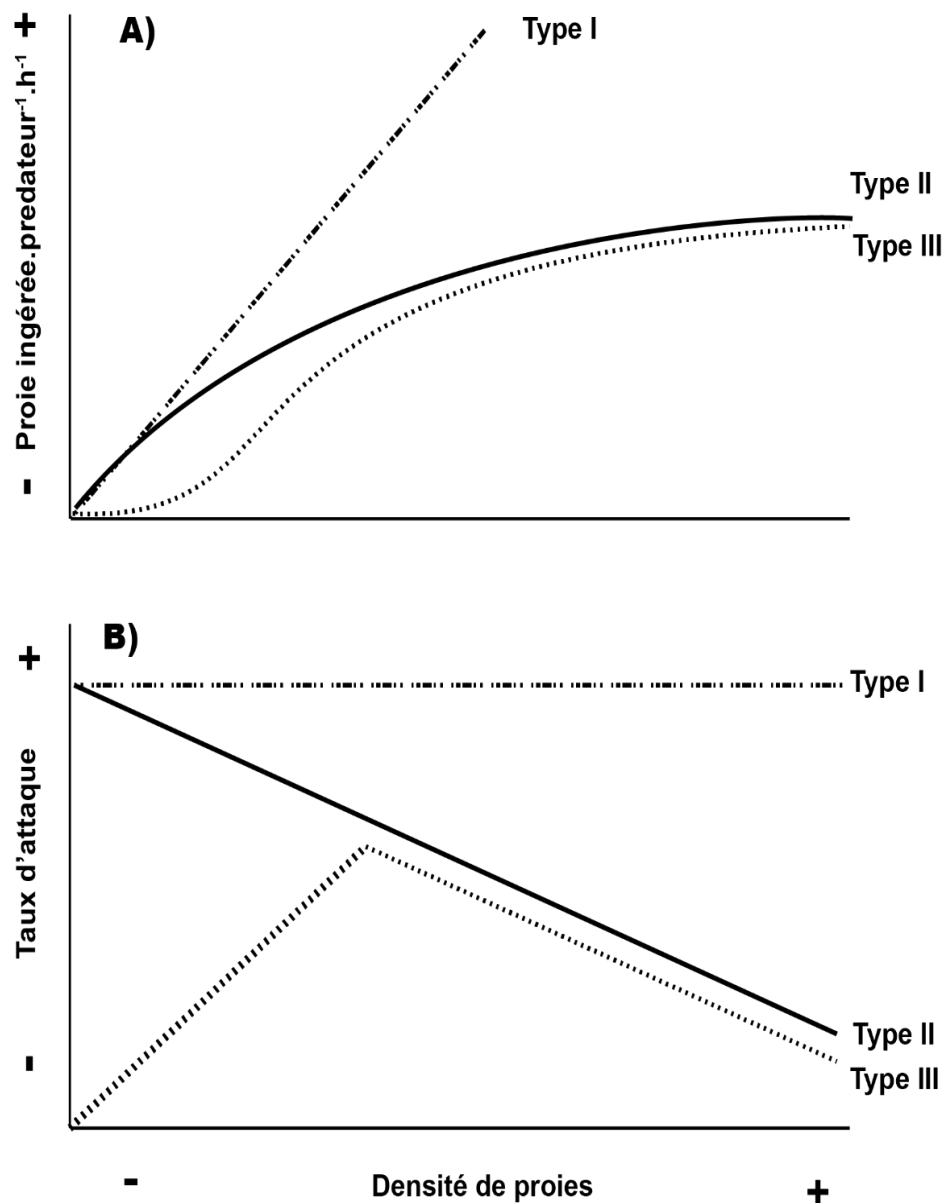


Figure 5 : Schéma conceptuel représentant les trois principaux types de réponses fonctionnelles théoriques pour les taux d'ingestions (a) et les taux d'attaques (b) en fonction de l'évolution de la densité de proie. Adaptés et modifiés de Holling (1959) et Kjørboe (2008).

Parmi les autres facteurs susceptibles d'influencer le type de réponse obtenue, on retrouve également la diversité de proies (Pilditch & McClatchie 1994 ; Kiørboe 2008 ). Le temps alloué à la recherche d'une proie va dépendre du temps consacré par un prédateur à chasser les autres proies. Ce dernier étant densité dépendante, il va varier en fonction de la densité relative d'une proie qui fluctue également dans le temps sous l'effet de la prédation (*p. ex.*, Chesson 1978 ; Donaghay & Small 1979 ; Gentleman et al. 2003 ; Winkler et al. 2007) modifiant les types de réponses. Il a été montré que *M. norvegica* exprimait une réponse fonctionnelle de type III lorsqu'elle s'alimente sur un assemblage de larges copépodes dominés par *Calanus* spp. (Agersted & Nielsen 2016), alors qu'une réponse linéaire (type I) a été trouvée lorsqu'il se nourrit d'un assemblage différent (dominé par *Centropage* sp. ; McClatchie 1985). *E. pacifica* a montré différents types de réponses en fonction du type de proies, de leurs valeurs nutritives ou de leur capacité de nage (Ohman 1984 ; Du & Petersen 2014). Par ailleurs, Granéli et al. (1993) ont observé une alimentation sélective chez *E. superba* lorsque du phytoplancton et du zooplancton étaient présents simultanément, soulignant une fois de plus le besoin de déterminer expérimentalement la réponse fonctionnelle du krill en présence d'une large diversité de proies. Malheureusement, l'utilisation du krill en expérimentation est complexe et présente de nombreux défis. Leur activité natatoire et leur grande taille nécessitent l'utilisation de bassins de grandes dimensions (Båmstedt et al. 2000). Leur activité de nage étant quasi-permanente, les individus sont amenés à se heurter régulièrement sur les parois, provoquant la perte des antennes, les rendant de fait inutilisables. L'analyse des proies ingérées et/ou restantes étant fastidieuse, et les résultats obtenus présentant souvent beaucoup de variabilité, peu d'expérimentations ont été réalisées limitant nos connaissances à quelques études (Ohman (1984) Granéli et al. (1993) McClatchie, 1985, 1986, 1988 ; Atkinson & Snýder 1997 ; Båmstedt & Karlson 1998 ; Haywood & Burns 2003 ; Agersted et al. 2011 ; Du & Peterson 2014 ; Tegllhus et al. 2015 ; Agersted & Nielsen 2016). Toutefois, la plupart des études ci-dessus n'incluent qu'une faible diversité de proies (voir aucune), limitant toute généralisation *in situ*. À ce jour, la seule étude s'intéressant à l'effet du phytoplancton sur les taux d'ingestion du zooplancton (chez *M. norvegica*) a montré qu'il n'y avait pas interaction significative

(Agersted & Nielsen 2016). Ces auteurs ont également conclu que les espèces phytoplanctoniques utilisées étaient possiblement trop petites ( $<10 \mu\text{m}$ ) pour être broutées efficacement par cette espèce de krill. Or, ces informations sont importantes pour comprendre non seulement l'alimentation et la sélectivité du krill, mais aussi son impact en tant que prédateur sur les niveaux trophiques inférieurs.

### **Autres stratégies influençant les performances individuelles du krill**

Pour un individu de krill, la quantité d'énergie disponible pour les processus vitaux ne dépend pas uniquement du comportement trophique, mais aussi de sa physiologie et donc des stratégies énergétiques mises en place pour faire face aux variations des conditions environnementales. Comme mentionné précédemment, les différentes espèces de krill sont rencontrées à différentes latitudes. Toutes les espèces n'ont pas à faire face aux mêmes intensités de variations des conditions environnementales. Les espèces présentes dans les hautes latitudes, comme *T. inermis*, vont être exposées à des changements saisonniers très marqués avec de longues périodes de faible productivité comparativement à *M. norvegica* présente, entre autres, en mer Méditerranée. Les différentes espèces ont développé différentes stratégies énergétiques. Pour s'acclimater et survivre aux variations saisonnières, diverses stratégies sont mises en place pour notifier les gains énergétiques, comme un changement de sources d'alimentation (*p. ex.*, Kawaguchi et al. 1986 ; Huntley et al. 1994 ; Schmidt & Atkinson 2016) ou l'utilisation des réserves énergétiques lipidiques (Hagen et al. 1996 2001 ; Ju & Harvey 2004 ; Huenerlage & Buchholz 2013 ; Huenerlage et al. 2015), mais aussi des stratégies pour limiter les coûts métaboliques (*cf.*, adaptations physiologiques). Le krill peut limiter ces coûts en réduisant son métabolisme ou en diminuant sa taille par le biais des processus de mues (Ikeda & Dixon 1982 ; Tarling et al. 2016 ; Nicol 2018). De plus, le krill est capable d'adapter son cycle de reproduction (*p. ex.*, Tarling & Cuzin-Roudy 2003) et ajuster rapidement sa croissance en fonction des conditions trophiques (*p. ex.*, Shaw et al. 2010). Ce sont justement ces capacités adaptatives, permettant la modification rapide d'allocation d'énergie en fonction des conditions environnementales, favorables ou

défavorables, qui font du krill un excellent candidat pour persister et performer dans des milieux très hétérogènes (Meyer 2012 ; Huenerlage & Buchholz 2013 ; Huenerlage et al. 2015), malgré leur incapacité à nager sur de longues distances pour éviter les zones moins favorables (Meyer 2012).

### **Site d'étude : l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent**

L'EGSL est une mer semi-fermée d'une superficie de 240 000 km<sup>2</sup> (Galbraith et al. 2017). Elle est connectée au nord à la mer du Labrador par le détroit de Belle-Isle et à l'océan Atlantique au sud à travers le détroit de Cabot *via* le chenal Laurentien (Fig. 6 ; Saucier et al. 2003). Par sa position géographique, L'EGSL représente un environnement marin unique dans lequel des masses d'eaux Arctique et Atlantique se rencontrent, ainsi que leurs communautés zooplanctoniques associées (Blais et al. 2018). L'EGSL présente une variabilité interannuelle marquée sous l'influence de forçage atmosphérique à large échelle (*p. ex.*, oscillation nord-atlantique), mais aussi saisonnière (Galbraith et al. 2012; Galbraith et al. 2017). Cette hétérogénéité spatio-temporelle, générant des patrons marqués de production primaire et secondaire, est fonction des différences régionales dans la répartition de la glace de mer, la présence d'eau douce, la circulation estuarienne et les marées semi-diurnes (Saucier et al. 2003 ; Le Fouest et al. 2005 ; Maps et al. 2011 ; Lavoie et al. 2017). De ce fait, l'EGSL présente de très forts gradients environnementaux horizontaux aussi bien en termes de quantité et de qualité de nourriture disponible pour le krill, que dans les propriétés physico-chimiques des masses d'eaux, qui vont de surcroît fortement varier avec les saisons (Galbraith et al. 2017 ; Blais et al. 2018). Durant l'hiver, on retrouve deux masses d'eaux ayant des propriétés très différentes (Fig. 6).

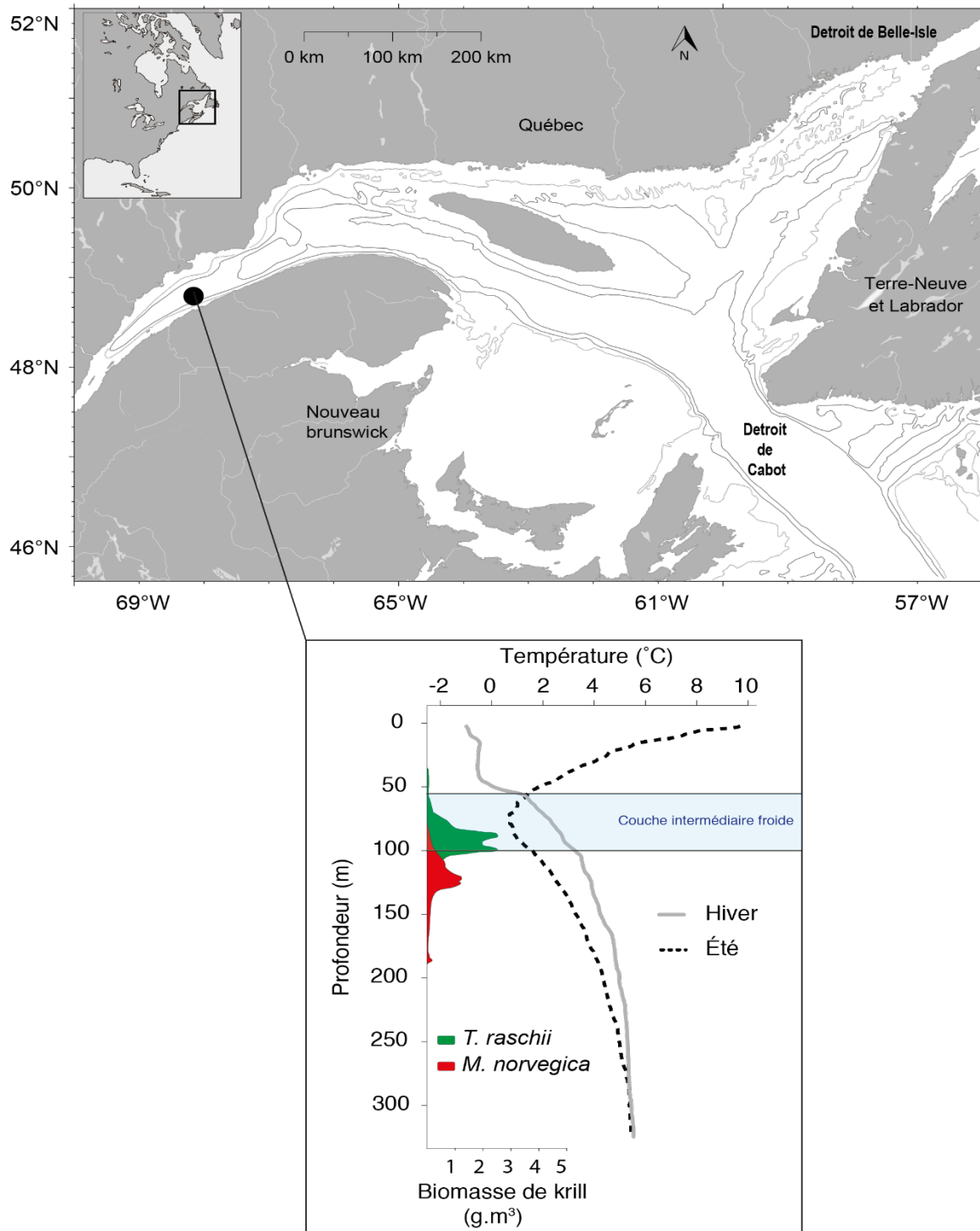


Figure 6 : Cartes montrant le site d'étude avec une bathymétrie aux 100 m, ainsi que la structure verticale moyenne (sur 50 ans) de la température durant l'hiver (mars) et l'été (juillet) dans l'estuaire du Saint-Laurent, ainsi que la distribution verticale journalière de *M. norvegica* (rouge) et de *T. raschii* (vert). Adaptées et modifiées de Plourde et al. (2014) et de Galbraith et al. (2017).

En hiver, l'EGSL est constitué d'une couche de surface froide  $< -1^{\circ}\text{C}$  et d'une couche de fond plus chaude ( $\sim 6^{\circ}\text{C}$ ) et plus salée ayant pour origine l'océan Atlantique. Au printemps, avec l'augmentation des températures de surface et l'apport massif d'eau douce provenant de la fonte des glaces, une couche de surface « douce » se forme progressivement et se réchauffe venant isoler la couche plus froide formée durant l'hiver précédent. Le système s'organise alors avec : une couche profonde chaude ( $\sim 6^{\circ}\text{C}$ ) et salée, une couche intermédiaire froide (CIF ;  $< 1^{\circ}\text{C}$ ) et une mince couche mélangée de surface moins salée et plus chaude (Galbraith et al. 2017). Cette structure verticale particulière (spécificité du système Saint-Laurent ; Gilbert & Pettigrew 1997) permet de fournir différents d'habitats thermiques pour chaque espèce de krill soit *M. norvegica*, *T. inermis* et *T. raschii* qui coexistent ensemble et dominent le macrozooplancton (Plourde et al. 2014 ; McQuinn et al. 2015). À l'instar de l'océan Atlantique où la coexistence est facilitée par une ségrégation horizontale, dans l'EGSL la coexistence entre les différentes espèces de krill est facilitée par des distributions verticales journalières différentes, malgré la présence de chevauchement (Fig. 6). *M. norvegica*, espèce la plus tempérée, utilise préférentiellement la couche de fond, alors que *T. inermis* et *T. raschii*, plus adaptées à des eaux froides, privilégient la CIF (Fig. 6 ; Plourde et al. 2014). À ce jour, la quasi-totalité des études réalisées dans l'EGSL sur ces espèces se sont intéressées à leur distribution (Simard et al. 1986a,b ; Simard & Lavoie 1999, Lavoie et al. 2000 2017 ; Simard et al. 2003 ; Cotte & Simard 2005 ; Sourisseau et al. 2006 2008 ; Maps et al. 2014, 2015 ; McQuinn et al. 2013 2015 2016), à la dynamique des populations (Berkes 1973 ; Plourde et al. 2011 2014 ; Benkort et al. 2019), aux préférences thermiques (Ollier et al. 2018) et à leurs rôles en tant que proie (*p. ex.*, Savenkoff et al. 2013 ; Gavrilchuk et al. 2014). Le krill réalisant des migrations verticales nyctémérales ces trois espèces s'alimentent en surface et peuvent ainsi compétitionner pour des ressources stratégiques pour le maintien de leurs populations. La seule étude effectuée dans l'EGSL s'intéressant à la sélectivité trophique basée sur l'analyse des contenus stomacaux suggère la présence de chevauchements trophiques marqués entre les différentes espèces de krill avec des intensités de chevauchements qui varient en fonction des saisons (Berkes 1976). Aussi, déterminer et quantifier les niches trophiques réalisées de ces espèces, mais aussi leurs performances en

fonction de la variabilité saisonnière, qui est très marquée dans l'EGSL, est fondamental afin de comprendre les mécanismes de coexistence et le rôle respectif des différentes espèces de krill dans cet écosystème unique.

### **Les lipides comme marqueurs trophiques et indicateurs de la condition physiologique**

En raison de leur rendement énergétique (Bergé & Barnathan 2005 ; Lee et al. 2006) et la présence de composés essentiels (Müller-Navarra et al. 2000 ; Nelson & Cox 2005), les lipides sont reconnus comme étant les éléments nutritifs les plus importants pouvant affecter la condition physiologique du zooplancton (Müller-Navarra et al. 2000 ; Ravet et al. 2003). Les lipides sont composés de plusieurs classes pouvant être subdivisées en deux fractions, soient les lipides neutres (LN) et les lipides polaires (LP, Guschina & Harwood 2009). On retrouve principalement comme classes de lipides, les triglycérides (TAG) et les cires estérifiées (WE) parmi les LN, et les phospholipides parmi les LPs (Langdon & Waldock 1981). Les LN représentent les réserves lipidiques et sont généralement utilisées pour combler les besoins énergétiques à court et moyen terme (*p. ex.*, reproduction, évitement des prédateurs ; Pond 1998) ou pour emmagasiner des composés essentiels pouvant être transférés aux LPs (Lee et Patton 1989). En opposition, les LPs, sont des composants structurels importants des membranes cellulaires et servent de matrice pour différents processus métaboliques (Brett & Müller-Navarra 1997). Aussi, avec leurs fonctions spécialisées, la composition des LPs est donc susceptible d'être régulée par des processus physiologiques et est donc moins dépendante de l'alimentation des individus (Lee et al. 1971 ; Falk-Petersen et al. 2000 ; Lee et al. 2006). Les LPs peuvent donc être utilisés pour obtenir des indices permettant d'estimer si les besoins nutritionnels pour certains acides gras essentiels sont satisfaits (*p. ex.*, Cabrol et al. 2015).

Les lipides étant composés majoritairement d'acide gras (AG) (Agostoni & Bruzzese 1992), ces derniers peuvent être utilisés comme une approximation de la quantité de réserve énergétique lipidique disponible (Fraser et al. 1989). Par le passé, ils ont été employés avec



succès pour suivre les variations à court terme de la condition physiologique chez plusieurs espèces de crustacés (*p. ex.*, Antonio & Richoux 2014 ; Cabrol et al. 2015). Les AGs peuvent être définis comme des chaînes aliphatiques pouvant posséder un nombre variable d'atomes de carbone et d'insaturation (Nelson & Cox 2005). Ces AGs peuvent être saturés (SFA) soit sans double liaison, monosaturés avec la présence d'une double liaison (AGMS) ou polyinsaturés avec la présence de plusieurs doubles liaisons (AGPS)(Vance & Vance 1996). De façon générale, le nombre de carbones, d'insaturations et leur position respective dépendent d'enzymes spécifiques (Fig. 7 ; Vance & Vance 1996). Tous les taxa ne disposent pas des mêmes complexes enzymatiques, donc des mêmes capacités de synthèse *de novo* des différents AG (Fig. 7 ; Dalsgaard et al. 2003). Ainsi, certains AGs vont être spécifiques à certains groupes taxonomiques (Fig. 7 ; Annexe 1). Les AGs étant assimilés et intégrés sans, ou avec peu de, modifications préalables dans les LN (Lee et al. 1971), ils peuvent être utilisés pour étudier les interactions trophiques. Ainsi les LNs vont refléter les événements récents d'alimentation (de l'ordre du jour à quelques semaines). Cette fenêtre de temps est fonction du temps de renouvellement des AGs. Le taux de renouvellement varie en fonction des tissus considérés, des besoins énergétiques des individus et de l'activité métabolique liée à la température (Budge et al. 2011). Il est donc très difficile de le quantifier précisément *in situ* faisant des acides gras marqueurs trophiques un outil semi-quantitatif (voir revue de Dalsgaard et al. 2003). Par ailleurs, comme mentionné précédemment le krill peut s'alimenter sur plusieurs niveaux trophiques, l'attribution d'un AG à une source alimentaire potentielle pouvant alors devenir fastidieuse, voire complètement hypothétique. Aussi, il est primordial de quantifier et de déterminer la composition en AG des différentes sources potentielles d'alimentation présentes dans le milieu, en parallèle des consommateurs, afin de s'assurer de la véracité de l'attribution d'une source à un marqueur trophique (Dalsgaard et al. 2003 ; Nielsen et al. 2018).

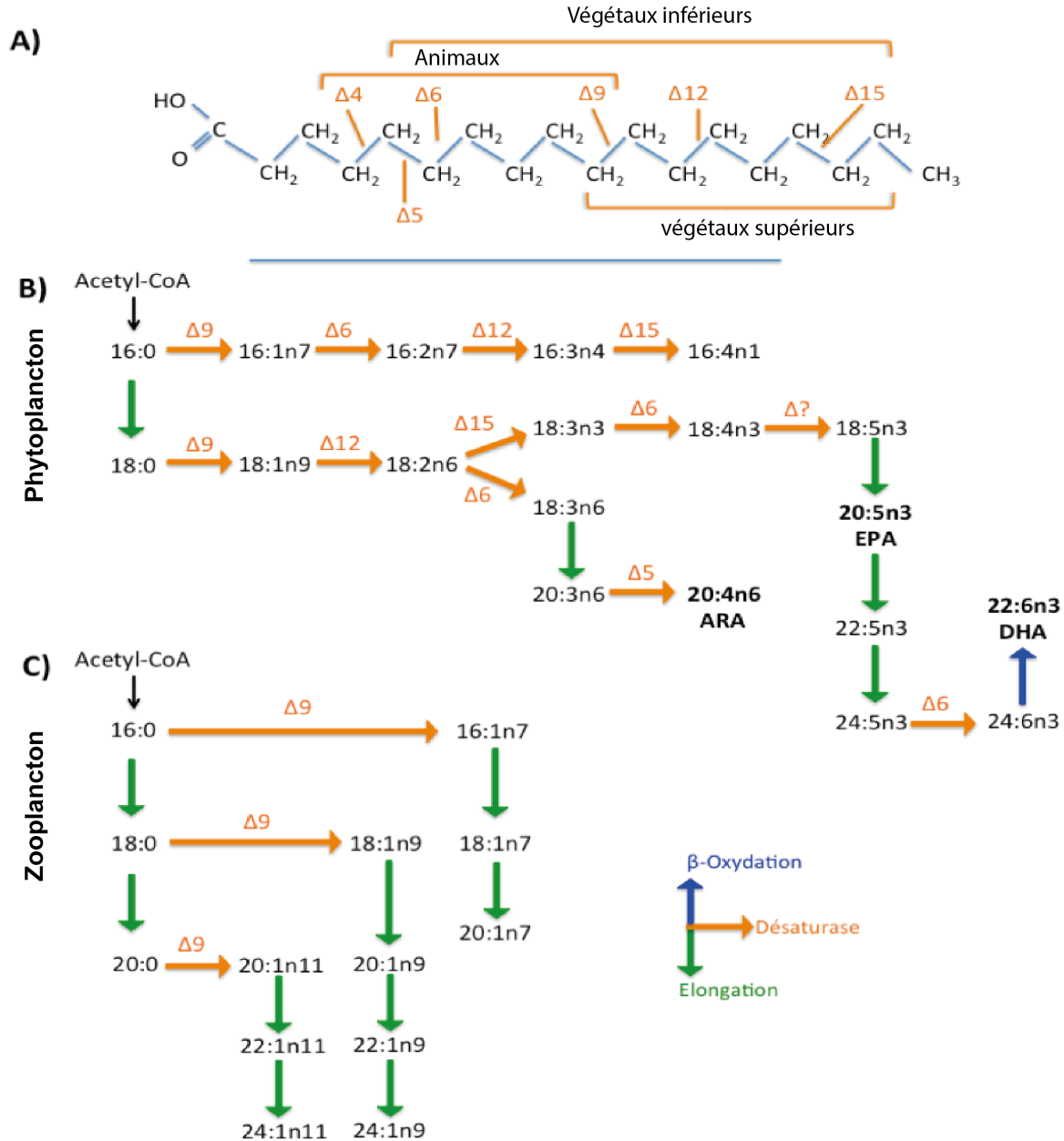


Figure 7 : Schémas montrant la voie de synthèse des acides gras dans le milieu marin. Extraits et adaptés de Dalsgaard *et al.* (2003) et références incluses. a) Détail de certaines enzymes de désaturases et de leurs actions sur un acide gras saturé à 18 carbones (18:0) pour les animaux, les plantes inférieures et supérieures. b) Exemple de patron de biosynthèse des acides gras chez les microalgues. c) Exemple de patron de biosynthèse des acides gras chez un copépode calanoïde herbivore (*Calanus finmarchicus*). EPA = acide eicosapentanoïque; ARA = acide arachidonique; DHA = acide docosahexaénoïque. Modifié de Cabrol (2013) et références incluses.

## Les isotopes stables comme indicateurs trophiques

En écologie, les rapports isotopiques du carbone ( $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ ), notés  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ , sont couramment utilisés pour analyser la structure des réseaux trophiques (Post 2002). La composition isotopique des producteurs primaires dépend des sources de carbone et d'azote, mais aussi des voies métaboliques utilisées lors de l'assimilation de ces éléments (Fry 1988, 2006). Les organismes ayant des métabolismes différents, il en résulte que les grandes classes de producteurs primaires possèdent des signatures isotopiques distinctes (De Niro & Epstein 1978 ; De Niro 1981 ; Fry 2006). Par ailleurs, les isotopes les plus légers étant préférentiellement utilisés lors des réactions biochimiques, car moins coûteux métaboliquement, une accumulation en isotopes lourds va se créer. Ainsi, il va y avoir une accumulation de la proie vers le prédateur qui va s'amplifier au fur et à mesure que l'on augmente de niveau trophique (Fry 2006). C'est le principe du fractionnement isotopique. Ainsi, les isotopes stables de l'azote qui ont un fractionnement estimé moyen d'environ  $3,4 \pm 1,1 \text{ ‰}$  (Post 2002 ; Sørense et al. 2013) et ceux du carbone de  $0,8 \pm 1,1 \text{ ‰}$  (De Niro & Epstein 1978) vont pouvoir nous renseigner sur la position trophique ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et les sources d'alimentations ( $\delta^{13}\text{C}$ ), des différentes espèces à l'intérieur d'une niche isotopique (*p. ex.*, Jaeger et al. 2010 ; Agersted et al. 2014). Cette dernière pouvant être vue comme une approximation de la niche trophique (Jackson et al. 2011). Il est également possible de quantifier les interactions trophiques *via* l'utilisation de modèles mathématiques à condition de disposer du signal isotopique des proies potentielles (Parnell et al. 2010), et de pouvoir mesurer (ou estimer) les taux de discriminations spécifiques aux taxa et tissus utilisés (Phillips et al. 2014 ; Stock & Semmens 2016 ; Brett et al. 2016 ; Healy et al. 2018). Ils varient également en fonction de la physiologie des organismes en relation avec les variations environnementales (Caut et al. 2008 ; Caut 2009 ; Phillips et al. 2014). Les isotopes stables fournissent une méthode alternative et complémentaire aux AG pour déterminer les relations trophiques, mais aussi les quantifier. Ils sont moins coûteux, plus rapidement analysables que les AG et permettent d'intégrer le signal trophique sur une plus grande fenêtre temporelle (semaines à mois), bien que celle-ci soit aussi fonction du tissu utilisé et de son taux de renouvellement (Fry 2006 ; Caut 2009). Plusieurs études se sont intéressées aux isotopes

stables chez les trois espèces de krill présentes en Atlantique Nord permettant de mieux définir leur comportement trophique (*p. ex.*, Virtue et al. 2000 ; Søreide et al. 2013 ; Petursdottir et al. 2008 2012 ; Huenerlage & Buchholz 2013 ; Agersted et al. 2014 ; Huenerlage et al. 2014). Cependant, ces études ne prennent pas en compte la saisonnalité et déterminer pas clairement les sources alimentaires entre les différentes espèces de krill.

### **Objectif général, hypothèses et intérêts de recherche**

Cette thèse aborde principalement l'effet de l'hétérogénéité des facteurs environnementaux sur les processus expliquant l'acquisition et l'utilisation des réserves énergétiques du krill. L'accent sera mis sur le rôle écologique du krill en tant que prédateur avec une attention particulière sur le comportement trophique et les stratégies d'énergétiques. Ces informations étant essentielles pour évaluer le rôle et les impacts d'une espèce donnée dans son milieu, mais aussi définir ses besoins. Ainsi, l'objectif de ce projet de doctorat était de « **déterminer et de comparer les mécanismes d'alimentation en relation avec les facteurs environnementaux (biotiques et abiotiques) pouvant influencer la condition physiologique des individus adultes, en l'occurrence la quantité des réserves lipidiques, des trois espèces dominantes de krill, soit *M. norvegica*, *T. inermis* et *T. raschii* qui coexistent dans l'EGSL** ». Ce projet réalisé à l'Institut des sciences de la mer de Rimouski, d'une durée de quatre ans et demi, s'intègre dans un projet multidisciplinaire plus vaste qui vise à réaliser une évaluation écosystémique de l'état des stocks de krill dans l'EGSL (CRNSG stratégique n°447363). Plus spécifiquement, mon projet de doctorat en collaboration directe avec Neptune Technologies et Bioressources Inc. et l'Institut Maurice Lamontagne (MPO) s'articule autour de deux grands axes de recherches combinant différentes approches méthodologiques et échelles spatio-temporelles (voir schéma de synthèse Fig. 8).

**Axe 1 : Suivi *in situ* de la condition physiologique des individus de krill en relation avec leurs comportements trophiques et les fluctuations spatio-temporelles des paramètres environnementaux dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (chapitres 1 et 2).**

## **Chapitre 1**

Ce premier chapitre fait office d'étude de référence pour 1) déterminer en détail le rôle du krill en tant que prédateur dans un environnement subarctique et 2) identifier et comprendre les mécanismes facilitant la coexistence des trois espèces de krill (*M. norvegica*, *T. inermis* et *T. raschii*). Pour ce faire, nous émettons ici l'hypothèse en accord avec la théorie des niches, que la coexistence des trois espèces de krill dans l'estuaire du Saint-Laurent repose sur un partage des niches trophiques lié à des compromis entre leurs préférences alimentaires, leurs besoins énergétiques et la disponibilité des proies. Nous supposons que ces compromis vont varier en fonction des besoins de chaque espèce en relation avec les saisons et la disponibilité des ressources. Pour tester ces hypothèses, nous avons dans un premier temps déterminé les niches trophiques réalisées de chaque espèce de krill. Une approche multimarqueurs utilisant les AG et les SI a été utilisée sur le krill, mais aussi sur leurs sources potentielles d'alimentations pour déterminer, quantifier et comparer la niche trophique réalisée de chacune des 3 espèces durant une année complète dans l'estuaire du Saint-Laurent (ESL). Les lipides étant la source principale d'énergie chez le krill, nous avons également caractérisé, en parallèle du comportement trophique, les stratégies énergétiques utilisées pour faire face aux fluctuations environnementales en se basant sur les variations de contenu et de composition des grandes classes de lipides. Ces résultats innovants ont été publiés durant l'été 2018 dans la revue *Limnology & Oceanography*.

## Chapitre 2

Outre les variations temporelles, le milieu marin est reconnu pour présenter une forte hétérogénéité spatiale. Aussi, ce second chapitre a pour objectif de tester *en sus* de l'effet de la saisonnalité, les effets des variations spatiales des conditions environnementales sur les performances des individus de krill, soit les variations de contenu des réserves énergétiques et leur alimentation. Nous émettons l'hypothèse qu'en raison de l'utilisation de différentes stratégies énergétiques (voir chapitre 1), l'espèce tempérée *M. norvegica*, qui présentait peu de réserves énergétiques et une alimentation active à longueur d'année, devrait être plus affectée par les changements spatiaux comparativement à *T. inermis*, l'espèce la plus arctique qui accumule de plus grandes réserves énergétiques. Par ailleurs, nous émettons aussi l'hypothèse que la ségrégation trophique observée dans l'ESL (chapitre 1) sera maintenue à plus grande échelle et donc, que les deux espèces adaptent leur régime alimentaire en fonction de la disponibilité des proies, tout en limitant les interactions interspécifiques pour des ressources, donc la compétition potentielle. Pour tester ces deux hypothèses, nous avons évalué la teneur et la composition des AGs neutres chez *M. norvegica* et *T. inermis*, sur une base saisonnière, et pour la première fois en hiver en présence d'un couvert de glace, sur plus de 1000km de gradient entre l'ESL et le détroit de Cabot. Ainsi, ce second opus vient en complément du chapitre 1 pour vérifier les résultats obtenus à plus large échelle, en se concentrant essentiellement sur la méthodologie clé ayant permis de différencier les niches trophiques des différentes espèces de krill dans l'ESL. Les résultats issus de cette étude originale ont été soumis le 31 octobre 2018 à la revue *Progress in Oceanography* (ref : PROOCE\_2018\_242) et est présentement en processus de révision.

**Axe 2 : Détermination et comparaison *in vivo* des réponses fonctionnelles des taux d'ingestion et de la sélectivité trophique chez *M. norvegica* et *T. raschii* (chapitre 3).**

### Chapitre 3

Afin de comprendre et modéliser les relations entre le krill et les niveaux trophiques inférieurs, il est crucial de quantifier les interactions trophiques. Aussi, l'objectif de ce 3<sup>e</sup> chapitre de doctorat est de déterminer et quantifier l'impact du krill sur les niveaux trophiques inférieurs. Pour ce faire, les réponses fonctionnelles des taux d'ingestions et la sélectivité trophique des espèces les plus abondantes dans l'ESL soit *M. norvegica* et *T. raschii* ont été déterminées expérimentalement. Nous avons : I) quantifié les taux d'ingestions lorsque ces deux espèces se nourrissaient sur un assemblage diversifié de phytoplancton et de mésozooplancton ; II) quantifier l'effet de la présence de phytoplancton sur les taux d'ingestions de mésozooplancton ; et III) déterminé la sélectivité alimentaire sur le mésozooplancton pour chaque espèce de krill en présence et en absence de phytoplancton. Pour atteindre notre objectif, des expériences d'alimentations en laboratoire utilisant un assemblage de phytoplancton (64 taxons, compris entre 2 et > 50  $\mu\text{m}$ ) et un assemblage de mésozooplancton (28 taxons compris entre  $\sim 100$  et 2000  $\mu\text{m}$ ) ont été réalisées durant l'automne 2015 à l'Institut Maurice Lamontagne (Mont-Joli, Qc, Canada). Outre l'aspect innovant de ce chapitre qui, pour la première fois, quantifie les taux d'ingestions du krill nordique en utilisant une large diversité de proies potentielles et en combinant les interactions entre différentes catégories (phytoplancton et zooplancton), ces résultats obtenus viennent compléter et valider certaines des conclusions des deux précédents chapitres. Ainsi, ces résultats novateurs qui apportent un regard nouveau sur l'écologie trophique de ces deux espèces d'intérêt écologique seront soumis en janvier 2019 à *Journal of experimental biology*.

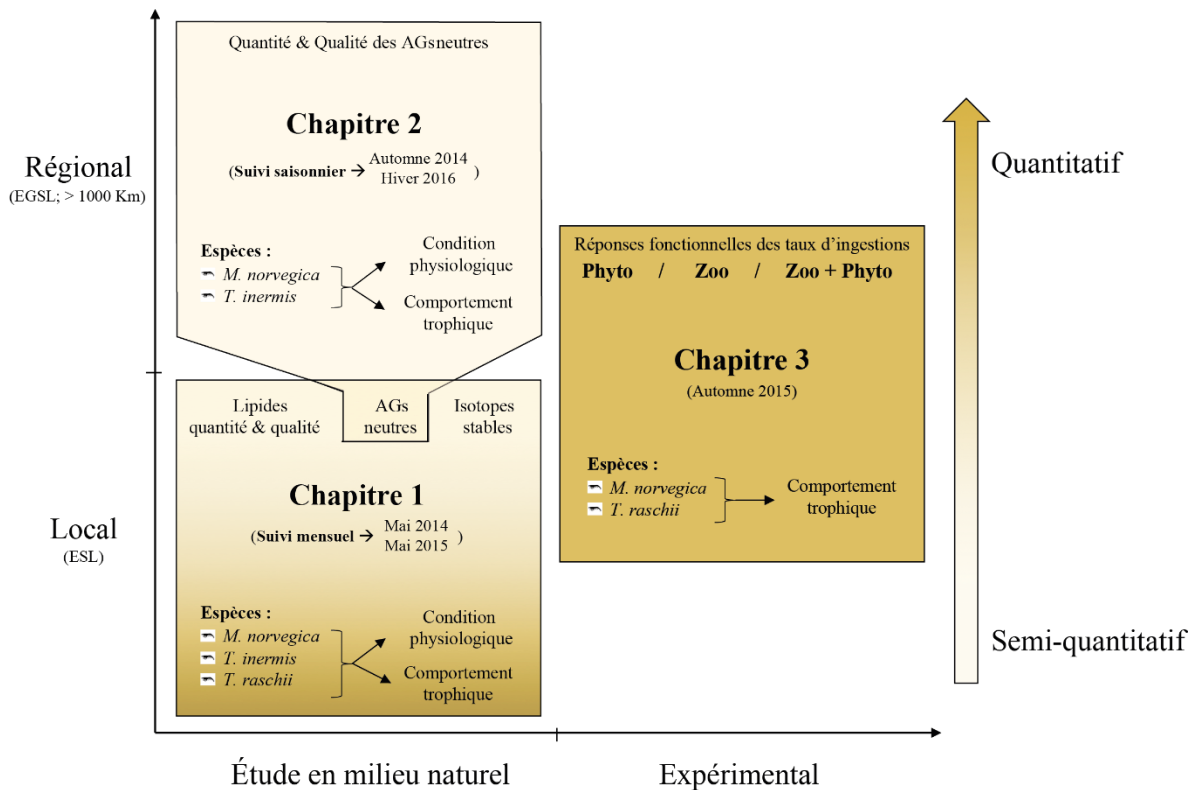


Figure 8 : Schéma conceptuel représentant la démarche scientifique et l'organisation du projet de doctorat, ainsi que l'interconnexion entre les chapitres 1 et 2. ESL = Estuaire du Saint-Laurent ; EGSL = Estuaire et golfe du Saint-Laurent ; AG = acides gras ; Phyto = Phytoplancton ; Zoo = mésozooplancton.

Les résultats issus de ces trois chapitres, basés sur de nombreux travaux antérieurs, apportent concrètement un regard et des connaissances nouvelles sur certains des processus clés permettant d'expliquer le rôle, l'alimentation et les mécanismes de coexistence de ces trois espèces de krill dans l'EGSL. L'approche originale de ce projet, qui combine à la fois de l'expérimentation et une approche *in situ* avec différentes échelles spatiales (locale et régionale) et temporelles (mois et saisons), permet de définir et surtout quantifier les interactions entre le krill et son écosystème (Fig. 8). Les données obtenues fournissent une base de connaissances solide pour paramétrer et borner les modèles individuels et/ou écosystémiques visant à comprendre la dynamique de production du krill nordique à différentes échelles spatio-temporelles. L'ensemble de ces informations contribuera à une



approche écosystémique dans la gestion des stocks de krill présent dans l'EGSL, et permettra également de mieux appréhender les conséquences d'un éventuel changement de structure de communautés dans le contexte actuel des changements climatiques.



**CHAPITRE 1**  
**TROPHIC NICHE PARTITIONING OF DOMINANT NORTH-ATLANTIC**  
**KRILL SPECIES, *MEGANYCTIPHANES NORVEVIGA*, *THYSANOESSA***  
***INERMIS* AND *T. RASCHII***

**Authors :**

Jory Cabrol<sup>1</sup>; Thomas Trombetta<sup>1</sup>; Sarah Amaudrut<sup>1</sup>; Fanny Aulanier<sup>1</sup>; Roxane Sage<sup>2</sup>; Réjean Tremblay<sup>1</sup>; Christian Nozais<sup>2</sup>; Michel Starr<sup>3</sup>; Stéphane Plourde<sup>3</sup>; Gesche Winkler<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institut des sciences de la mer de Rimouski, université du Québec à Rimouski - Québec-Océan, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

<sup>2</sup>Institut Maurice-Lamontagne, Pêche et Océan Canada, Mont-Joli, QC, G5H 3Z4, Canada

<sup>3</sup>Département de biologie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

**Published in Limnology & Oceanography in August 2018**

**doi : 10.1002/lno.11027**

## 1.1 ABSTRACT

Different krill species have a pivotal position in many marine food webs by both preying upon several trophic levels and being forage species for consumers. Within these food webs different krill species coexist, though it remains unclear what mechanisms allow for the coexistence, for instance of northern krill species in subarctic environments. Here, we hypothesize that the stable coexistence of sympatric krill species is based on trophic niche partitioning related to seasonal trade-offs between their respective food preferences, their energy needs, and prey availability. To test our hypothesis, we analyzed the diets, feeding selectivity and lipid composition of three coexisting northern krill species (*Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa inermis*, and *T. raschii*) throughout one year using a multi-marker approach. We assessed lipid classes, fatty acids and stable isotope signatures of krill and potential food sources (27 groups, from phytoplankton to lipid-rich copepods) to elucidate seasonal variation of niche utilization. Results revealed strong trophic niche separation occurring at a very fine trophic scale (species level) throughout the year. The three krill species showed different degrees of food specialization rather than being purely opportunistic as classically proposed. Feeding on copepod prey was important to accumulate energy reserves for overwintering and subsequent rebuilding of energy reserves. Energy reserve utilization might reduce potential competition for the limited available resources, especially under low food conditions.

**Keywords :** trophic niche; coexistence; physiological condition; diets; northern krill; fatty acid trophic markers; MixSIAR; SIBER; lipid content; seasonal variation; St. Lawrence Estuary

## 1.2 RÉSUMÉ

Le krill occupe une place centrale dans les réseaux trophiques marins. En tant qu'espèce fourragère, il permet un transfert d'énergie des niveaux trophiques inférieurs vers les niveaux trophiques supérieurs. Néanmoins, différentes espèces de krill coexistent en sympatrie, bien que les mécanismes favorisant cette dernière restent encore mal définis. Ici, nous émettons l'hypothèse que la coexistence est basée sur un compromis entre leurs préférences alimentaires, leurs besoins énergétiques et la disponibilité des proies en fonction des saisons. Pour tester cette hypothèse, nous avons déterminé durant une année complète les niches trophiques réalisées et la composition en lipides des trois espèces de krill (*Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa inermis* et *T. raschii*) qui coexistent en Atlantique Nord. Pour ce faire, nous avons évalué les classes de lipides, les acides gras et la signature en isotopes stables du krill et des sources potentielles de nourriture (27 groupes au total allant du phytoplancton aux copépodes). Les résultats ont révélé une séparation des niches trophiques se produisant à une très fine échelle taxonomique (niveau spécifique) tout au long de l'année. De plus, les trois espèces de krill présentaient différents degrés de spécialisation trophique au lieu d'avoir un comportement purement opportuniste comme suggéré dans la littérature. Nos résultats ont aussi montré qu'une alimentation basée sur les copépodes est importante afin d'accumuler des réserves énergétiques lipidiques en vue de l'hivernage, mais aussi pour la reconstitution de ces dernières au printemps suivant. Enfin, nos résultats suggèrent que l'utilisation de différentes stratégies énergétiques afin de pallier à la diminution des conditions trophiques durant l'hiver pourrait permettre une réduction de la compétition potentielle pour certaines ressources clés lors de cette période critique dans les hautes et moyennes latitudes.

**Mots clés :** Niche trophique réalisée ; Coexistence ; Krill nordique ; Acides gras marqueurs trophiques ; Contenu lipidique ; Condition physiologique ; MixSIAR; SIBER; Variations saisonnières ; Estuaire du Saint-Laurent

### 1.3 INTRODUCTION

Krill are keystone species of marine pelagic food webs, allowing the transfer of energy and essential nutritional elements from lower to upper trophic levels by serving as prey for numerous ecosystem relevant species (*e.g.*, Mauchline 1980; Savenkoff et al. 2013; Agersted & Nielsen 2016). In northern Atlantic regions, krill communities are dominated by three species, the temperate/boreal *Meganyctiphanes norvegica*, the Arctic species *Thysanoessa inermis*, and the boreal/arctic *T. raschii* (Berkes 1976; Mauchline 1980; Agersted & Nielsen 2014). The biogeographic distribution of these species follows a latitudinal gradient, due to their specific thermal preferences, which also lead to differential vertical distribution patterns within the water column. Both distribution patterns result in spatial habitat overlap and sympatric coexistence (Barange 1990; Agersted & Nielsen 2014; Plourde et al. 2014). Knowledge of the ecology of these three species and the mechanisms allowing for coexistence is relatively limited but needed to predict how potential interspecific competition affects the trophic structure and the energy flow throughout food webs.

Coexistence between potential competitors implies that their respective ecological niches would exhibit sufficient differences by limiting interspecific competition (Chase & Leibold 2003; Leibold & McPeck 2006). Classically, differentiations in resource use and/or spatiotemporal distribution are described as the main mechanisms allowing species coexistence (Grinnell 1917; Hutchinson 1957; MacArthur & Levins 1964). In the absence of permanent spatial segregation, trophic niche partitioning should be one important mechanism enabling species coexistence. Krill can shift from filter to predatory feeding on phytoplankton, zooplankton of different sizes, autochthonous detritus and occasionally on terrestrial-derived detrital matter and sediment (Berkes 1976; Mauchline 1980; Lass et al. 2001; Cleary et al. 2012; Agersted & Nielsen 2016). Despite their large range of food sources, *in situ* and laboratory studies revealed a high degree of niche overlap among the three krill species (*e.g.*, Berkes 1976; Falk-Petersen et al. 2000; Agersted & Nielsen 2016). This suggests potential competition for food under limiting food conditions, as competition would be irrelevant in the presence of excess food. Overlap in resource utilization and interspecific

competition might vary seasonally (Cody 1974; Pianka 1974), especially in regions with strong variations in productivity throughout the year, such as the boreal and subarctic regions (Chase & Leibold 2003). To assess trophic niche variability of coexisting krill, it is particularly relevant to assess detailed predator-prey relationships throughout the year. However, no study has so far focussed on seasonal trophic niche exploitation at the fine scale (species specific) in the context of coexistence among North-Atlantic krill.

In this study, we hypothesized that the coexistence of three sympatric krill species in a subarctic environment is based on trophic niche partitioning related to seasonal trade-offs between their food preference, energy needs and prey availability. Specific objectives were to i) examine the seasonal variation of energetic strategies (lipid dynamics) among krill species; ii) monitor variability in seasonal *in situ* diet composition and iii) determine seasonal *in situ* trophic niches utilization of each krill species. To trace food sources and characterize the food preference among sympatric krill species, we used a multi-marker approach, combining fatty acid trophic markers (FATM; *e.g.*, Dalsgaard et al. 2003; Cabrol et al. 2015) and stable isotope analyses (SIA) (*e.g.*, Parnell et al. 2010; Phillips et al. 2014). FATMs are based on the conservation and transfer of specific source fatty acids (FA) through the food webs, providing a qualitative indicator of assimilated food. Stable isotopes can provide relative proportions of resources in diets. Furthermore, the energy needs are characterized by the lipid content, class composition and FA profiles, since lipids are the main energy resource of krill (Lee et al. 2006; Huenerlage et al. 2015, 2016). In addition, prey composition availability was determined by abundance estimations.

## **1.4 MATERIALS AND METHODS**

### **1.4.1 Sampling**

To explore how the trophic niches and energetic strategies vary among krill species to seasonal changes, ten sampling events took place between May 2014 and May 2015 in the

St. Lawrence Estuary (Fig. 9). Sampling was carried out in spring 2014 (15 May and 2 June), summer 2014 (23 June, 15 July, 5 August, and 3 September), fall 2014 (30 September and 3 November), winter 2015 (15 January) and spring 2015 (14 May). At each sampling date, krill, potential food sources (zooplankton, phytoplankton and suspended particulate organic matter (POM)), and physical properties of the water column were taken during daylight.

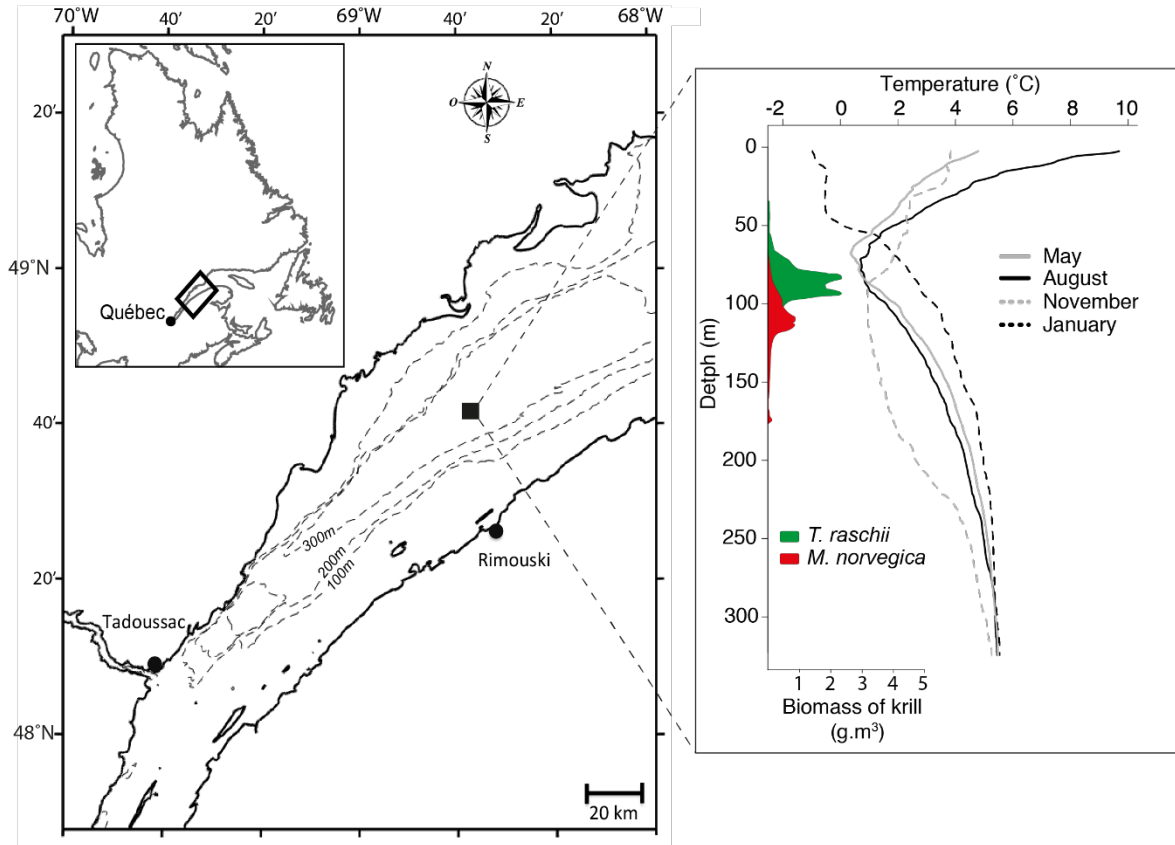


Figure 9 : Sampling area including the Rimouski station (black square) between May 2014 to May 2015 (left panel). Right panel shows monthly mean temperature profiles in May, August and November 2014 and in January 2015 at the Rimouski station, as well as daytime vertical distribution of *M. norvegica* (red) and *T. raschii* (green) found in the St. Lawrence Estuary after Plourde et al. (2014).



Krill were obtained by successive short (<10 min) oblique tows from 150 m depth to the surface, using a 1 m diameter ring net with a mesh size of 303  $\mu\text{m}$ , that was equipped with a strobe light. Individual krill were immediately frozen and stored at  $-80^{\circ}\text{C}$ . Two consecutive vertical net tows were performed to collect mesozooplankton for biochemical analyses of potential preys at each sampling date. A net of 1 m diameter and 158  $\mu\text{m}$  mesh size was towed from  $\sim 10$  m above the bottom to the surface to capture deep-dwelling species (*e.g.*, *Calanus* spp., *Metridia* spp.), whereas a net with a 73  $\mu\text{m}$  mesh size and a diameter of 0.5 m was used from 50 m to the surface to collect small surface-dwelling species and early developmental stages (*e.g.*, nauplii). Zooplankton samples were immediately frozen at  $-80^{\circ}\text{C}$  for fatty acid (FA) and stable isotope analyses (SIA) of potential food sources. Water samples for POM were collected at discrete depths (10, 50, 80, 150, 250 m and 10 m from bottom) using individual Niskin bottles (6 l). To determine FA, SIA and concentration of POM, three subsamples between 0.5 and 2 l of water were filtered through pre-combusted and pre-weighed 25 mm GF/F filters. In addition, at the chlorophyll *a* maximum (10 m) water samples were additionally fractionated by filtering through a 20  $\mu\text{m}$  sieve. Only rarely larger zooplankton (*e.g.*, copepods) occurred on the filters, and were carefully picked off. POM concentration ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) was determined by the weight difference between lyophilized filters (48h) and combusted ones (at  $450^{\circ}\text{C}$  for two hours). When possible, large diatom chains were picked under a stereomicroscope and filtered on GF/F filters. All filters were stored at  $-80^{\circ}\text{C}$  for FAs and SIAs (< 2 months). Vertical profiles of salinity and temperature of the entire water column were obtained using a CTD probe (SeaBird 19plus).

#### **1.4.2 Community composition of phytoplankton and zooplankton**

To characterise the seasonal patterns of the potential food source availability, data on phytoplankton and zooplankton composition and concentration were obtained from the Atlantic Zone Monitoring Program (Maurice-Lamontagne Institute, Department of Fisheries and Oceans, Canada). We used weekly data, representative of our sampling area, collected

at the monitoring station “Rimouski”, from May 2014 to June 2015 (Fig. 9; see Devine et al. 2017 for methodological details).

### **1.4.3 Fatty acid and stable isotope analyses of potential food sources**

Sorting of potential prey was done while on ice to preserve the condition of the zooplankton. For each selected taxon, intact individuals were randomly picked under a stereomicroscope and washed with cold 0.2  $\mu\text{m}$  filtered seawater to remove potential particulate matter stuck to their exoskeleton. Each replicate (nine by taxon) consisted of 10 to 300 pooled individuals (total of ca. 35 000 individuals), depending on the species/taxon size to ensure sufficient material and to minimize individual variability. Three replicates per taxon were used for total FA composition, placed in 3 ml of dichloromethane:methanol (2:1 v/v) under nitrogen atmosphere in 4 ml amber glass vials with Teflon-lined caps and stored at  $-80^{\circ}\text{C}$  until biochemical analyses ( $<1$  month). The remaining replicates were lyophilized for 48 h prior to dry weight determination and SIAs.

Total FA compositions of zooplankton and POM were analyzed as described in Cabrol et al. (2015). Briefly, lipids were directly extracted from samples kept in dichloromethane:methanol by grinding using a modified Folch procedure (Chen et al. 1981) as described in detail in Parrish (1999). Immediately after lipid extraction, fatty acid methyl esters (FAME) were obtained by direct transesterification and the composition was determined using a full scan mode (ionic range: 50–650  $m/z$ ) on a Polaris Q ion trap coupled to a multichannel gas chromatograph “Trace GC ultra” (Thermo Scientific) equipped with an autosampler (model Triplus), a PTV injector and a mass detector model ITQ900 (Thermo Scientific). The separation was performed with an Omegawax 250 (Supelco) capillary column with high purity helium as a carrier gas. Data were treated using Xcalibur v.2.1 software (Thermo Scientific). FAME were identified and quantified using known standards (Supelco 37 Component FAME Mix and menhaden oil; Supelco), and were further confirmed by mass spectrometry (Xcalibur v.2.1 software). For peaks not related to a known

standard, identification was obtained according to their mass spectra with emphasis on FA trophic makers.

Stable isotopes of carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ), nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and the carbon/nitrogen ratios (C/N) of zooplankton, POM and phytoplankton were performed using a Continuous-flow Isotope Ratio Mass Spectrometry (CF-IRMS) using a Deltaplus XP mass spectrometer (ThermoScientific) coupled with an elemental analysis (EA) COSTECH 4010 (Costech Analytical Technology). Caffeine and *Nannochloropsis* sp. were used as internal standards for nitrogen and carbon calibration. Analytical error on measurement was 0.3 and 0.4‰ for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ , respectively. Stable isotopes are expressed in  $\delta$  notation as the deviation from international standards in parts per thousand (‰) according to the following equation:

$$\delta X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}})-1]*1000 \quad (1)$$

where X is  $^{13}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}$ , and R is the corresponding ratio  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ . Samples were not acidified and lipids were not removed, as both create uncertain changes in isotopic composition (Madurell et al. 2008; Mintenbeck et al. 2008; Fanelli et al. 2009) and limit diet composition estimations (Phillips & Gregg 2001; Logan et al. 2008).

#### 1.4.4 Krill morphometrics

At each sampling date, between 6 to 18 individuals per species were randomly chosen for morphometric analyses. Due to variation in food preferences and energy needs throughout ontogeny (Mauchline 1980), only adults in a limited size class were selected (see table 1 for sizes). Selected individuals were considered sexually inactive as no reproductive structures were present. Wet mass and size were determined rapidly to preserve the lipid and SI conditions of the individuals. The total length of each individual was measured using a high-resolution VHX-2000 digital microscope (Keyence, Osaka, Japan). Measurements were taken from the front of the rostrum to the tip of the telson, using the imaging software from Keyence.

#### 1.4.5 Lipid class and fatty acid composition of krill

Lipid analyses were performed on the entire individual as an indicator of physiological condition. Lipid extractions were done by grinding and using a modified Folch procedure as described above. Then, lipid content and class composition were determined using flame ionization detection system according to Parrish (1987), using silica gel-coated chromarods (S-V Chromarods; Shell-USA inc.). Each lipid extract was scanned by an Iatroscan (Mark-VI, Iatron Laboratories Inc., Tokyo, Japan) to separate aliphatic wax esters, ketones, triacylglycerols, alcohols, sterols, acetone mobile polar lipids (AMPL) and phospholipids (Parrish 1999). For each lipid class, Sigma standards were used. Chromatograms were analyzed using the integration software Peak Simple version 3.2 (SRI, Torrance, CA, USA). Total lipids (expressed as  $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$  by wet weight) were the sum of all classes (Parrish 2013), and each class was expressed as relative concentration (% of total lipid).

Neutral (*e.g.*, wax esters, triacylglycerol, free FAs, and sterols) and polar lipid fractions (*e.g.*, phospholipids) were separated by silicate gel (Marty et al. 1992). Neutral FAs (energetic reserves) are conservatively assimilated and provide a reliable indication of the food ingested in the preceding days and/or weeks, whereas polar FAs reflect physiologically regulated membrane composition. Neutral lipids were purified to remove free sterols (Cabrol et al. 2015), and FA composition of the neutral fraction was analyzed as previously described.

FATM were divided into three groups: i) markers for phytoplankton 20:5n3 for diatoms (eicosapentaenoic acid (EPA); Dalsgaard et al. 2003) and 22:6n3 for dinoflagellates (docosahexaenoic acid (DHA); Kharlamenko et al. 2001); ii) macrophytes and terrestrial matter classically marked by the long chain saturate FAs (Perez et al. 2013), 18:3n3 and 18:2n6 (Budge & Parrish 1998) and iii) markers for copepods with the sum of 20:1 and 22:1 isomers (n11; n9; n7 and n5) for calanoid copepods (*e.g.*, dominant in *Calanus* spp.; Lee 1974; Fraser et al. 1989) and 18:1n9 for *Pseudocalanus* spp.. However, 18:1n9 should be used with caution since some zooplankton can synthesize this FA *de novo* (Dalsgaard et al. 2003). In the present study, however, FA composition of potential prey revealed that 18:1n9

was the predominant FA of *Pseudocalanus* spp. and explained differences in FA composition of *Pseudocalanus* spp. from other sources (data not shown). FA ratios were calculated to obtain additional information on trophic relationships. The ratio  $(\Sigma 20:1 + \Sigma 22:1) / (\text{EPA} + \text{DHA})$ , expressed thereafter as  $\Sigma \text{zooplankton} / \Sigma \text{phytoplankton}$  was used as an index of carnivory. EPA/DHA ratios were calculated to further differentiate between a diatom or flagellate based diet (Graeve et al. 1994; Auel et al. 2002) and the  $18:1n9 / \Sigma 20:1 + \Sigma 22:1$  differentiates between feeding preference on *Pseudocalanus* spp. versus *Calanus* spp..

#### 1.4.6 Stable isotope analyses of krill

A total of 134 individuals of krill were used for stable isotope analysis. Each individual was carefully dissected on ice, and only the abdomen muscle was lyophilized and used for SIAs as described above. Since lipids in krill are mostly stored in the hepatopancreas (Henderson et al. 1981), no prior lipid extraction or correction was performed (Mintenbeck et al. 2008). The trophic level (TL) was calculated using the equation of Post (2002):

$$\text{TL} = \lambda + [(\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{base}}) / \Delta_n] \quad (2)$$

Where  $\lambda$  is the TL of the baseline used, i.e.  $\text{TL} = 1$  for POM,  $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} = \delta^{15}\text{N}$  of krill,  $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}} = \delta^{15}\text{N}$  of POM for each sampling date and  $\Delta_n$  is the estimated trophic discrimination factor for nitrogen. Since trophic discrimination factors are undefined for krill and might be subject to uncertainty due to variability of the trophic discrimination factor with diet quality (Caut et al. 2009), species (Philipps et al. 2014), season (Dionne et al. 2017) and/or metabolic rate (McCutchan et al. 2003), a trophic discrimination factor of 2‰ for nitrogen was chosen based on McCutchan et al. (2003) and Chew et al. (2012).

#### 1.4.7 Comparison of trophic niches

We applied the routine Stable Isotope Bayesian Ellipses in R (SIBER V 2.1.2.9; Jackson et al. 2011) to characterize seasonal variations in trophic niche breadth among krill species. This method is unbiased with respect to sample size and incorporates uncertainties into niche metrics (Jackson et al. 2011). The following metrics: i) convex hull (Layman et al. 2007), ii) standard ellipse area corrected for low sample size (SEAc) and iii) Bayesian standard ellipse area (SEAb), which is the SEAc including uncertainties modeled by Markov-Chain Monte Carlo simulations (Jackson et al. 2011, 2012), were calculated with the SIBER package in R (v3.3.3; R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria) on individual raw  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values. Furthermore, isotopic niche overlap based on SEAc, representative of the resource overlap among species (Layman *et al.* 2007; Jackson *et al.* 2011), was estimated using SIAR (SIAR package; Parnell et al. 2010) for each species in each season. Finally, potential differences among isotopic niche sizes were obtained from Bayesian standard ellipse area (SEAb) including confidence intervals for statistical comparisons (see Jackson et al. 2011).

#### 1.4.8 Diet reconstruction

The diet composition was quantified based on potential food sources using a Bayesian stable isotope mixing model (MixSIAR V3.1.7; Parnell et al. 2013; Stock & Semmens 2016), based on the stable isotopic composition of krill muscle. Discrimination factors of  $2.0 \pm 0.4\text{‰}$  for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $0.8 \pm 0.3\text{‰}$  for  $\delta^{13}\text{C}$  were used. No prior information on diet preferences was included but a concentration dependency factor based on C/N ratio was applied as an input parameter to detect differences between sources with similar  $\delta^{15}\text{N}$  or  $\delta^{13}\text{C}$  value (Phillips & Koch 2002; Stock & Semmens 2016). Sources with similar stable isotope ratios as well as biological or functional similarities were pooled prior to the MixSIAR simulations (Phillips & Gregg 2003; Phillips et al. 2005). MixSIAR analyses were carried out with krill species as

a fixed factor and separately for each season. Markov Chain Monte Carlo parameters were set as “extreme” (see Stock & Semmens 2016 for more detail). Convergence of each model was checked with Gelman-Rubin and Geweke metrics (Stock & Semmens 2016) and both of them indicated that all models converged.

#### **1.4.9 Statistical analyses**

To test differences for potential food quantity and quality, physiological condition and diets within and among krill species, a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) was applied using PRIMER version 7.0.13 (Clarke & Gorley 2015) with PERMANOVA (Anderson et al. 2008). Homogeneity was evaluated using the permutation analysis of multivariate dispersion (PERMDISP) routine (Anderson 2001) before each PERMANOVA. Pairwise multiple comparison tests were used to identify differences among factors and the SIMPER exploratory analysis (Clarke & Gorley 2015) was performed to determine variables responsible for in-group similarities and between-group dissimilarities.

To test differences in the abundance and composition of potential food throughout the year, one-way PERMANOVAs based on distance matrices were performed among months on untransformed phytoplankton and zooplankton concentrations, whereas a Bray-Curtis similarity matrix was used to assess differences in species composition. To test the variation of morphometric data among krill species, one-way PERMANOVAs were performed (“species” as factor, 3 levels fixed) that were designed as an ANOVA (Anderson et al. 2008). Similarly, the variations in lipid content and class composition were determined using PERMANOVAs using “sampling date” as factor (10 levels fixed). To test for differences in FA composition among species and for each species over the year, a two-way PERMANOVA (factors: “species” and “sampling date”) based on a Bray–Curtis matrix was used on untransformed data (Clarke & Gorley 2006). A two-way PERMANOVA based on a distance matrix was used for assessing variations of the FA ratios and TLs over the year.

Regression analyses were used to determine the relationships between krill lipid content, TL and a set of environmental and morphometric variables. Prior to these analyses, assumptions were checked (Legendre & Legendre 2012), and values were log-transformed when required, to normalize the data and reduce heteroscedasticity. All regression analyses were performed using JMP®, Version 13.1. SAS Institute Inc., Cary, NC 1989-2016.

To determine similarity between neutral FA composition of krill and total FA composition of potential prey, a hierarchical cluster analysis including the nearest neighbour method was used (group average linkage; routine CLUSTER), based on a Bray-Curtis matrix on untransformed data (Legendre & Legendre 2012; Clarke et al. 2015). Results were visualized using non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination in PRIMER 7 (see Clarke & Gorley 2015 for more details).

## 1.5 RESULTS

### 1.5.1 Potential food sources

Abundance and composition of potential food sources (phytoplankton and mesozooplankton) varied by season at Rimouski station (Fig. 10). Phytoplankton concentrations showed an apparent decreasing trend from spring to winter, but no significant time effect was found due to high variability (Fig. 10a). However, the phytoplankton community composition changed throughout the year ( $Pseudo-F_{11,26} = 2.5$ ;  $P_{(MC)} = 0.0006$ ). From spring to fall, diatoms dominated phytoplankton with over 66%, whereas flagellates represented over 85% of the phytoplankton in winter (Fig. 10b). The proportions of dinoflagellates were low throughout the year.



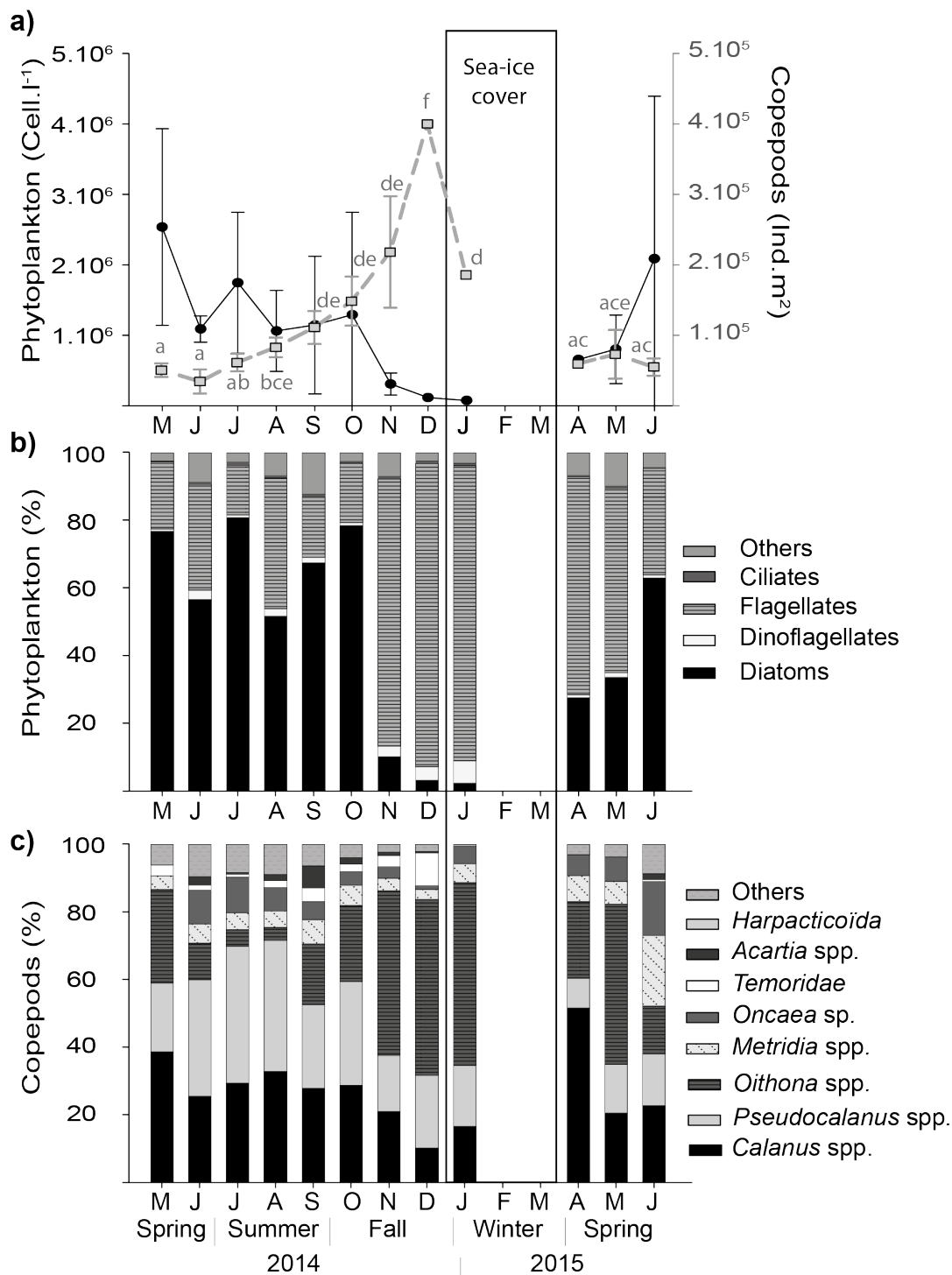


Figure 10 : Seasonal variability of total phytoplankton cell concentration (cell.l<sup>-1</sup>, solid line with black dots) and the abundance (ind.m<sup>2</sup>) of the 10 dominant copepod species (grey dashed line with squares) found in the St. Lawrence Estuary (Rimouski station) between May 2014 and June 2015 (a). Data are expressed as mean  $\pm$  standard deviation (SD). Seasonal variability of the relative proportion of dominant phytoplankton (b) and copepod taxa (c).

Copepod abundances were at their minimum in spring, but gradually increased to reach a maximum in December (Fig. 10a). During spring, 81% of the copepod community was dominated by lipid-rich copepods (*Calanus* spp. and *Pseudocalanus* spp.) and one small cyclopoid copepod (*Oithona* spp.; Fig. 10c). During summer, the proportion of *Oithona* spp. was replaced by *Pseudocalanus* spp., while the proportions of *Metridia* spp. and *Calanus* spp. were relatively constant. During fall, the copepod community composition was relatively similar to that found during spring and was dominated by small species.

### 1.5.2 Characterization of krill species

*Meganyctiphanes norvegica*, the largest krill of the three species, had the highest wet body mass followed by *T. inermis* and *T. raschii* (Table 1). Both *M. norvegica* and *T. inermis* had significantly higher carbon content in their muscle tissue than *T. raschii* (50%, 46%, 45% of carbon, respectively; Table 1). *M. norvegica* showed the highest nitrogen content of 14%, while the two *Thysanoessa* spp. showed similar nitrogen content of 13% (Table 1). The lipid content of *M. norvegica* was three to almost five times less than that of *T. raschii* and *T. inermis*, respectively (Table 1).

Table 1: Annual means of total length, wet weight and percentage of carbon and nitrogen for *M. norvegica*, *T. inermis* and *T. raschii* sampled in the St. Lawrence estuary between May 2014 and May 2015. Values are expressed as mean  $\pm$  SE of the number of individuals analyzed (given in parentheses). Means with different letters are statistically different ( $p >$

	Total length (mm)	Wet weight (mg)	%C (muscle)	%N (muscle)	Lipid content ( $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ )
	Pseudo- $F_{2,405} = 25.23$ $p_{(MC)} = 0.0001$	Pseudo- $F_{2,405} = 623.8$ $p_{(MC)} = 0.001$	Pseudo- $F_{2,129} = 6.55$ $p_{(MC)} = 0.0026$	Pseudo- $F_{2,129} = 13.93$ $p_{(MC)} = 0.0001$	Pseudo- $F_{2,274} = 90.7$ $p_{(MC)} = 0.0001$
<b><i>M. norvegica</i></b>	33 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup> (169)	324.3 $\pm$ 6.7 <sup>a</sup> (169)	49.5 $\pm$ 1.4 <sup>a</sup> (53)	14.4 $\pm$ 0.4 <sup>a</sup> (53)	21.6 $\pm$ 1.1 <sup>a</sup> (115)
<b><i>T. inermis</i></b>	22.4 $\pm$ 0.4 <sup>b</sup> (95)	91.9 $\pm$ 5.2 <sup>b</sup> (95)	46.0 $\pm$ 0.6 <sup>a</sup> (30)	12.5 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup> (30)	92.4 $\pm$ 7.1 <sup>b</sup> (68)
<b><i>T. raschii</i></b>	18.5 $\pm$ 0.3 <sup>c</sup> (144)	42.5 $\pm$ 2.2 <sup>c</sup> (144)	44.7 $\pm$ 0.6 <sup>b</sup> (51)	12.6 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup> (51)	71.9 $\pm$ 3.9 <sup>c</sup> (97)

The lipid content and class composition of *M. norvegica* and *Thysanoessa* spp. exhibited contrasting seasonal trends (Fig. 11). In spring and early summer, *M. norvegica* depleted its lipid content (Fig. 11a), whereas the lipid content of *T. inermis* and *T. raschii* increased by 3 and 4 times, respectively, to reach a maximum in early fall. Both *Thysanoessa* spp. consumed their lipid reserves during the winter by 74 and 68 %, respectively (Fig. 11b,c). By contrast, *M. norvegica* started to build up its lipid reserves in September reaching a maximum in January and staying high until next spring (Fig. 11a). In all species the seasonal variations of the lipid content were mostly explained by the variation of energy reserve lipids formed by triacylglycerols (TAGs) and wax esters (WEs; SIMPER analyses). TAGs were the main energy lipids in *M. norvegica* and *T. raschii*, whereas WEs dominated energy lipids for *T. inermis* (Fig. 11d,e,f). The amount of lipids used to build up energy reserves (including TAG and WE) of *M. norvegica* was positively correlated with copepod abundance (linear regression: energy lipids = 2.781 + 6.486 x 10<sup>-5</sup> copepod abundance;  $r^2 = 0.69$ ;  $n = 10$ ;  $p = 0.0028$ ), whereas no such relationship was found between *Thysanoessa* spp. and trophic or environmental factors.

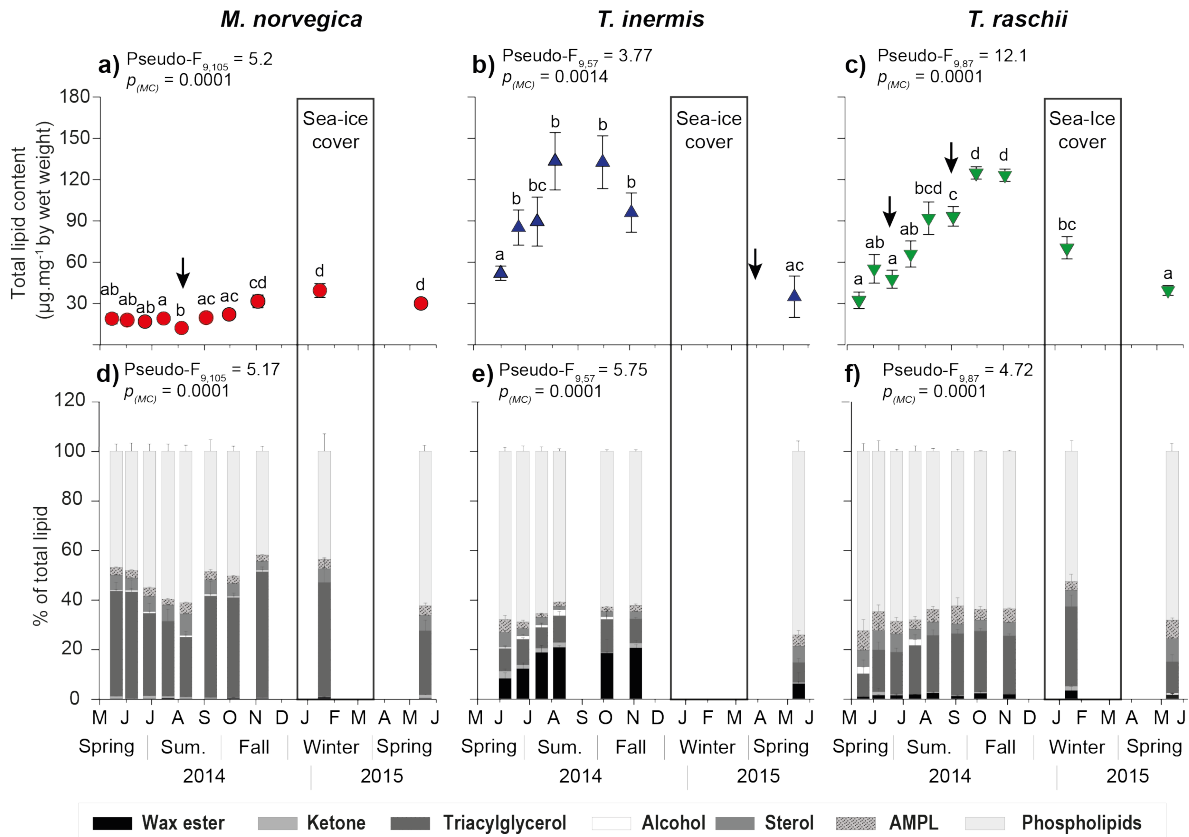


Figure 11 : Seasonal variation of the total amount of lipids ( $\mu\text{g.mg}^{-1}$  of wet weight) and the lipid class composition (% of total lipids) for *M. norvegica* (red circle), *T. inermis* (blue triangle) and *T. raschii* (green inverted triangle) sampled in the St. Lawrence estuary between May 2014 and May 2015. Data are expressed as mean  $\pm$  standard error ( $n = 3-13$ ). Different letters indicate significant differences (PAIRWISE;  $p < 0.05$ ). Arrows indicate maximum egg production period found or expected from literature.

### 1.5.3 Food preference according to fatty acid markers

FA composition differed significantly between species and sampling dates (Pseudo- $F_{15,111} = 4.3$ ;  $P_{(MC)} = 0.001$ ). Overall, FA profiles of krill neutral lipids were composed of 39 FAs (Table 2 to 7 in supplemental information). However, 70% of the differences among krill species throughout the year were due to seven FAs only (SIMPER analyses). Five were associated to FATMs marking for *Calanus* spp. (20:1 and 22:1), *Pseudocalanus* spp. (18:1n9), diatoms (20:5n3) and dinoflagellates (22:6n3). The two others were generalist

saturated FAs (14:0 and 16:0). The absence of long chain saturated FAs and very low values of 18:2n6 and 18:3n3 in all three species (see detailed neutral FA composition in Table 2 to 4 in supplemental information) suggest the lack or a very limited contribution of macrophytes and terrestrial matter to krill diets.

Seasonal prey preferences of the three krill species were estimated according to ratios of FATMs for carnivory ( $\Sigma$ copepods/ $\Sigma$ phytoplankton; Fig. 12a), diatoms and flagellates (EPA/DHA; Fig. 12b) as well as *Pseudocalanus* spp. and *Calanus* spp. (18:1n9/ $\Sigma$ C20:1+ $\Sigma$ C22:1; Fig. 12c). *M. norvegica* showed stronger carnivory than *Thysanoessa* spp. most of the year, whereas *T. raschii* exhibited the most herbivore profile with  $\Sigma$ copepods/ $\Sigma$ phytoplankton ratio of  $<1$  (Fig. 12a). *T. inermis* was found to have an intermediate position between *M. norvegica* and *T. raschii* with  $\Sigma$ copepods/ $\Sigma$ phytoplankton ratios of  $>1$ , still suggesting a carnivorous diet. *M. norvegica* showed the highest seasonal variation of the  $\Sigma$ copepods/ $\Sigma$ phytoplankton ratio compared to *Thysanoessa* spp. (Fig. 12a), indicating a more diverse food composition throughout the year.

EPA/DHA ratios of all three species were always  $>1$ , indicating that all diets were dominated by diatoms compared to dinoflagellates (Fig. 12b). However, all species exhibited differential food preferences on diatoms as highest ratios occurred in *T. inermis*, followed by *T. raschii* and *M. norvegica*. Trends were similar between species with increasing ratios from spring to fall (Fig. 12b).

Differences in preference of *Pseudocalanus* spp. versus *Calanus* spp. were revealed at the species and the seasonal level (fig. 12c). *T. inermis* showed the highest preference for *Pseudocalanus* spp. followed by *T. raschii*, both species showing 18:1n9/ $\Sigma$ C20:1+ $\Sigma$ C22:1 ratio  $>1$ . By contrast, *M. norvegica* showed a year round preference for *Calanus* spp. compared to *Pseudocalanus* spp. with FATM ratios  $<1$  (Fig. 12c).

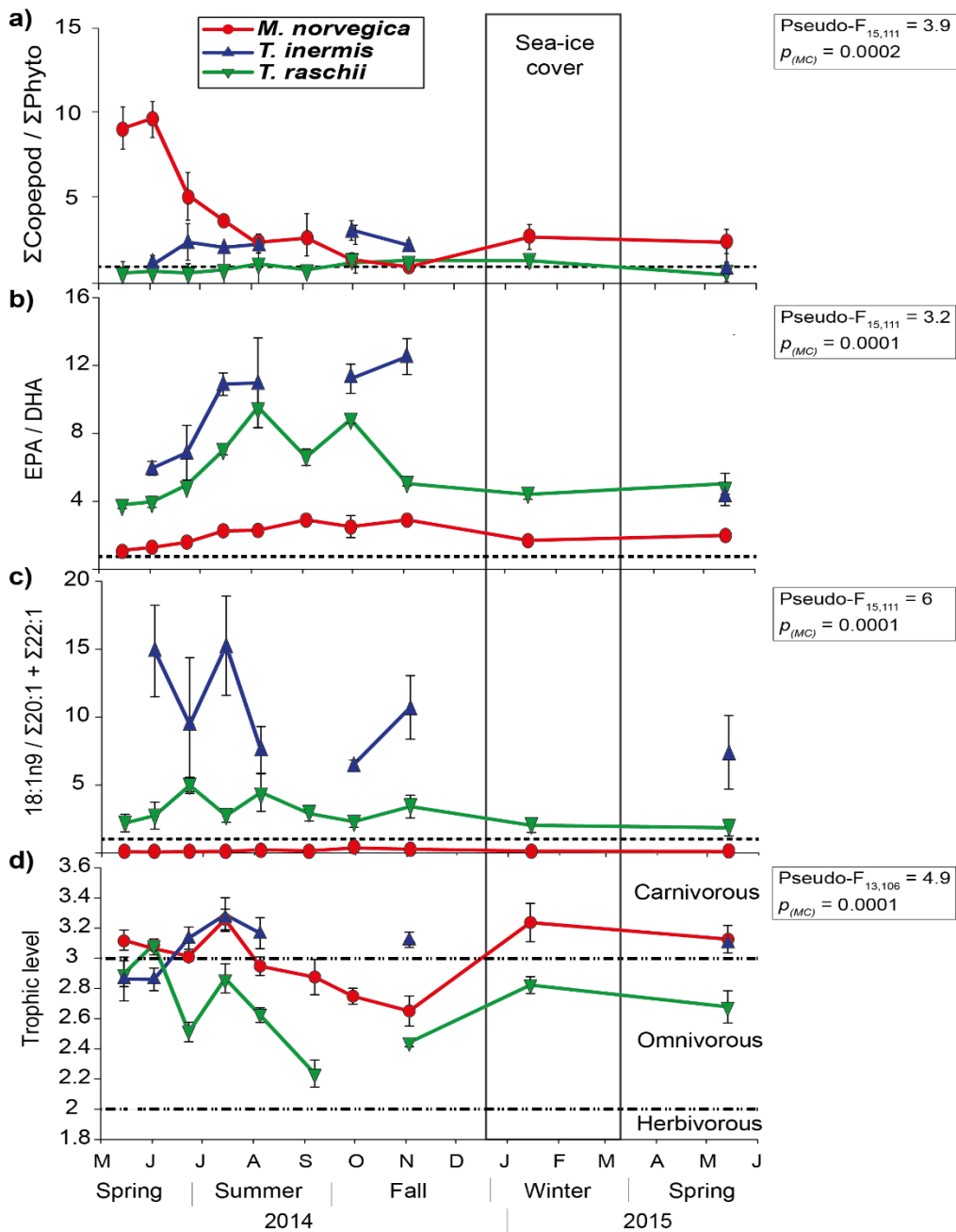


Figure 12 : Seasonal variation of fatty acid ratios, a)  $\Sigma$ copepod/ $\Sigma$ phytoplankton, b) EPA/DHA, c) 18:1n9/ $\Sigma$ 20:1+ $\Sigma$ 22:1 of the neutral lipid fraction and d) trophic levels of *M. norvegica* (red circle), *T. inermis* (blue triangle) and *T. raschii* (green inverted triangle) sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary. Data are expressed as mean  $\pm$  standard error ( $n = 4 - 12$ ).  $\Sigma$ copepod =  $\Sigma$ 20:1+ $\Sigma$ 22:1+18:1n9;  $\Sigma$ phytoplankton = 20:5n3+22:6n3; EPA = Eicosapentaenoic acid (20:5n3); DHA = Docosahexaenoic acid (22:6n3).

#### 1.5.4 Seasonal variations of trophic niches according to stable isotope analyses

All three krill species occupied mainly two trophic levels, namely that of omnivores (TL 2-3) and carnivores (TL > 3) and TLs of krill varied over the year (Fig. 12d). *M. norvegica* and *T. inermis* occupied most of the time the third TL, whereas *T. raschii* was predominantly positioned at the second TL. *M. norvegica* and *T. raschii* showed the same temporal trend with a significant decrease of their respective TLs from spring to fall and an increase (over 14%) during the winter. In contrast, *T. inermis* increased its TL from level 2 in spring to TL >3 in summer. The TL was positively correlated (linear regressions; “data not shown”) with an adult body length of both *T. inermis* (17.6 to 27.9 mm; TL = 2.16579 + 0.0376175\*length,  $r^2=0.28$ ,  $n=28$ ,  $p=0.003$ ) and *T. raschii* (13.2 to 24 mm, TL = 1.8057553 + 0.0443515\* length;  $r^2=0.31$ ,  $n=46$ ,  $p=0.001$ ). However, no relationship existed between the TL and the length *M. norvegica* (21 to 37 mm;  $n=53$ ,  $p=0.47$ ).

#### 1.5.5 Seasonal variations of isotopic niches

Results on isotopic niches estimated by the standard ellipses (SEAc for small sample size correction) and the Bayesian standard ellipses (SEAb; Fig. 16 supplemental information) were similar and thus, only SEAc are presented (Fig. 13). In spring isotopic niche sizes, representative for diet diversity, were smaller for *M. norvegica* than *Thysanoessa* spp. The bivariate space of the *Thysanoessa* spp. differed in their positions despite similar size of the isotopic niches (Fig. 13a), suggesting differences in their diets. The niche overlap, based on the standard ellipses (SEAc), revealed that 90 % of the isotopic niche of *M. norvegica* was included in 33% of the niche of *T. inermis* suggesting that *M. norvegica* fed on the same food sources as *T. inermis*, though *T. inermis* had a more diverse diet. Moreover, the isotopic niche of *T. raschii* overlapped to 49% and 22% with that of *T. inermis* and *M. norvegica*, respectively (Fig. 13a). Trophic overlap among the three species strongly decreased in summer until all trophic niches were separated in the fall (Fig. 13b,c). In summer and fall,

isotopic niche space was similar among species, except the niche space of *T. raschii* was smallest in fall (Fig. 13b,c).

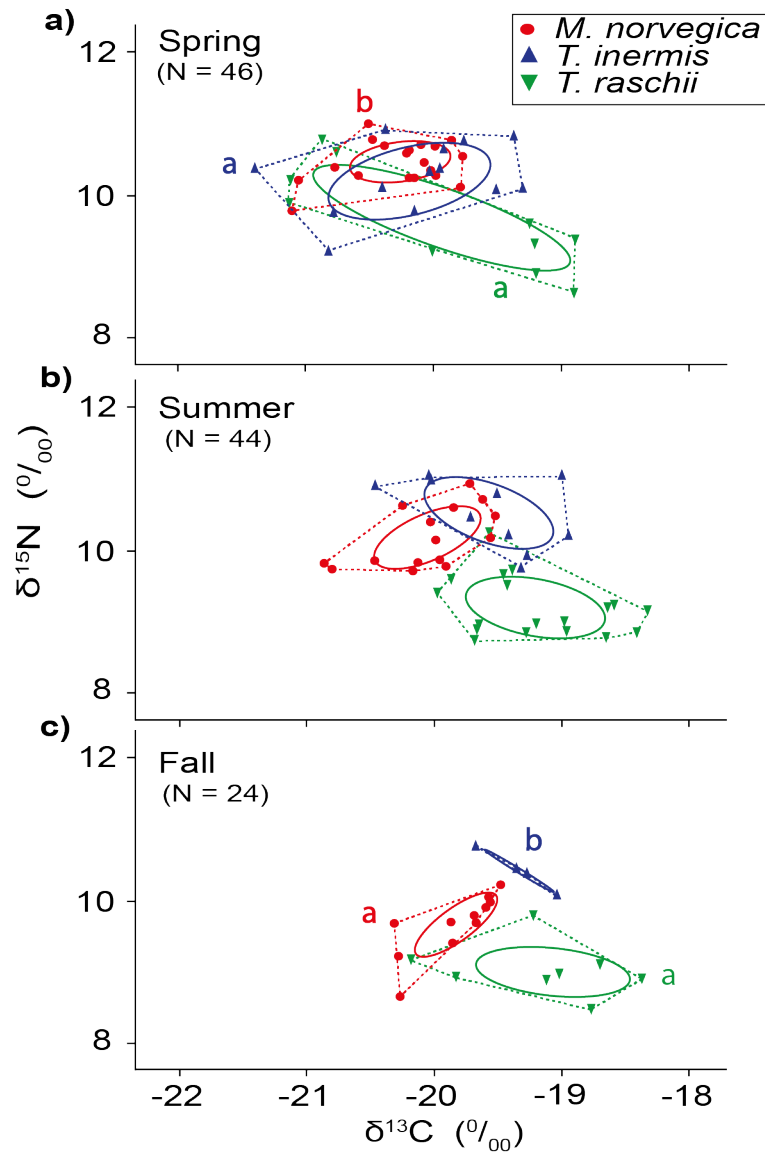


Figure 13 : Seasonal variation of trophic niche area, expressed as isotopic space ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) of *M. norvegica* (red circle), *T. inermis* (blue triangle) and *T. raschii* (green inverted triangle) in spring (a), summer (b) and fall (c), using convex hull areas (dashed polygon) and standard ellipse areas corrected for small sample size (SEAC, solid ellipse) based on maximum likelihood estimates. Different letters indicate significant differences in the size of the trophic niches among species.



### 1.5.6 Seasonal prey preferences according to the stable isotope mixing model

In spring, all krill species fed at similar levels on phytoplankton/POM (ca. 24 %; Fig. 14a). Differences were found, however, in the estimated proportion of different zooplankton groups in diets of all three species. *M. norvegica* and *T. inermis* fed more on lipid-rich copepods composed of *Calanus* spp. and *Pseudocalanus* spp., whereas *T. raschii* fed more on *Oithona* spp. (Fig. 14a). During summer, the proportion of phytoplankton/POM in the diet of *T. raschii* was high and around double of *M. norvegica* and *T. inermis* (Fig. 14b). Small copepods were dominant in the *M. norvegica* diet, whereas *T. inermis* diet showed similar proportions of all mesozooplankton groups (Fig. 14b). Similar patterns were observed during the fall including an additional small copepod taxon of *Temora* spp. (Fig. 14c).

### 1.5.7 Seasonal variation of diets based on FA

Food preferences of all species showed seasonal changes (Fig. 15). In spring, the FA composition of *M. norvegica* was most similar to lipid-rich copepods (e.g., *Calanus* spp. and *Pseudocalanus* spp.) and *Metridia* spp., suggesting a high selectivity of these food sources (Fig. 15a). During summer and fall (Fig. 15d,g), *M. norvegica* FA profiles were less similar to *Pseudocalanus* spp. and *Metridia* spp. FAs, but showed still high similarities with *Calanus* spp.. At the same time, the opposite trend was observed for *T. inermis*, FA compositions were more similar to FAs of small copepods, nauplii and *Pseudocalanus* spp. than to other prey groups in spring (Fig. 15b). However, in summer *T. inermis* FA profiles were more similar to *Pseudocalanus* spp. and *Metridia* spp. and even *Calanus* spp. in fall (fig. 15e,h). Compared to the other two krill species, *T. raschii* showed less variation in its selectivity among seasons as the FAs composition was consistently more similar to phytoplankton than to copepods, except in spring, when small copepods and nauplii exhibited very similar FAs composition to that of *T. raschii* (Fig. 15c,f,i).

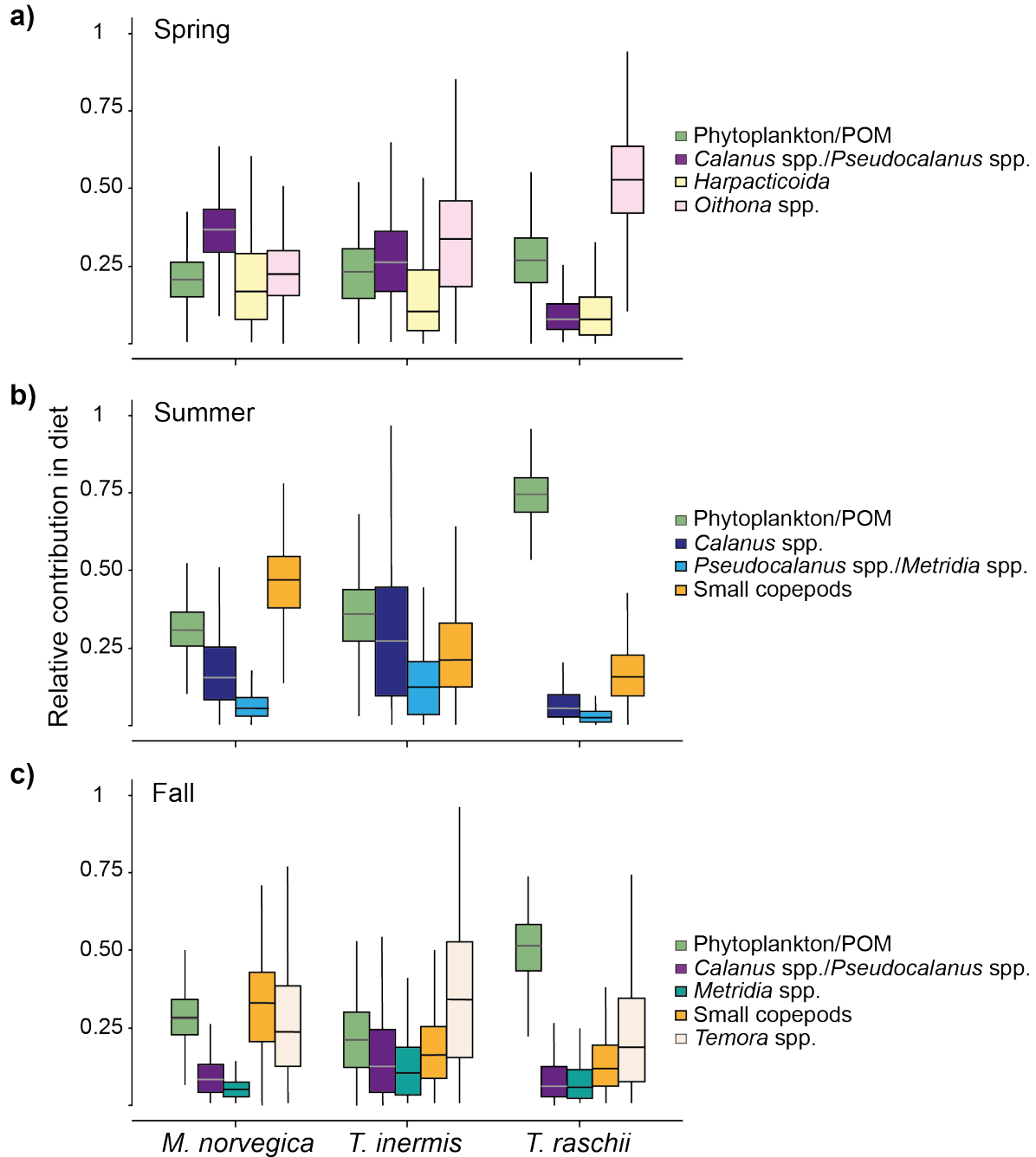


Figure 14 : Predicted diet proportions (median values, 75 and 95th percentiles) of each potential prey group of *M. norvegica*, *T. inermis* and *T. raschii* found using stable isotope mixing model (MixSIAR) in the St. Lawrence Estuary in spring (a), summer (b) and fall (c).

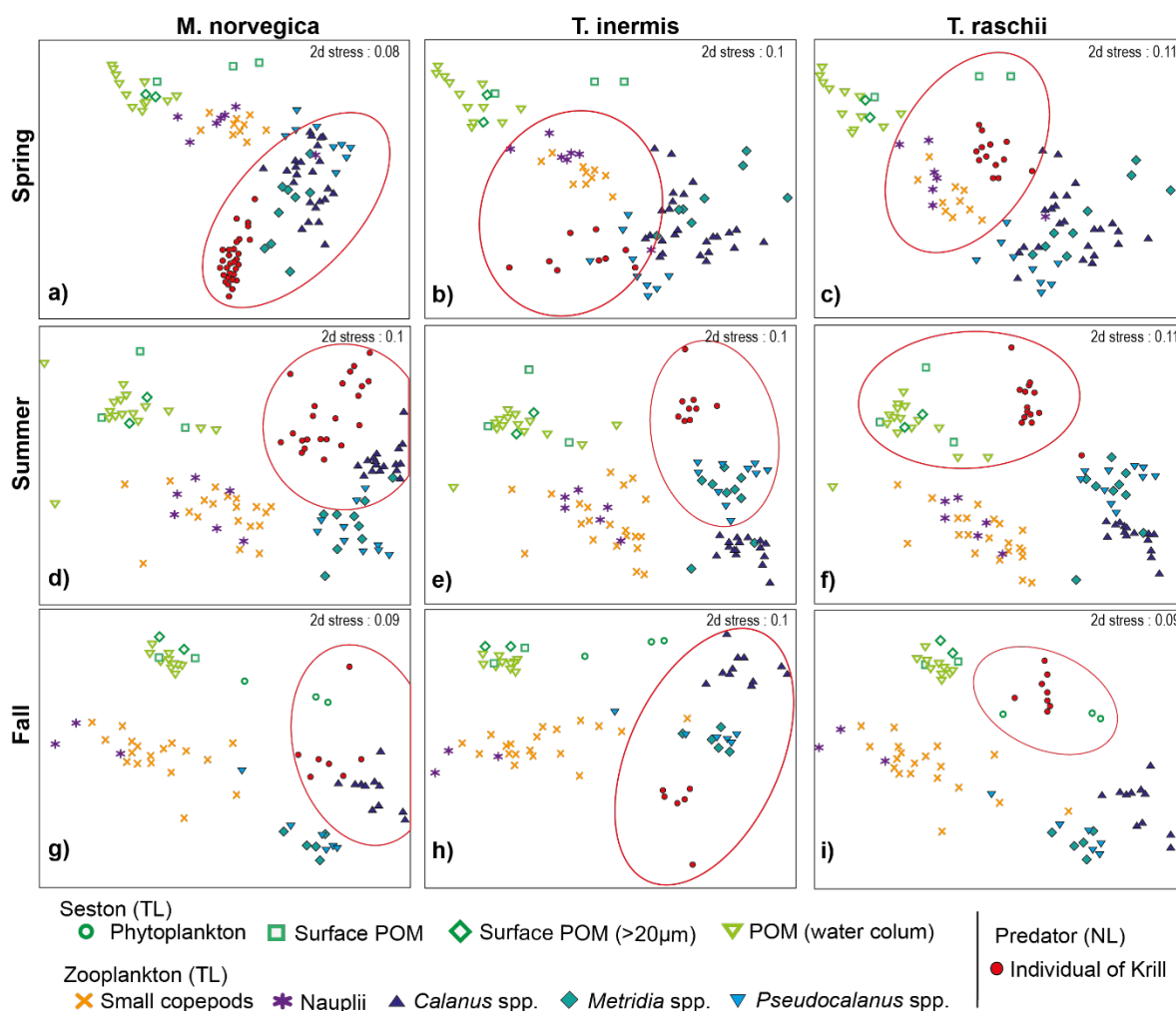


Figure 15 : Non-metric multidimensional scaling (nMDS) plots of potential food sources based on fatty acid similarity of the neutral lipid (NL), FAs of individual of krill (full red circle) and total lipid (TL) FAs of potential food sources in the St. Lawrence Estuary of each krill species (*M. norvegica* (a,d,g); *T. inermis* (d,e,f) and *T. raschii* (g,h,i)) in spring (a,b,c), summer (d,e,f) and fall (g,h,i) 2014. Red circles represent the nearest neighbour found by an average-linking clustering procedure.

## 1.6 DISCUSSION

Based on the multiple marker approach, we confirmed the hypothesis that the coexistence of the three sympatric krill species is based on trophic niche partitioning related to seasonal trade-offs between their energy needs, food preference, and prey availability.

### 1.6.1 Physiological energy needs

For each krill species, the seasonal dynamics of lipids indicated different energetic strategies (see Fig. 3), as already demonstrated in other environments from the North-East Atlantic (Falk-Petersen et al. 1981; Sargent & Falk-Petersen 1981; Falk-Petersen 1981; Falk-Petersen et al. 1982; Sæther et al. 1986, Virtue et al. 2000; Huenerlage et al. 2016). The results of the present study confirm that the energetic strategies are species-specific rather than environmentally driven, despite the direct influence of the environment on the seasonal lipid content variability (Mayzaud et al. 1999; Falk-Petersen et al. 2000; Albessard & Mayzaud 2003; Ju & Harvey 2004). We observed, two contrasting dynamics between *M. norvegica* and *Thysanoessa* spp., as *M. norvegica* showed a slight accumulation of lipids during fall until reaching maximal values in winter and gradual use until midsummer. In contrast, *Thysanoessa* spp. accumulated lipids from spring to the end of summer, which were consumed during fall and winter. This variability was related to energy reserve dynamic constituted mainly of triacylglycerols in *M. norvegica* and *T. raschii*, and wax esters in *T. inermis*. These results confirm a previous study, suggesting that lipids were representative of the nutritional status of the individual (Falk-Petersen et al. 1981). In this context it is of relevance that the amount of energy reserves in *M. norvegica* was positively correlated with the copepod abundance suggesting: i) a specialized “carnivorous” feeding and ii) that energy reserve accumulation could depend on copepod abundance throughout the year. Since there was no relationship between trophic level and length of *M. norvegica*, this carnivorous behaviour on copepods was constant during adulthood. In contrast, the *Thysanoessa* spp.

showed no significant correlation between energy reserve and copepods or phytoplankton abundance, which might indicate a more generalist feeding behaviour rather than being selective towards phytoplankton as previously described (*e.g.*, Falk-Petersen et al. 1981; Hamm et al. 2000; Huenerlage et al. 2014). However, the significant linear regression between trophic level and body length observed in each of the *Thysanoessa* species indicated that smaller adults are likely less carnivorous and more selective towards phytoplankton. Hence, the energetic strategies of *Thysanoessa* spp. appeared less dependent on one specific resource, reducing potential impacts of temporal changes in food quantity and quality.

### **1.6.2 Food preferences and prey availability**

Assessing the food preference of consumers is a key prerequisite to the understanding of species interactions, especially among closely related sympatric species (Agersted et al. 2014; Cabrol et al. 2015). Integrating multiple indirect methods increase the successful determination of trophic niches (Hambäck *et al.* 2016; Gaillard et al. 2017), especially the integration of all potential preys reduces the potential lack or overestimation of rare diet items (Iverson et al. 1997; Jeffs et al. 2004; Nielsen et al. 2018). Using both FA and SI, we found that realized trophic niches varied among krill species and changed with season. We demonstrated for the first time that the trophic overlap among all three krill species decreased during the year from spring to fall, highlighting the importance of changing food supply in krill niche partitioning. In spring, trophic isotopic niches of all species largely overlapped (Fig. 13), suggesting high potential competition for scarce resources. Corresponding diet composition estimates (SIs, Fig. 14) revealed that the proportion of phytoplankton in their respective diets was similar, but the selectivity within the phytoplankton group differed among the krill consumers (FAs, Fig. 12). *T. inermis* showed the highest ingestion/retention of the diatom FATMs compared to an intermediate level in *T. raschii*. Based on FAs and SIs results, *M. norvegica*, *T. inermis* and *T. raschii* were more selective towards copepods than phytoplankton during the spring bloom. This result was unexpected, especially considering

the low zooplankton abundance in spring. Diet composition estimates also indicated similar proportions of *Calanus* spp. and *Pseudocalanus* spp. in the diet of the two most carnivorous species *M. norvegica* and *T. inermis* during spring. *Calanus* spp. and *Pseudocalanus* spp. had similar isotopic signatures, but differed considerably in FA compositions. Thus, we propose that 18:1n9/Σ20:1+Σ22:1 ratio could be used in the St. Lawrence estuary, as a proxy to differentiate food preference on *Pseudocalanus* spp. and *Calanus* spp. The low 18:1n9/Σ20:1+Σ22:1 ratio (< 1) of *M. norvegica* suggested a feeding selectivity towards *Calanus* spp., whereas *T. inermis* fed more on *Pseudocalanus* spp.. In contrast, *T. raschii* showed higher proportions of small copepod species (mostly *Oithona* spp.) than lipid-rich copepods in its diet, diminishing the trophic overlap with *M. norvegica* and *T. inermis* (Fig. 14 and fig. 15). The combined results obtained from FATM and stable isotopes on both consumers and potential prey suggest that all three krill species differed in their food preference, and therefore in their trophic niches.

Furthermore, we found that trophic overlap among all krill species progressively decreased from summer to fall, suggesting that potential competition became less important than in spring. A shift in diet composition was observed throughout the year for all krill species, intensifying niche partitioning. Differences in trophic selectivity on diatoms increased in *Thysanoessa* spp. from summer to fall (see Fig. 12). In addition, the decrease in the size of the isotopic niches (related to the number of prey and isotope composition differences among prey; Newsome et al. 2015), indicate, in accordance with FA diet analyses (Fig. 15), a decrease in the diversity of the respective feeding guild. Thus, we observed a specialization phenomenon, by the increase of selectivity on specific prey species, which was already observed in some terrestrial species (Bolnick et al. 2007; Araujo et al. 2011). More importantly, these specializations occurred on different prey for each species, allowing trophic niche partitioning and decreasing potential competition among krill species. *M. norvegica* and *T. inermis* showed a diet dominated by copepods, whereas *T. raschii* fed mostly on phytoplankton, probably diatoms according to the EPA/DHA ratio. *M. norvegica* switched from high proportions of lipid-rich copepods (*Calanus* spp.) to small copepod prey, namely *Temoridae*, *Oithona* spp. and *Acartia* spp. in fall compared to spring. These changes

highlight the importance of small copepods for lipid accumulation, especially when late developmental stages of *Calanus* spp. are in diapause during fall and abundance of early developmental stages are lower during fall than during spring. Also,  $\delta^{15}\text{N}$  values were lower in small copepods than in the larger copepods such as *Calanus* spp., *Pseudocalanus* spp. and *Metridia* spp. (results not shown) suggesting that the observed decrease in trophic level in summer/fall was probably due to a change of copepod prey species rather than to a decrease of its carnivorous food preference.

### **1.6.3 Overwintering strategies as a mechanism for niche partitioning**

Knowledge of overwintering strategies of northern krill species is limited (Berkes 1976; Auerswald et al. 2009; Huenerlage & Buchholz 2013; Huenerlage et al. 2015). In response to winter conditions, krill reduce their metabolic costs (see the review by Meyer 2012), use energy reserves (e.g., Huenerlage et al. 2015) and can also alter their food selectivity (Berkes 1976). We observed that *M. norvegica* showed a different pattern, no consumption of energy reserves was found during winter and a slight increase of lipids and specifically TAG content in early spring (Fig. 11). We suggest that: i) *M. norvegica* actively feed to sufficiently meet its metabolic needs during the overwintering period; ii) the St. Lawrence Estuary provides enough food throughout winter to maintain energy reserves. This is noteworthy for the winter of 2014-2015, which was one of the longest in the St. Lawrence Estuary since 1969 (Galbraith et al. 2015). The increase of the  $\Sigma$ copepods/ $\Sigma$ phytoplankton ratio and the trophic level (Fig. 12) of *M. norvegica* in winter, compared to fall, indicate the higher consumption of copepods in winter, which confirms previous studies suggesting an increase of carnivory during this period (e.g., Berkes 1976; Falk-Petersen et al. 2000). Even with sea-ice present during winter, the decrease of the EPA/DHA ratio in neutral lipids suggests low intake of sea-ice diatoms. In addition, trophic links to detritus or sediment were probably weak, as FATM for overall detrital matter and/or bacteria remained low during the

winter, contrasting data from the Gulf of Maine where *M. norvegica* feeds on sediment (Cleary et al. 2012).

Both *T. inermis* and *T. raschii* consumed part of their energy reserves during winter (Fig. 11), which limits our capacity to conclude on overwintering feeding activities. However, a starvation experiment revealed that *T. inermis* could survive up to 63 days without food intake (Huenerlage et al. 2015). Considering an average sea-ice duration period in the St. Lawrence estuary of  $93 \pm 14$  days estimated from 1969 to 2015 (Galbraith et al. 2015), energy lipids stored during the previous spring-summer seem not be sufficient to compensate for the overwintering cost and gonad production and maturation. However, feeding on one individual lipid-rich copepod, such as *Calanus* spp. could provide enough energy to compensate metabolic costs of *T. inermis* for seven days (Huenerlage et al. 2015). Therefore, occasional feeding on few copepods by *Thysannoessa* spp. during winter probably compensate for its metabolic needs. However, due to its lowest accumulation of energy reserve lipids in the form of wax esters (Fig. 11), *T. raschii* should actively feed or/and reduce its metabolism to increase survival probability during winter (Huenerlage et al. 2015). As *T. raschii* gained higher amounts of the FATMs from bacteria during winter (Table S3), we suggest a probable feeding on detritus/bacteria/sediment as found elsewhere (Berkes 1976; Sargent and Falk-Petersen 1981). Rich saturated FAs of detritus and bacteria provide more energy than polyunsaturated FAs during  $\beta$ -oxidation (Langdon and Waldock 1981), as found for copepods in the St. Lawrence Estuary (Cabrol et al. 2015).

Our results strongly suggest that during winter food supply was low and thus potential competition was maximal. This supports other studies on feeding (Berkes 1976) and energy reserve utilization (Huenerlage & Buchholz 2013; Huenerlage et al. 2015). However, competition could be reduced by a differential capacity of starvation, different needs in food acquisition and differences of prey selectivity among the three krill species.



## 1.7 CONCLUSION

In this study, we have shown that trophic niche partitioning sustains the sympatric coexistence among adults of the three dominant northern krill species. The use of a multiple marker approach on both consumers and potential prey allowed to demonstrate for the first time that niche partitioning among krill species was due to a feeding guild specialization from spring to fall. Specialization in each krill species differed, as different prey items were selected as revealed by FA composition of the neutral lipid fraction and stable isotope analyses. This study highlighted that, especially in times of high potential competition due to limited resources from winter to spring, interspecific competition among krill species might not only be reduced by trophic niche segregation but also by different starvation capacity. The latter was highly dependent on species-specific energy reserve strategy, resulting in different feeding needs. Although more intensive winter surveys are needed to confirm this hypothesis, our study clearly showed that trophic niche separation is related to a seasonal trade-off among food preference, energy needs and prey availability. Moreover, diet analyses in relation to energy reserves highlighted the importance of zooplankton as potential prey over the year. Copepods could be more important than phytoplankton in energy reserve accumulation. This is particularly true for *M. norvegica* as energy lipids were directly correlated to copepod abundance over the year. *T. inermis* and *T. raschii* fed mostly on copepods during the spring bloom, probably to recover energy reserves. These detailed findings on key consumers and their prey covering several seasons are of great value to ecological understanding. This type of data should contribute to improve parameterization of individual-based models of separate krill stock dynamics and ecosystem-based food web models.

## **1.8 ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank our captains P. Joly and J.-F. St-Pierre for help in the field. Special thanks are extended to M. Babin for his help in fatty acid analysis and also C. Lafleur and P. Galbraith for sharing environmental data. We also thank the two anonymous reviewers for their precise and helpful comments and C. Hammer for revising the English language. JC was granted a two-year PhD scholarship from the Fond de Recherche Québec Nature et Technology (FRQNT). This research was financially supported by the strategic partnership grant (STPGP 447363) from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) awarded to GW, SP, RT, CN and MS. This is a contribution to the program of Québec–Océan (Groupe interinstitutionnel de recherche en océanographie du Québec).

## 1.9 SUPPLEMENTAL INFORMATION (CHAPITRE 1)

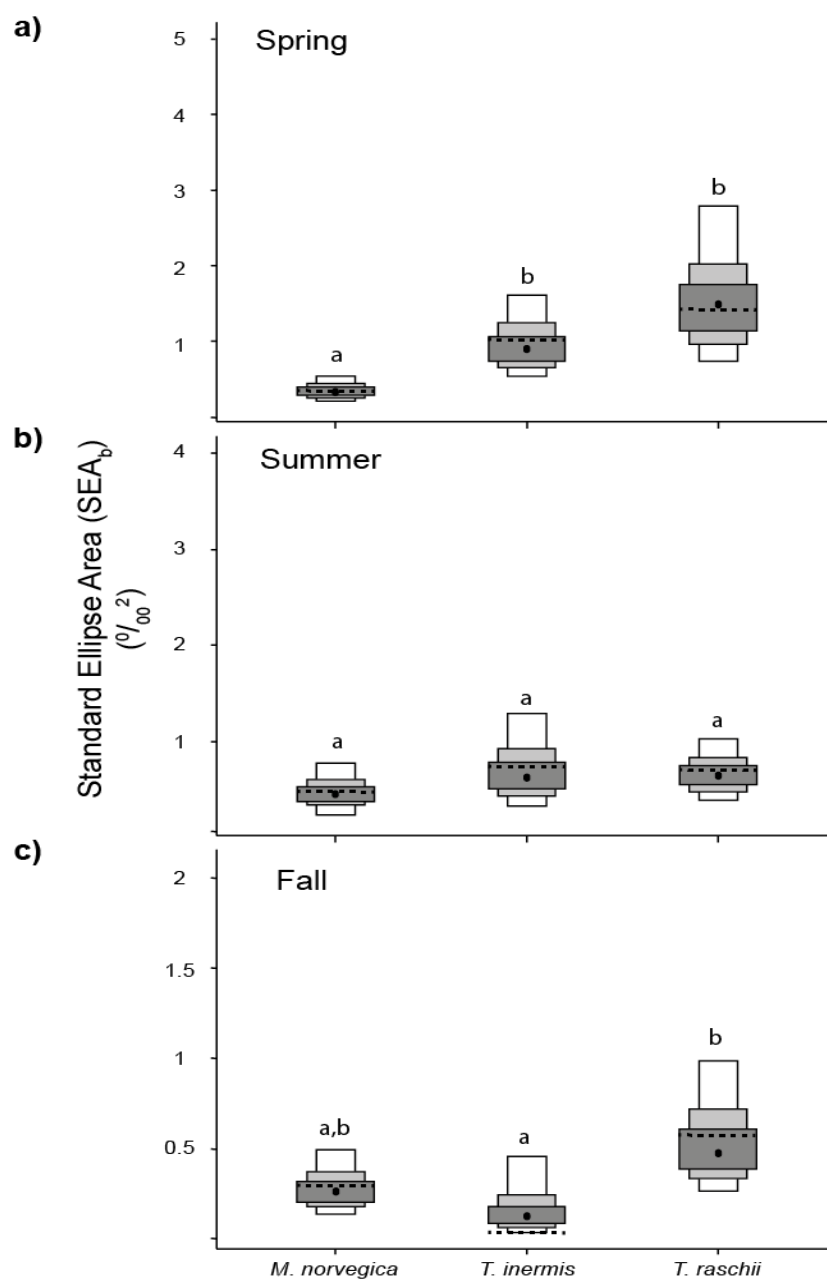


Figure 16 : Posterior estimates of the standard ellipse areas (SEA<sub>b</sub>) for the 3 species *M. norvegica*, *T. inermis* and *T. raschii* in spring (a), summer (b) and fall (c). Boxes represent the 95, 75 and 50% credible intervals in order of size, with the maximum likelihood estimate indicated by the black circles. Maximum likelihood estimate found for corresponding SEAc is indicated by the dotted black line.

Table 2 : Mean fatty acid composition of the neutral fatty acids of *M. norvegica* sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary (supplemental information).

		<i>M. norvegica</i>									
		n = 12	n = 12	n = 7	n = 4	n = 13	n = 5	n = 4	n = 3	n = 3	n = 3
		15 May	6 Jun.	23 Jun.	15 Jul.	5 Aug.	3 Sep.	30 Sep.	03 Nov.	15 Jan.	14 May
		2014					2015				
	14:0	3.26 ± 0.07	2.9 ± 0.06	3.4 ± 0.09	4.42 ± 0.09	4.36 ± 0.04	5.05 ± 0.12	5.85 ± 0.18	6.54 ± 0.19	5.04 ± 0.23	4.46 ± 0.17
i	15:0	0.34 ± 0.01	0.26 ± 0.02	0.41 ± 0.01	0.28 ± 0.01	0.64 ± 0.01	0.33 ± 0.01	0.24 ± 0.01	0.4 ± 0.01	0.24 ± 0.02	0.16 ± 0.01
ai	15:0	0.19 ± 0.01	0.18 ± 0.01	0.26 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.37 ± 0.01	0.14 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.18 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.03 ± 0.01
	15:0	0.44 ± 0.01	0.34 ± 0.02	0.49 ± 0.01	0.34 ± 0.03	0.69 ± 0.01	0.48 ± 0.02	0.45 ± 0.05	0.59 ± 0.05	0.4 ± 0.04	0.44 ± 0.05
	16:0	7.08 ± 0.27	5.75 ± 0.27	7.77 ± 0.73	8.04 ± 0.89	10.56 ± 0.52	12.19 ± 1.32	14.27 ± 1.42	15.92 ± 5.56	12.33 ± 0.73	9.17 ± 0.61
i	17:0	0.33 ± 0.01	0.25 ± 0.02	0.42 ± 0.01	0.17 ± 0.01	0.69 ± 0.02	0.38 ± 0.03	0.26 ± 0.03	0.36 ± 0.05	0.25 ± 0.04	0.13 ± 0.03
ai	17:0	0.31 ± 0.01	0.23 ± 0.03	0.4 ± 0.02	0.12 ± 0.03	0.52 ± 0.03	0.3 ± 0.04	0.2 ± 0.05	0.27 ± 0.12	0.16 ± 0.08	0.04 ± 0.05
	17:0	0.31 ± 0.02	0.19 ± 0.03	0.39 ± 0.02	0.12 ± 0.04	0.45 ± 0.01	0.27 ± 0.02	0.2 ± 0.04	0.22 ± 0.08	0.18 ± 0.07	0.13 ± 0.06
	18:0	1.32 ± 0.13	1.02 ± 0.06	1.66 ± 0.13	1.27 ± 0.26	2.63 ± 0.15	1.8 ± 0.27	1.78 ± 0.21	2.47 ± 0.66	1.16 ± 0.4	1.26 ± 0.14
	20:0	0.53 ± 0.01	0.42 ± 0.01	0.66 ± 0.1	0.33 ± 0.02	0.5 ± 0.01	0.29 ± 0.01	0.26 ± 0.01	0.3 ± 0.02	0.17 ± 0.04	0.16 ± 0.02
	16:1w7	4.99 ± 0.37	4.78 ± 0.11	7.39 ± 0.44	9.81 ± 0.21	7.71 ± 0.1	8.49 ± 0.19	8.37 ± 0.2	8.05 ± 0.35	8.13 ± 0.43	6.85 ± 0.4
	18:1w9	4.24 ± 0.48	3.71 ± 0.3	3.97 ± 0.34	3.99 ± 0.36	4.89 ± 0.25	3.95 ± 0.33	4.9 ± 0.86	4.57 ± 1.14	4.66 ± 0.9	3.9 ± 0.82
	18:1w7	2.96 ± 0.13	2.4 ± 0.11	3.02 ± 0.22	1.75 ± 0.22	4.22 ± 0.18	2.54 ± 0.11	2.52 ± 0.38	4 ± 0.98	2.18 ± 0.24	2.66 ± 0.15
	18:1w5	0.78 ± 0.02	0.65 ± 0.04	0.94 ± 0.02	0.86 ± 0.03	1.33 ± 0.02	1.34 ± 0.03	1.38 ± 0.06	0.42 ± 0.05	1.13 ± 0.07	0.64 ± 0.04
	Σ20:1	25.02 ± 0.51	25.12 ± 0.33	20.12 ± 0.68	16.07 ± 0.42	13 ± 0.39	10.53 ± 0.32	9.5 ± 0.32	10.27 ± 0.52	17.69 ± 1.09	17.4 ± 0.76
	Σ22:1	33.81 ± 0.37	38.63 ± 0.34	28.23 ± 0.59	24.93 ± 0.45	17.59 ± 0.38	18.27 ± 0.38	9.83 ± 0.5	7.93 ± 0.37	21.16 ± 0.77	23.51 ± 0.28
	24:1w9	0.11 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.11 ± 0.01	1.93 ± 0.36	0.03 ± 0.01	1.3 ± 0.93	1.47 ± 1.17	1.77 ± 1.19	1.24 ± 0.74	1.43 ± 0.56
	16:2w4	0.4 ± 0.01	0.36 ± 0.02	0.64 ± 0.01	0.82 ± 0.02	0.98 ± 0.01	0.81 ± 0.02	1.08 ± 0.01	0.95 ± 0.02	0.56 ± 0.04	0.6 ± 0.03
	16:3w4	0.23 ± 0.01	0.27 ± 0.02	0.56 ± 0.01	0.75 ± 0.01	0.82 ± 0.01	0.75 ± 0.01	1.28 ± 0.01	1.23 ± 0.01	0.36 ± 0.04	0.43 ± 0.03
	16:4w1	0.37 ± 0.01	0.42 ± 0.01	0.84 ± 0.01	1.49 ± 0.03	1.56 ± 0.01	1.28 ± 0.02	3.16 ± 0.02	3.3 ± 0.03	0.77 ± 0.13	0.61 ± 0.04
	18:2w6is	0.78 ± 0.11	0.62 ± 0.08	0.85 ± 0.08	0.53 ± 0.09	1.25 ± 0.08	0.7 ± 0.04	0.61 ± 0.03	0.68 ± 0.07	0.5 ± 0.12	0.73 ± 0.03
	18:4w3	0.57 ± 0.02	0.55 ± 0.05	1.09 ± 0.12	1.4 ± 0.04	1.49 ± 0.02	1.23 ± 0.04	2.3 ± 0.04	2.75 ± 0.08	1.18 ± 0.56	1.02 ± 0.15
	20:4w6	0.53 ± 0.08	0.41 ± 0.04	0.69 ± 0.05	0.59 ± 0.09	0.98 ± 0.04	0.71 ± 0.09	0.54 ± 0.04	0.61 ± 0.12	0.41 ± 0.27	0.79 ± 0.15
	20:5w3 (EPA)	4.21 ± 0.55	4.36 ± 0.45	7.43 ± 2.29	10.99 ± 1.81	12.21 ± 0.68	16.03 ± 1.09	14.27 ± 2.19	17.17 ± 4.5	10.97 ± 6.52	13.43 ± 1.42
	22:6w3 (DHA)	3.87 ± 0.74	3.41 ± 0.75	4.64 ± 1	5 ± 1.52	5.27 ± 0.99	6.92 ± 2.34	6.32 ± 1.13	6.02 ± 4.75	6.28 ± 2.85	6.67 ± 1.79
	ΣSFA	14.26 ± 0.37	11.76 ± 0.25	16.25 ± 0.78	15.18 ± 1.1	21.65 ± 0.64	21.35 ± 1.79	23.58 ± 1.69	27.4 ± 6.7	20.15 ± 1.14	16.12 ± 0.91
	ΣMUFA	72.29 ± 1.08	75.73 ± 0.37	64.26 ± 1.45	59.68 ± 0.9	49.41 ± 0.61	46.81 ± 0.57	38.35 ± 1.39	37.33 ± 2.87	56.55 ± 3.71	56.71 ± 0.73
	ΣPUFA	13.46 ± 1.04	12.52 ± 0.33	19.49 ± 1.92	25.14 ± 0.72	28.94 ± 0.55	31.84 ± 2.3	38.07 ± 2.74	35.27 ± 9.31	23.31 ± 4.45	27.17 ± 0.54
	TFA (µg.mg <sup>-1</sup> )	20.69 ± 0.36	30.14 ± 0.32	14.01 ± 0.3	11.89 ± 0.26	11.43 ± 0.2	12.47 ± 0.64	18.95 ± 0.85	15.39 ± 1.2	16.5 ± 0.69	10.88 ± 0.23

Fatty acids are expressed as % of total fatty acids (TFA). Total fatty acids are expressed in µg.mg<sup>-1</sup> wet weight of each krill species. Only fatty acids contributing >1% in at least one component or considered as trophic are reported. Mean±SE. i=iso; ai=ante- iso; Σ20:1 = 20:1n11 +20:1n9 + 20:1n7; Σ22:1 = 22:1n11+22:1n9+22:1n7+22:1n5. EPA = Eicosapentaenoic acid (20:5n3); DHA = Docosahexaenoic acid (22:6n3); SFA = saturated fatty acids; MUFA = monounsaturated fatty acids; PUFA = polyunsaturated fatty acids; TFA=total fatty acids

Table 3 : Mean fatty acid composition of the neutral fatty acids of *T. inermis* sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary (supplemental information).

		<i>T. inermis</i>						
		n = 4	n = 4	n = 4	n = 4	n = 3	n = 3	n = 4
		6 Jun.	23 Jun.	15 Jul.	5 Aug.	30 Sep.	03 Nov.	14 May
		2014						2015
	14:0	3.34 ± 0.07	4.08 ± 0.11	2.74 ± 0.17	3.47 ± 0.31	2.32 ± 0.07	3.63 ± 0.16	2.91 ± 1.07
i	15:0	0.03 ± 0.01	0.09 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.04 ± 0.02	0.06 ± 0.01	0.05 ± 0.06
ai	15:0	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
	15:0	0.2 ± 0.01	0.25 ± 0.02	0.16 ± 0.02	0.17 ± 0.02	0.14 ± 0.01	0.17 ± 0.01	0.13 ± 0.25
	16:0	18.41 ± 1.01	17.49 ± 2.66	17.49 ± 4.69	16.95 ± 4.56	15.05 ± 0.84	15.9 ± 1.85	12.77 ± 5.59
i	17:0	0.03 ± 0.02	0.13 ± 0.01	0.02 ± 0.02	0.06 ± 0.01	0.04 ± 0.01	NF	0.08 ± 0.14
ai	17:0	0.01 ± 0.01	0.09 ± 0.03	0.02 ± 0.04	0.04 ± 0.03	0.03 ± 0.04	NF	0.01 ± 0.37
	17:0	0.03 ± 0.02	0.1 ± 0.02	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	NF	0.06 ± 0.16
	18:0	3.13 ± 0.46	2.8 ± 0.76	3.05 ± 0.53	2.59 ± 0.52	2.56 ± 0.11	2.92 ± 0.28	2.56 ± 3.83
	20:0	0.12 ± 0.03	0.08 ± 0.01	0.14 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.11 ± 0.01	0.02 ± 0.06
	16:1w7	10.14 ± 0.13	15.57 ± 0.43	13.42 ± 0.6	15.09 ± 1.44	13.95 ± 0.47	11.25 ± 0.41	7.09 ± 2.2
	18:1w9	21.36 ± 0.87	17.75 ± 0.23	29.09 ± 0.6	27.65 ± 0.78	27.31 ± 0.22	31.17 ± 0.54	19.11 ± 4.63
	18:1w7	6.24 ± 0.98	6.64 ± 0.41	9.24 ± 0.81	12.73 ± 0.46	14.89 ± 0.17	8.84 ± 0.53	12.72 ± 4.51
	18:1w5	0.61 ± 0.04	0.48 ± 0.02	0.66 ± 0.02	0.76 ± 0.03	3.01 ± 0.03	0.79 ± 0.02	0.5 ± 0.1
	Σ20:1	1.17 ± 0.03	2.41 ± 0.28	1.45 ± 0.08	2.22 ± 0.14	2.86 ± 0.14	1.97 ± 0.06	2.03 ± 2.26
	Σ22:1	0.37 ± 0.08	0.86 ± 0.26	0.86 ± 0.13	1.79 ± 0.21	1.35 ± 0.14	1.31 ± 0.11	1.92 ± 0.55
	24:1w9	0.91 ± 0.24	0.57 ± 0.03	0.19 ± 0.34	0.23 ± 0.44	0.18 ± 0.31	0.42 ± 0.63	0.98 ± 1.16
	16:2w4	1.44 ± 0.07	1.47 ± 0.03	0.86 ± 0.03	0.9 ± 0.11	0.84 ± 0.01	0.75 ± 0.08	1.45 ± 0.06
	16:3w4	2.01 ± 0.04	1.61 ± 0.08	0.86 ± 0.06	0.81 ± 0.07	0.67 ± 0.04	0.64 ± 0.06	0.37 ± 0.05
	16:4w1	3.17 ± 0.07	2.42 ± 0.11	1.11 ± 0.13	0.9 ± 0.13	0.68 ± 0.11	1.01 ± 0.13	1.79 ± 0.06
	18:2w6is	0.27 ± 0.04	0.4 ± 0.04	0.47 ± 0.04	0.5 ± 0.05	0.41 ± 0.02	0.48 ± 0.02	0.37 ± 0.18
	18:4w3	2.38 ± 0.13	2.19 ± 0.56	1.22 ± 0.53	1.03 ± 0.46	0.8 ± 0.4	0.76 ± 0.26	0.7 ± 0.26
	20:4w6	0.35 ± 0.08	0.18 ± 0.04	0.32 ± 0.05	0.19 ± 0.11	0.09 ± 0.02	0.43 ± 0.08	0.55 ± 0.21
	20:5w3 (EPA)	19.29 ± 1.91	18.41 ± 4.01	13.81 ± 8.48	9.25 ± 9.54	10.21 ± 1.64	14.58 ± 3.78	24.4 ± 9.37
	22:6w3 (DHA)	3.41 ± 1.09	2.33 ± 0.21	1.29 ± 1.7	0.93 ± 1	0.9 ± 0.33	1.17 ± 1.48	5.8 ± 4.17
	ΣSFA	25.36 ± 1.44	25.14 ± 3.33	23.67 ± 5.04	23.45 ± 5.32	20.25 ± 0.81	22.78 ± 2.25	18.6 ± 2.33
	ΣMUFA	41.18 ± 1.72	44.62 ± 0.84	55.06 ± 1.8	60.67 ± 2.55	63.98 ± 1.08	55.9 ± 1.52	44.49 ± 13.21
	ΣPUFA	33.46 ± 2.49	30.24 ± 3.37	21.27 ± 6.76	15.88 ± 7.86	15.77 ± 1.02	21.32 ± 3.06	36.91 ± 14.11
	TFA (µg.mg <sup>-1</sup> )	5.57 ± 1.38	4.81 ± 1.53	14.37 ± 1.25	15.97 ± 1.1	15.37 ± 0.79	14.08 ± 8.21	6.81 ± 1.4

Fatty acids are expressed as % of total fatty acids (TFA). Total fatty acids are expressed in µg.mg<sup>-1</sup> wet weight of each krill species. Only fatty acids contributing >1% in at least one componentor considered as trophic are reported. Mean±SE. i=iso; ai=ante- iso; Σ20:1 = 20:1n11 +20:1n9 + 20:1n7; Σ22:1 = 22:1n11+22:1n9+22:1n7+22:1n5. EPA = Eicosapentaenoic acid (20:5n3); DHA = Docosaheaxaenoic acid (22:6n3); SFA = saturated fatty acids; MUFA = monounsaturated fatty acids; PUFA = polyunsaturated fatty acids; TFA=total

Table 4 : Mean fatty acid composition of the neutral fatty acids of *T. raschii* sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary (supplemental information).

		<i>Thysanoessa raschii</i>									
		n = 4	n = 5	n = 4	n = 6	n = 4	n = 4	n = 3	n = 4	n = 8	n = 4
		15 May	6 Jun.	23 Jun.	15 Jul.	5 Aug.	3 Sep.	30 Sep.	03 Nov.	15 Jan.	14 May
		2014								2015	
	14:0	5.93 ± 0.01	8.56 ± 0.08	8.34 ± 0.11	10.92 ± 0.16	10.97 ± 0.16	12.6 ± 0.16	12.9 ± 0.3	11.8 ± 0.13	11.63 ± 1.14	5.7 ± 0.13
i	15:0	0.13 ± 0.01	0.15 ± 0.01	0.12 ± 0.01	0.23 ± 0.01	0.22 ± 0.01	0.47 ± 0.03	0.26 ± 0.02	0.25 ± 0.01	0.37 ± 0.03	0.15 ± 0.03
ai	15:0	NF	0.08 ± 0.01	NF	0.07 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.12 ± 0.01	0.08 ± 0.01	NF	0.14 ± 0.01	0.04 ± 0.02
	15:0	0.42 ± 0.02	0.44 ± 0.03	0.42 ± 0.01	0.44 ± 0.03	0.37 ± 0.03	0.63 ± 0.03	0.45 ± 0.05	0.51 ± 0.01	0.65 ± 0.05	0.31 ± 0.04
	16:0	29.87 ± 0.42	28.53 ± 0.96	29.12 ± 0.75	30.89 ± 1.61	33.95 ± 1.02	30.71 ± 1.21	33.14 ± 3.38	38.17 ± 0.97	30.1 ± 1.96	23.11 ± 1.99
i	17:0	0.14 ± 0.01	0.07 ± 0.02	0.03 ± 0.01	0.17 ± 0.02	0.03 ± 0.01	0.16 ± 0.05	0.11 ± 0.03	0.05 ± 0.01	0.21 ± 0.02	0.17 ± 0.03
ai	17:0	0.03 ± 0.02	0.04 ± 0.02	NF	0.07 ± 0.03	0.02 ± 0.03	0.04 ± 0.02	0.08 ± 0.05	NF	0.15 ± 0.04	0.07 ± 0.03
	17:0	0.06 ± 0.03	0.1 ± 0.03	0.04 ± 0.01	0.09 ± 0.03	0.02 ± 0.02	0.08 ± 0.02	0.08 ± 0.03	0.13 ± 0.01	0.14 ± 0.04	0.07 ± 0.03
	18:0	2.8 ± 0.06	3.13 ± 0.97	3.63 ± 0.19	3.07 ± 0.1	3.07 ± 0.45	2.23 ± 0.26	2.3 ± 1.44	2.99 ± 0.29	2.27 ± 0.15	2.02 ± 0.26
	20:0	0.14 ± 0.01	0.19 ± 0.05	0.11 ± 0.02	0.03 ± 0.02	0.02 ± 0.03	0.1 ± 0.03	0.1 ± 0.04	0.08 ± 0.08	0.15 ± 0.03	0.15 ± 0.06
	16:1w7	8.55 ± 0.11	13.28 ± 0.12	14.86 ± 0.5	15.18 ± 0.46	13.94 ± 0.26	9.72 ± 0.17	11.92 ± 0.38	9.16 ± 0.22	10.46 ± 0.9	8.46 ± 0.42
	18:1w9	8.8 ± 0.36	8.13 ± 0.3	7.49 ± 0.29	7.4 ± 0.17	9.34 ± 0.08	8.9 ± 0.74	9.75 ± 0.2	8.66 ± 0.21	8.99 ± 0.71	6.92 ± 0.74
	18:1w7	5.98 ± 0.12	4.8 ± 0.38	6.95 ± 0.27	5.79 ± 0.09	5.82 ± 0.15	6.02 ± 0.36	4.97 ± 0.48	6.2 ± 0.09	5.60 ± 0.24	4.6 ± 0.71
	18:1w5	0.3 ± 0.02	1.33 ± 0.04	0.23 ± 0.02	0.38 ± 0.03	0.15 ± 0.04	0.23 ± 0.04	0.13 ± 0.05	0.32 ± 0.02	0.24 ± 0.02	1.16 ± 0.04
	Σ20:1	2.57 ± 0.17	2.46 ± 0.12	1.14 ± 2.08	1.52 ± 0.12	1.96 ± 0.28	1.91 ± 0.65	2.07 ± 0.31	2.09 ± 0.03	3.28 ± 0.28	2.12 ± 0.08
	Σ22:1	2.44 ± 0.15	2.05 ± 0.1	0.4 ± 0.08	1.35 ± 0.2	1.63 ± 0.34	1.66 ± 0.1	2.42 ± 0.9	0.97 ± 0.19	3.01 ± 0.17	2.95 ± 0.25
	24:1w9	0.45 ± 0.44	0.72 ± 0.78	0.65 ± 0.82	0.46 ± 0.3	0.09 ± 0.16	0.42 ± 0.75	0.33 ± 0.21	0.51 ± 0.71	0.96 ± 0.53	0.75 ± 0.48
	16:2w4	1.79 ± 0.05	1.7 ± 0.04	1.32 ± 0.05	1.63 ± 0.02	1.57 ± 0.02	1.36 ± 0.02	1.44 ± 0.05	1.21 ± 0.01	1.07 ± 0.09	1.13 ± 0.03
	16:3w4	1.09 ± 0.01	1.29 ± 0.03	1.25 ± 0.02	0.83 ± 0.02	1.02 ± 0.02	1.26 ± 0.02	1.36 ± 0.06	1.22 ± 0.01	1.11 ± 0.11	0.59 ± 0.01
	16:4w1	1.31 ± 0.03	1.44 ± 0.05	1.1 ± 0.02	0.76 ± 0.04	1.02 ± 0.03	1.3 ± 0.03	1.81 ± 0.05	2.32 ± 0.06	1.84 ± 0.29	0.9 ± 0.03
	18:2w6is	0.37 ± 0.11	0.42 ± 0.07	0.53 ± 0.01	0.42 ± 0.04	0.43 ± 0.06	0.51 ± 0.06	0.53 ± 0.1	0.51 ± 0.04	0.78 ± 0.12	0.58 ± 0.04
	18:4w3	1.18 ± 0.12	1.36 ± 0.17	1.32 ± 0.12	0.59 ± 0.25	0.69 ± 0.07	0.94 ± 0.11	1 ± 0.13	1.52 ± 0.08	1.81 ± 0.26	0.83 ± 0.13
	20:4w6	0.68 ± 0.1	0.46 ± 0.05	0.51 ± 0.06	0.3 ± 0.09	0.3 ± 0.06	0.52 ± 0.03	0.19 ± 0.07	0.41 ± 0.03	0.37 ± 0.12	0.66 ± 0.08
	20:5w3 (EPA)	17.42 ± 2.21	13 ± 1.56	15.03 ± 3.1	13.57 ± 2.46	10.55 ± 2.55	13.62 ± 3.43	9.99 ± 5.2	7.39 ± 2.41	9.68 ± 3.34	27.81 ± 2.88
	22:6w3 (DHA)	4.72 ± 2.08	3.44 ± 0.67	3.03 ± 0.89	1.95 ± 1.38	1.14 ± 0.6	2.1 ± 0.31	1.13 ± 0.77	1.46 ± 0.27	2.38 ± 2.21	6.38 ± 1.61
	ΣSFA	39.52 ± 0.47	41.28 ± 1.73	41.82 ± 0.79	46 ± 1.65	48.7 ± 1.59	47.16 ± 1.46	49.55 ± 4.94	53.96 ± 1.28	45.89 ± 3.13	31.8 ± 1.91
	ΣMUFA	29.72 ± 0.2	33.33 ± 0.85	31.94 ± 2.37	32.69 ± 0.73	33.39 ± 0.76	29.19 ± 2.19	31.83 ± 1.62	28.25 ± 0.93	32.92 ± 1.51	27.3 ± 1.37
	ΣPUFA	30.76 ± 0.67	25.39 ± 1.34	26.23 ± 3.04	21.31 ± 2.29	17.9 ± 2.3	23.65 ± 2.7	18.61 ± 5.65	17.79 ± 1.76	21.19 ± 4.5	40.9 ± 3.27
	TFA (µg.mg <sup>-1</sup> )	8.31 ± 0.96	4.38 ± 1.36	14.5 ± 3.19	19.87 ± 2.14	23.37 ± 1.55	21.34 ± 5.7	40.3 ± 1.42	4.9 ± 2.09	21.66 ± 1.74	22.57 ± 1.62

Fatty acids are expressed as % of total fatty acids (TFA). Total fatty acids are expressed in µg.mg<sup>-1</sup> wet weight of each krill species. Only fatty acids contributing >1% in at least one component or considered as trophic are reported. Mean±SE. i=iso; ai=ante- iso; Σ20:1 = 20:1n11 +20:1n9 + 20:1n7; Σ22:1 = 22:1n11+22:1n9+22:1n7+22:1n5. EPA = Eicosapentaenoic acid (20:5n3); DHA = Docosahexaenoic acid (22:6n3); SFA = saturated fatty acids; MUFA = monounsaturated fatty acids; PUFA = polyunsaturated fatty acids; TFA=total fatty acids; NF= not found

Table 5 : Mean fatty acid composition of the polar fatty acids of *M. norvegica* sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary (supplemental information).

	<i>M. norvegica</i>									
	<i>n</i> = 12 15 May	<i>n</i> = 12 6 Jun.	<i>n</i> = 9 23 Jun.	<i>n</i> = 5 15 Jul.	<i>n</i> = 13 5 Aug.	<i>n</i> = 5 3 Sep.	<i>n</i> = 4 30 Sep.	<i>n</i> = 4 03 Nov.	<i>n</i> = 3 15 Jan.	<i>n</i> = 3 14 May
	2014							2015		
14:0	1.16 ± 0.07	1.13 ± 0.06	1.07 ± 0.09	1.28 ± 0.09	0.96 ± 0.04	1.13 ± 0.12	1.3 ± 0.18	1.41 ± 0.19	1.55 ± 0.23	1.86 ± 0.17
16:0	16.32 ± 0.27	14.93 ± 0.27	17.31 ± 0.73	17.07 ± 0.89	18.56 ± 0.52	19.31 ± 1.32	21.73 ± 1.42	26.28 ± 5.56	19.83 ± 0.73	19.5 ± 0.61
18:0	1.43 ± 0.12	1.3 ± 0.06	1.75 ± 0.13	2.08 ± 0.26	1.84 ± 0.15	2.02 ± 0.27	2.03 ± 0.21	2.46 ± 0.66	2.07 ± 0.4	1.59 ± 0.14
20:0	0.07 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.19 ± 0.1	0.06 ± 0.02	0.1 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.09 ± 0.02	0.1 ± 0.04	0.02 ± 0.02
16:1w7	3.19 ± 0.37	2.97 ± 0.11	3.95 ± 0.44	3.17 ± 0.21	2.97 ± 0.1	2.4 ± 0.19	2.65 ± 0.2	2.88 ± 0.35	3.06 ± 0.43	3.45 ± 0.4
18:1w9	9.29 ± 0.48	9.64 ± 0.3	8.2 ± 0.34	5.57 ± 0.36	8.7 ± 0.25	5.62 ± 0.33	5.98 ± 0.86	6.99 ± 1.14	4.58 ± 0.9	6.2 ± 0.82
18:1w7	3.89 ± 0.13	3.91 ± 0.11	4.15 ± 0.22	3.58 ± 0.22	4.76 ± 0.18	3.25 ± 0.11	4.24 ± 0.38	4.62 ± 0.98	3.85 ± 0.24	3.53 ± 0.15
Σ20:1	8.78 ± 0.51	10.2 ± 0.33	6.95 ± 0.68	4.28 ± 0.42	5.72 ± 0.39	3.65 ± 0.32	3.63 ± 0.32	4.68 ± 0.52	3.82 ± 1.09	5.78 ± 0.76
Σ22:1	4.61 ± 0.37	5.79 ± 0.34	4.2 ± 0.59	1.8 ± 0.45	3.22 ± 0.38	1.29 ± 0.38	1.55 ± 0.5	2 ± 0.37	3.24 ± 0.77	3.8 ± 0.28
24:1w9	0.03 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.01 ± 0	5.15 ± 0.36	0.03 ± 0.01	3.81 ± 0.93	3.51 ± 1.17	2.86 ± 1.19	4.15 ± 0.74	5.18 ± 0.56
18:2w6is	1.81 ± 0.11	1.68 ± 0.08	1.35 ± 0.08	1.08 ± 0.09	1.53 ± 0.08	1.12 ± 0.04	0.97 ± 0.03	0.96 ± 0.07	0.75 ± 0.12	0.94 ± 0.03
18:4w3	0.24 ± 0.02	0.3 ± 0.05	0.66 ± 0.12	0.42 ± 0.04	0.41 ± 0.02	0.29 ± 0.04	0.45 ± 0.04	0.45 ± 0.08	0.95 ± 0.56	0.46 ± 0.15
20:4w6	1.29 ± 0.08	1.17 ± 0.04	1.06 ± 0.05	1.35 ± 0.09	1.11 ± 0.04	1.13 ± 0.09	1.07 ± 0.04	0.91 ± 0.12	1.02 ± 0.27	1.18 ± 0.15
20:5w3 (EPA)	15.34 ± 0.55	15.01 ± 0.45	17.31 ± 2.29	27.06 ± 1.81	21.69 ± 0.68	28.29 ± 1.09	26.72 ± 2.19	20.6 ± 4.5	30.2 ± 6.52	19.95 ± 1.42
22:6w3 (DHA)	27.12 ± 0.74	26.52 ± 0.75	26.28 ± 1	20.61 ± 1.52	22.89 ± 0.99	21.31 ± 2.34	19.1 ± 1.13	17.42 ± 4.75	16.28 ± 2.85	20.83 ± 1.79
ΣSFA	20 ± 0.37	18.29 ± 0.25	21.44 ± 0.78	21.65 ± 1.1	22.53 ± 0.64	23.91 ± 1.79	26.33 ± 1.69	31.75 ± 6.7	24.57 ± 1.14	24.19 ± 0.91
ΣMUFA	30.51 ± 1.08	33.23 ± 0.37	28.12 ± 1.45	24.1 ± 0.9	25.92 ± 0.61	20.59 ± 0.57	22.02 ± 1.39	24.5 ± 2.87	23.24 ± 3.71	28.71 ± 0.73
ΣPUFA	49.49 ± 1.04	48.48 ± 0.33	50.44 ± 1.92	54.25 ± 0.72	51.55 ± 0.55	55.49 ± 2.3	51.66 ± 2.74	43.76 ± 9.31	52.19 ± 4.45	47.1 ± 0.54
TFA (µg.mg <sup>-1</sup> )	2.67 ± 0.36	3.11 ± 0.32	2.78 ± 0.3	1.76 ± 0.26	3.16 ± 0.2	2.22 ± 0.64	2.33 ± 0.85	2.93 ± 1.2	2.19 ± 0.69	1.45 ± 0.23

Fatty acids are expressed as % of total fatty acids (TFA). Total fatty acids are expressed in µg.mg<sup>-1</sup> wet weight of each krill species. Only fatty acids contributing >1% in at least one component are reported. Mean + SE. Σ20:1 = 20:1n11 + 20:1n9 + 20:1n7; Σ22:1 = 22:1n11 + 22:1n9 + 22:1n7 + 22:1n5. EPA = Eicosapentaenoic acid (20:5n3); DHA = Docosahexaenoic acid (22:6n3); SFA = saturated fatty acids; MUFA = monounsaturated fatty acids; PUFA = polyunsaturated fatty acids; TFA = total fatty acids

Table 6 : Mean fatty acid composition of the polar fatty acids of *T. inermis* sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary (supplemental information).

	<i>T. inermis</i>						
	<i>n</i> = 4 6 Jun.	<i>n</i> = 5 23 Jun.	<i>n</i> = 4 15 Jul.	<i>n</i> = 4 5 Aug.	<i>n</i> = 3 30 Sep.	<i>n</i> = 4 03 Nov.	<i>n</i> = 4 14 May 2015
	2014						
14:0	0.88 ± 0.07	1.15 ± 0.11	1.58 ± 0.17	1.64 ± 0.31	1.19 ± 0.07	1.17 ± 0.16	1.81 ± 1.07
16:0	20.51 ± 1.01	21.9 ± 2.66	35.17 ± 4.69	32.05 ± 4.56	26.7 ± 0.84	25.35 ± 1.85	15.68 ± 5.59
18:0	3.5 ± 0.46	3.38 ± 0.76	5.89 ± 0.53	4.56 ± 0.52	4.42 ± 0.11	4.05 ± 0.28	6.09 ± 3.83
20:0	0.11 ± 0.03	0.08 ± 0.01	0.1 ± 0.01	0.09 ± 0.01	0.11 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.09 ± 0.06
16:1w7	2.69 ± 0.13	4.7 ± 0.43	6.37 ± 0.6	5.63 ± 1.44	4.48 ± 0.47	3.58 ± 0.41	4.11 ± 2.2
18:1w9	6.1 ± 0.87	4.27 ± 0.23	5.07 ± 0.6	4.57 ± 0.78	4.35 ± 0.22	4.01 ± 0.54	9.22 ± 4.63
18:1w7	5.69 ± 0.98	4.02 ± 0.41	5.83 ± 0.81	4.86 ± 0.46	4.5 ± 0.17	4.24 ± 0.53	9.51 ± 4.51
Σ20:1	0.75 ± 0.03	0.89 ± 0.28	0.66 ± 0.08	0.91 ± 0.14	0.75 ± 0.14	0.59 ± 0.06	3.54 ± 2.26
Σ22:1	0.22 ± 0.08	0.55 ± 0.26	0.6 ± 0.13	0.9 ± 0.21	0.62 ± 0.14	0.45 ± 0.11	0.99 ± 0.55
24:1w9	2.84 ± 0.24	1.92 ± 0.03	0.93 ± 0.34	1.3 ± 0.44	1.37 ± 0.31	1.52 ± 0.63	2.95 ± 1.16
18:2w6is	0.39 ± 0.04	0.36 ± 0.04	0.45 ± 0.04	0.56 ± 0.05	0.36 ± 0.02	0.45 ± 0.02	0.52 ± 0.18
18:4w3	2.49 ± 0.13	2.41 ± 0.56	2.92 ± 0.53	2.47 ± 0.46	2.13 ± 0.4	1.86 ± 0.26	0.95 ± 0.26
20:4w6	0.55 ± 0.08	0.41 ± 0.04	0.25 ± 0.05	0.39 ± 0.11	0.4 ± 0.02	0.5 ± 0.08	0.56 ± 0.21
20:5w3 (EPA)	37.52 ± 1.91	42.7 ± 4.01	23.42 ± 8.48	28.68 ± 9.54	38.77 ± 1.64	41.36 ± 3.78	28.12 ± 9.37
22:6w3 (DHA)	11.32 ± 1.09	7.49 ± 0.21	6.17 ± 1.7	7.28 ± 1	5.88 ± 0.33	7.37 ± 1.48	11.17 ± 4.17
ΣSFA	25.4 ± 1.44	27.03 ± 3.33	43.9 ± 5.04	38.92 ± 5.32	32.9 ± 0.81	31.03 ± 2.25	25.27 ± 2.33
ΣMUFA	18.55 ± 1.72	16.59 ± 0.84	19.71 ± 1.8	18.45 ± 2.55	16.3 ± 1.08	14.58 ± 1.52	30.89 ± 13.21
ΣPUFA	56.05 ± 2.49	56.38 ± 3.37	36.38 ± 6.76	42.63 ± 7.86	50.79 ± 1.02	54.39 ± 3.06	43.84 ± 14.11
TFA (µg.mg <sup>-1</sup> )	5.79 ± 1.38	7.33 ± 1.53	5.95 ± 1.25	7.62 ± 1.1	6.07 ± 0.79	17.2 ± 8.21	6.5 ± 1.4

Fatty acids are expressed as % of total fatty acids (TFA). Total fatty acids are expressed in µg.mg<sup>-1</sup> wet weight of each krill species. Only fatty acids contributing >1% in at least one component are reported. Mean + SE. Σ20:1 = 20:1n11 + 20:1n9 + 20:1n7; Σ22:1 = 22:1n11 + 22:1n9 + 22:1n7 + 22:1n5. EPA = Eicosapentaenoic acid (20:5n3); DHA = Docosahexaenoic acid (22:6n3); SFA = saturated fatty acids; MUFA = monounsaturated fatty acids; PUFA = polyunsaturated fatty acids; TFA = total fatty acids



Table 7 : Mean fatty acid composition of the polar fatty acids of *T. raschii* sampled between May 2014 and May 2015 in the St. Lawrence Estuary (supplemental information).

	<i>T. raschii</i>									
	<i>n</i> = 3 15 May	<i>n</i> = 5 6 Jun.	<i>n</i> = 4 23 Jun.	<i>n</i> = 4 15 Jul.	<i>n</i> = 4 5 Aug.	<i>n</i> = 4 3 Sep.	<i>n</i> = 3 30 Sep.	<i>n</i> = 4 03 Nov.	<i>n</i> = 8 15 Jan.	<i>n</i> = 4 14 May
	2014							2015		
14:0	0.7 ± 0.01	0.76 ± 0.08	0.73 ± 0.11	1.5 ± 0.16	1.23 ± 0.16	1.09 ± 0.16	1.54 ± 0.3	1.02 ± 0.13	2.21 ± 1.14	1.06 ± 0.13
16:0	14.8 ± 0.42	17.44 ± 0.96	17.42 ± 0.75	19.16 ± 1.61	21.87 ± 1.02	17.4 ± 1.21	22.37 ± 3.38	20.86 ± 0.97	21.42 ± 1.96	19.13 ± 1.99
18:0	1.8 ± 0.06	3.81 ± 0.97	2.66 ± 0.19	3.1 ± 0.1	4.26 ± 0.45	2.87 ± 0.26	4.03 ± 1.44	3.06 ± 0.29	2.31 ± 0.15	2.57 ± 0.26
20:0	0.1 ± 0.01	0.06 ± 0.05	0.07 ± 0.02	0.09 ± 0.02	0.12 ± 0.03	0.2 ± 0.03	0.2 ± 0.04	0.23 ± 0.08	0.19 ± 0.03	0.09 ± 0.06
16:1w7	1.75 ± 0.11	2.43 ± 0.12	3.8 ± 0.5	3.52 ± 0.46	3.29 ± 0.26	1.99 ± 0.17	2.8 ± 0.38	2.5 ± 0.22	3.21 ± 0.9	2.18 ± 0.42
18:1w9	4.19 ± 0.36	3.89 ± 0.3	4.01 ± 0.29	3.28 ± 0.17	3.21 ± 0.08	3.27 ± 0.74	3.3 ± 0.2	3.67 ± 0.21	4.94 ± 0.71	4.8 ± 0.74
18:1w7	4.62 ± 0.12	5.43 ± 0.38	5.99 ± 0.27	5.02 ± 0.09	5.44 ± 0.15	4.64 ± 0.36	5 ± 0.48	5.32 ± 0.09	4.81 ± 0.24	5.84 ± 0.71
Σ20:1	1.43 ± 0.17	1.13 ± 0.12	2.73 ± 2.08	0.98 ± 0.12	1.33 ± 0.28	1.87 ± 0.65	1.87 ± 0.31	1.46 ± 0.03	2.37 ± 0.28	1.48 ± 0.08
Σ22:1	0.42 ± 0.15	0.39 ± 0.1	0.45 ± 0.08	0.76 ± 0.2	1.28 ± 0.34	1.23 ± 0.1	2.16 ± 0.9	1.11 ± 0.19	1.78 ± 0.17	0.71 ± 0.25
24:1w9	4.4 ± 0.44	2.86 ± 0.78	2.46 ± 0.82	2.77 ± 0.3	1.92 ± 0.16	2.23 ± 0.75	2.55 ± 0.21	2.12 ± 0.71	3.72 ± 0.53	3.65 ± 0.48
18:2w6is	0.59 ± 0.11	0.47 ± 0.07	0.43 ± 0.01	0.51 ± 0.04	0.5 ± 0.06	0.74 ± 0.06	0.66 ± 0.1	0.47 ± 0.04	0.88 ± 0.12	0.64 ± 0.04
18:4w3	1.01 ± 0.12	1.49 ± 0.17	1.28 ± 0.12	0.67 ± 0.25	1.04 ± 0.07	1.09 ± 0.11	1.53 ± 0.13	2.87 ± 0.08	1.64 ± 0.26	0.79 ± 0.13
20:4w6	0.65 ± 0.1	0.56 ± 0.05	0.51 ± 0.06	0.61 ± 0.09	0.52 ± 0.06	0.64 ± 0.03	0.59 ± 0.07	0.48 ± 0.03	0.94 ± 0.12	0.76 ± 0.08
20:5w3 (EPA)	41.52 ± 2.21	40.24 ± 1.56	40.98 ± 3.1	43.88 ± 2.46	43.48 ± 2.55	42.28 ± 3.43	38.7 ± 5.2	40.37 ± 2.41	29.88 ± 3.34	37.59 ± 2.88
22:6w3 (DHA)	18 ± 2.08	14.9 ± 0.67	13.09 ± 0.89	10.61 ± 1.38	7.21 ± 0.6	12.37 ± 0.31	8.95 ± 0.77	10.54 ± 0.27	14.61 ± 2.21	13.44 ± 1.61
ΣSFA	17.94 ± 0.47	22.59 ± 1.73	21.26 ± 0.79	24.55 ± 1.65	27.96 ± 1.59	22.56 ± 1.46	28.69 ± 4.94	25.68 ± 1.28	27.21 ± 3.13	23.75 ± 1.91
ΣMUFA	17.23 ± 0.2	16.51 ± 0.85	19.68 ± 2.37	16.64 ± 0.73	16.75 ± 0.76	15.68 ± 2.19	17.99 ± 1.62	16.45 ± 0.93	21.18 ± 1.51	19.06 ± 1.37
ΣPUFA	64.83 ± 0.67	60.9 ± 1.34	59.06 ± 3.04	58.81 ± 2.29	55.29 ± 2.3	61.75 ± 2.7	53.33 ± 5.65	57.87 ± 1.76	51.61 ± 4.5	57.19 ± 3.27
TFA (µg.mg <sup>-1</sup> )	10.31 ± 0.96	6.71 ± 1.36	9.66 ± 3.19	8.64 ± 2.14	7.3 ± 1.55	14.12 ± 5.7	5.56 ± 1.42	14.99 ± 2.09	9.87 ± 1.74	4.24 ± 1.62

Fatty acids are expressed as % of total fatty acids (TFA). Total fatty acids are expressed in µg.mg<sup>-1</sup> wet weight of each krill species. Only fatty acids contributing >1% in at least one component are reported. Mean + SE. Σ20:1 = 20:1n11 + 20:1n9 + 20:1n7; Σ22:1 = 22:1n11 + 22:1n9 + 22:1n7 + 22:1n5. EPA = Eicosapentaenoic acid (20:5n3); DHA = Docosahexaenoic acid (22:6n3); SFA = saturated fatty acids; MUFA = monounsaturated fatty acids; PUFA = polyunsaturated fatty acids; TFA = total fatty acids



**CHAPITRE 2**  
**SEASONAL AND LARGE-SCALE SPATIAL VARIABILITY OF THE ENERGY  
RESERVES AND THE FEEDING SELECTIVITY OF MEGANYCTIPHANES  
NORVEGICA AND THYSANOESSA INERMIS IN A SUBARCTIC  
ENVIRONMENT**

**Authors :**

Jory Cabrol<sup>1</sup>; Jean-Bruno Nadalini<sup>1</sup>; Réjean Tremblay<sup>1</sup>; Peter S. Galbraith<sup>2</sup>; Christian Nozais<sup>3</sup>; Michel Starr<sup>2</sup>; Stéphane Plourde<sup>2</sup>; Gesche Winkler<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institut des sciences de la mer de Rimouski, université du Québec à Rimouski - Québec-Océan, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

<sup>2</sup>Institut Maurice-Lamontagne, Pêche et Océan Canada, Mont-Joli, QC, G5H 3Z4, Canada

<sup>3</sup>Département de biologie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

**In revision to Progress in oceanography in March 2019**

## 2.1 ABSTRACT

Krill, as forage species, play a pivotal role in marine food webs by linking lower to upper trophic levels. However, processes affecting their physiological condition and their feeding selectivity remain not well known. Here, we hypothesize that important spatial fluctuations of environmental conditions in a subarctic region affect the variation in the energy reserve content and feeding strategies of krill. To test this hypothesis, we assessed the fatty acid content and composition of two dominant northern krill species *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa inermis* on a seasonal basis over more than 1000 km and for the first time during the ice-covered winter in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (eastern Canada). *M. norvegica* exhibited large spatial variation of its energy reserve lipids, which were similar to seasonal variations found in a previous study in the same environment. In contrast, lipid content of *T. inermis* are apparently much less affected by the spatial variation of environmental conditions, but showed high seasonal variability. Feeding preferences assessed using fatty acid trophic markers highlighted that the zooplankton standing stock could be more important than phytoplankton to fulfill the metabolic requirements of these krill species and to build lipid energy reserves. In addition, diet comparison between both species highlights that trophic niche partitioning is present in the Gulf of St. Lawrence, however, modulated by spatial differences in food supply and oceanographic conditions.

### **Keywords:**

Estuary and Gulf of St. Lawrence, Canada; krill; physiological condition; feeding selectivity; *Meganyctiphanes norvegica*; *Thysanoessa inermis*; fatty acids

## 2.2 RÉSUMÉ

En tant qu'espèce fourragère, le krill joue un rôle central dans les réseaux trophiques marins en servant de lien entre les producteurs primaires et secondaires, et les niveaux trophiques supérieurs. Cependant, les processus affectant leur physiologie et leur comportement trophique restent encore très mal connus. Ici nous émettons l'hypothèse que l'importante hétérogénéité spatiale des conditions environnementales présente dans les régions subarctiques affecte le contenu énergétique et le comportement trophique du krill. Pour tester cette hypothèse, nous avons évalué le contenu et la composition en acide gras de deux espèces dominantes de krill, soient *Meganyctiphanes norvegica* et *Thysanoessa inermis* sur une base saisonnière, pour la première fois en présence d'un couvert de glace, sur plus de 1000 km de gradient dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. Nos résultats ont montré que les réserves énergétiques lipidiques de *M. norvegica* montraient de larges variations spatiales, qui se sont avérées être similaires en termes d'intensité aux variations saisonnières. En revanche, le contenu lipidique de *T. inermis* semblait peu affecté par les variations spatiales des conditions environnementales, mais montrait de fortes variations dues à la saisonnalité. L'utilisation des acides gras a également permis de mettre en évidence l'importance du zooplancton en tant que sources de nourriture, comparativement au phytoplancton, pour combler les besoins métaboliques des individus et accumuler des réserves énergétiques lipidiques. Enfin, la comparaison de leur alimentation respective a permis de confirmer à plus large échelle la présence d'une ségrégation de leur niche trophique qui semble cependant influencée par la disponibilité des ressources et les variations des conditions océanographiques dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent.

### **Mots clés :**

Estuaire et golfe du Saint-Laurent, Canada ; Krill ; Condition physiologique ; Comportement trophique ; *Meganyctiphanes norvegica* ; *Thysanoessa inermis* ; Acides gras

## 2.3 INTRODUCTION

Krill, including different genera and species, is a key component in many marine pelagic ecosystems (Mauchline, 1980). However, more in-depth knowledge of the feeding ecology is still lacking. This is especially the case for northern krill species, limiting our ability to model and thus identify their “role” in the context of changing Subarctic and Arctic environments (e.g., Benkort et al., 2019). Three species mostly dominate northern krill communities are, i.e. *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa inermis* and *Thysanoessa raschii*, that coexist in sympatry in subarctic regions (Einarsson, 1945; Plourde et al., 2014; Silva et al., 2017). These species have a key role in the energy flux by feeding on phytoplankton and zooplankton (e.g., Falk-Petersen et al., 2000; Agersted & Nielsen, 2016; Cabrol et al., 2019), and being preyed upon by many fish and marine mammal species (Savenkoff et al., 2013). Although they share a similar ecological role as forage species (Savenkoff et al., 2013), *M. norvegica* and *T. inermis* show large ecological and physiological differences (e.g., Falk-Petersen et al., 2000). *M. norvegica* is a temperate/boreal species, whereas *T. inermis* is a species associated with the Arctic (Falk-Petersen et al., 2000; Hünnerlage et al., 2015). From an autecological and ecophysiological point of view, these differences express two distinct energetic strategies to cope with seasonal changes, especially in periods of low food supply (Falk-Petersen et al., 2000; Cabrol et al., 2019). *M. norvegica* accumulates only little lipid reserves, these being positively correlated to zooplankton abundances, and feeds actively during winter, while *T. inermis* stores large amounts of lipids from spring to summer that are depleted throughout the winter. Moreover, both species differ in feeding behaviour. Cabrol et al. (2019) have shown that *M. norvegica* and *T. inermis* feed selectively on different prey items rather than being purely opportunistic as hitherto suggested, thus resulting into niche partitioning. Transposing these differences among species and seasons to an extended spatial scale, one would expect variations in energy content and feeding strategies of these krill species due to spatiotemporal variations in environmental conditions. This is tested here for the Estuary and Gulf of St. Lawrence

(EGSL). The EGSL is a vast subarctic marginal sea, characterized by highly variable oceanographic conditions, generating marked spatial and seasonal heterogeneity in marine production. Spatio-temporal variability in primary and secondary productivity is mainly due to regional differences in sea-ice distribution, freshwater runoff and estuarine circulation (Zakardjian et al., 2000; Le Fouest et al., 2005; Maps et al., 2011). As a result, the EGSL exhibits large longitudinal gradients in food quantity and quality available for each krill species, which also varies seasonally. Relative to the effect of the seasonality (e.g. Falk-Petersen et al., 2000; Cabrol et al., 2019 and references therein), little is known about the effect of spatial variations in environmental conditions on the physiological condition and selectivity of krill in the North Atlantic.

Therefore, this study aims to quantify spatiotemporal variations of body condition and feeding selectivity of *M.* We hypothesize that i) the temperate species *M. norvegica*, which relies on its feeding capacities rather than its lipid reserves to face environmental variability, could be affected by spatial variability, as compared to the Arctic species *T. inermis*, which accumulates large lipid reserves independently of food abundance; and that ii) both species adapt their diets to the ambient food availability, however, keeping trophic overlap minimal. Lipid reserves of krill are stored as neutral lipids, mostly composed of fatty acids (FA) (Saether et al., 1986; Cabrol et al., 2019), that can be quickly metabolized for short-term energy requirements (Lee et al., 2006). In the present study, the physiological conditions of both krill species were evaluated by measuring the concentration of total fatty acids (TFAs). These were taken as a proxy of lipid energy reserves (Fraser et al., 1989) and have already been successfully used to follow short-term variations of the physiological conditions on crustacean species (e.g., Antonio & Richoux, 2014; Cabrol et al., 2015). To explore potential changes in the feeding selectivity of each krill species, we characterized diets using the composition of fatty acid trophic markers (FATM) in the neutral lipids fraction, representing recent feeding events (see the review of Dalsgaard et al., 2003). The results will fill a gap in krill ecology (Benkort et al., 2019) and will substantiate individual- and ecosystem-based models, aiming at improving krill production dynamics at different spatial and temporal scales.

### 2.3.1 Field sampling

Three surveys took place across the EGSL in autumn 2014 (17-28 October 2014 ; CCGS Hudson), spring 2015 (1-30 June 2015; CCGS Teleost) and winter 2016, when sea ice was present (1-14 March 2016; icebreaker CCGS Martha-Black) (Fig. 17). Overall, all regions were sampled during each cruise where krill was potentially present (Estuary, Anticosti, NE Gulf and Cabot Strait, Fig. 17), according to recent physical (Galbraith et al., 2017) and biological (Devine et al., 2017) state of the ocean monitoring program reports.

Krill were obtained by short (<10 min) oblique tows from the bottom (~10 m above the seabed) to the surface, except during the winter where both oblique and vertical tows were performed due to the presence of sea ice, using a 1 m diameter ring net, equipped

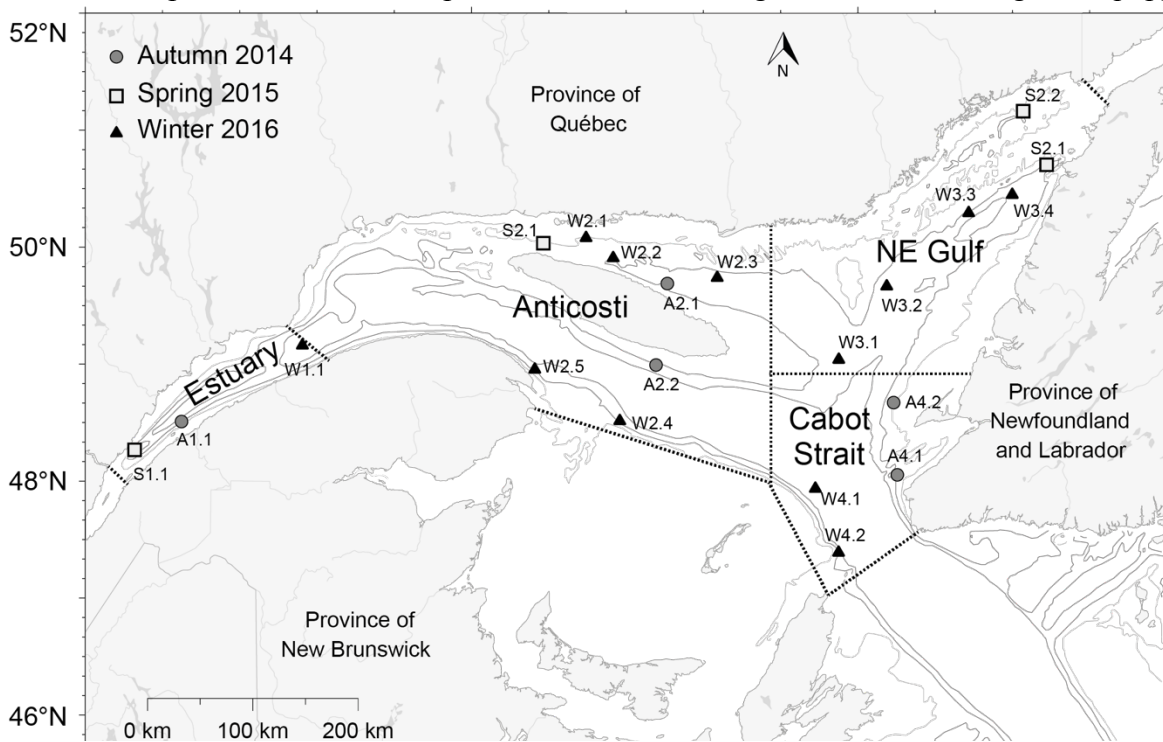


Figure 17 : Sampling stations during the autumn 2014 (grey circle), spring 2015 (white square) and winter 2016 (black triangle). Dotted lines represent identified regions considered in this study (Estuary; Anticosti Island; NE Gulf and Cabot Strait).

with a mesh size of 303  $\mu\text{m}$  and a strobe light. The catch was immediately brought into 12 L coolers filled with pre-filtered seawater at 0.2  $\mu\text{m}$ . Then, the krill specimens were quickly



sorted (<5 min) and the species were determined using a stereomicroscope and individually frozen and stored at -80 °C for lipid analyses (<1 year). To limit the variability due to ontogenic stages or breeding conditions, we selected only non-sexually active adults without ripe ovaries or spermatophores (see detailed information on krill weight in Fig. 23 of the supplementary inf.).

Water mass properties and potential food availability were determined according to protocols used for the Atlantic Zone Monitoring Program (see details in Devine et al., 2017 and Galbraith et al., 2017). Briefly, this protocol included a CTD (Seabird SBE 911plus in spring and autumn and Seabird SBE 19plus in winter) profile from the surface to bottom, water sampling for chlorophyll a determination (except during winter) with 12 L Niskin bottles, taken in the first 100 m (surface, 10, 25, 50, 100 m) and integrated zooplankton samples from the bottom to the surface using a ring net (0.75 m diameter, 202 µm mesh). Sea-surface temperature (SST) obtained from satellite image composites (averaged over one month), was used to determine temperature variations within and between regions. Mean weekly sea-ice volume is estimated from three gridded databases of ice cover and ice categories obtained from the Canadian Ice Service (CIS: approximately 1 km resolution). Although mesozooplankton was identified to the lowest taxonomic level, potential copepod preys were pooled into three categories, according to the fatty acids trophic markers resolution (Cabrol et al., 2019). Copepods were separated in 1) *Calanus* spp., which include *Calanus hyperboreus*, *Calanus glacialis* and *Calanus finmarchicus*; 2) *Pseudocalanus* spp. mostly represented by *Pseudocalanus minutus*; and in 3) “other copepods”.

### **2.3.2 Wet weight determination and biochemical analyses**

At each station three to nine adults of each krill species, *M. norvegica* and *T. inermis*, were selected, depending on krill availability. When more than nine adults of krill were available, individuals were randomly selected, after generating a randomized sequence using the random R function (R Core Team, 2017). However, when fewer than nine

individuals were caught during sampling. All available individuals were used pending criteria on stage (adults only) and absence of reproductive structures. Individuals were thawed on ice, gently rinsed with pre-filtered seawater (0.2  $\mu\text{m}$ ) to remove remaining particles (e.g., phytoplankton) and excess of water was eliminated before wet mass determination. Thereafter, entire individuals were immediately used for FA analyses.

FA content and composition were analyzed as described in detail in Cabrol et al. (2015; 2019). Briefly, lipids from whole individuals were extracted by grinding, using a modified Folch procedure (Chen et al., 1981). Neutral (e.g., wax esters, triacylglycerol, free FAs, and sterols) and polar fractions (e.g., phospholipids) were separated on a silicate gel (Marty et al., 1992). Only neutral FAs were used in this study since they provide a reliable indication of the food ingested in the preceding days or weeks and serve as proxy of the physiological condition (Fraser et al., 1989). Fatty acid methyl esters (FAME) were obtained by direct transesterification (Lepage & Roy, 1984) and purified to remove free sterols (Cabrol et al., 2015). FAMES were separated using an Omegawax 250 (Supelco) capillary column. They were determined using a full scan mode (ionic range: 50–650  $m/z$ ) on a Polaris Q ion trap, coupled to a multichannel gas chromatograph “Trace GC ultra” (Thermo Scientific) and a mass detector model ITQ900 (Thermo Scientific). FAME were identified and quantified using known standards (Supelco 37 component FAME mix and menhaden oil; Supelco) or according to their mass spectra for peaks not related to a known standard with Xcalibur v.3.1 software. Particular emphasis was placed on trophic FAs. The physiological condition was determined by measuring the concentration of TFA that was calculated as the sum of all FAs found in the neutral lipid fraction.

### **2.3.3 Fatty acid trophic markers**

FATM considered in this study were divided into four groups according to Cabrol et al. (2019): (i) markers associated to phytoplankton: 20:5n3 for diatoms (eicosapentaenoic acid = EPA; Budge & Parrish, 1998; Dalsgaard et al., 2003) and 22:6n3 for dinoflagellates (docosahexaenoic acid = DHA; Kharlamenko et al., 2001; Dalsgaard et

al., 2003); (ii) markers for phytal detrital matter: classically 18:2n6 and 18:3n3 (Budge & Parrish, 1998); (iii) bacteria marked by the sum of the branched FAs (15:0iso, 15:0anteiso, 16:0iso, 17:0iso and C17:0anteiso) and saturated FA such as 15:0 and 17:0 (O'Leary, 1962); (iv) markers for copepods: the sum of 20:1 and 22:1 isomers (n11; n9; n7 and n5) for calanoid copepods (dominant in *Calanus* spp.; Fraser et al., 1989) and 18:1n9 for *Pseudocalanus* spp. (Fraser et al., 1989). However, 18:1n9 has to be used with caution, since some zooplankton species are capable of synthesizing this FA de novo (Dalsgaard et al., 2003). Specific FA ratios were also calculated to obtain better insights in diet differentiation between krill species and among regions. The EPA/DHA ratio was calculated to differentiate diets mostly composed of diatoms or dinoflagellates (Graeve et al., 1994; Auel et al., 2002). The  $(\Sigma 20:1 + \Sigma 22:1 + 18:1n9) / (EPA + DHA)$  ratio, named hereafter  $\Sigma$ zooplankton/ $\Sigma$ phytoplankton, characterize carnivory versus herbivory, and the  $18:1n9 / (\Sigma 20:1 + \Sigma 22:1)$  ratio differentiates selectivity between *Pseudocalanus* spp. and *Calanus* spp. (Cabrol et al., 2019).

### 2.3.4 Data analyses

To test potential differences among variables, a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA), designed as ANOVA (Anderson et al., 2008), was applied using PRIMER® version 7.0.13 (Clarke & Gorley, 2015) with PERMANOVA (Anderson et al., 2008). The PERMANOVA approach was chosen as it allows analyses of variance in presence of unbalanced design and does not account for the normality assumption (Anderson and Walsh, 2013). In cases of significant test results (PERMANOVA), post hoc tests (multiple pairwise comparisons) were carried out to identify differences among levels within factors.

To explore how the physiological condition varied spatially in the EGSL one-way PERMANOVAs were applied on TFA (in  $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}\text{WW}$ ) among regions, with stations as replicates, based on an Euclidian distance matrix of each season and species. Similarly, one-way PERMANOVAs were also performed on each FATM to find potential differences

in diets and on copepod abundance as well as its composition to explore potential changes in food availability among regions. All PERMANOVAs were conducted under a reduced model on raw data, using 9999 permutations and partial sums of squares (type III). In addition, Monte-Carlo random draw probability ( $P_{(MC)}$ ) has been used due to small sample size (Anderson & Robinson 2003).

To assess whether the variability of the physiological condition or the feeding selectivity among regions was significantly different between seasons, the homogeneity of the dispersion was tested using permutational analysis of multidimensional dispersion routine (PERMDISP) included in PRIMER® (Anderson et al., 2008). The PERMDISP analyses were based on an untransformed Euclidian matrix, using a deviation from centroid and 9999 permutations. Pairwise multiple comparisons were performed using the PRIMER® routine, to assess differences among levels within factors.

## **2.4 RESULTS**

### **2.4.1 Characterization of environmental conditions**

Environmental conditions differed among regions and seasons. In autumn 2014, SST was higher in the Cabot Strait and the NE Gulf areas, as compared to the Estuary and Anticosti regions (Fig. 18a; Galbraith et al., 2017). In contrast, in spring 2015 an opposite pattern was observed due to the freshwater runoff (Fig. 18b). During winter 2016, the EGSL was covered by near-frozen water and sea ice, except for Cabot Strait (Fig. 18c, f). Therefore, the maximum of sea-ice cover observed in the EGSL in 2016 occurred during the middle of our survey on March 7 (Fig. 18e). The overall phytoplankton standing stock was low in the

EGSL during autumn 2014, except in the Estuary and close to Newfoundland (NE Gulf; Fig. 18d). In contrast, in spring almost all regions showed high Chl *a* concentrations (Fig. 18e).

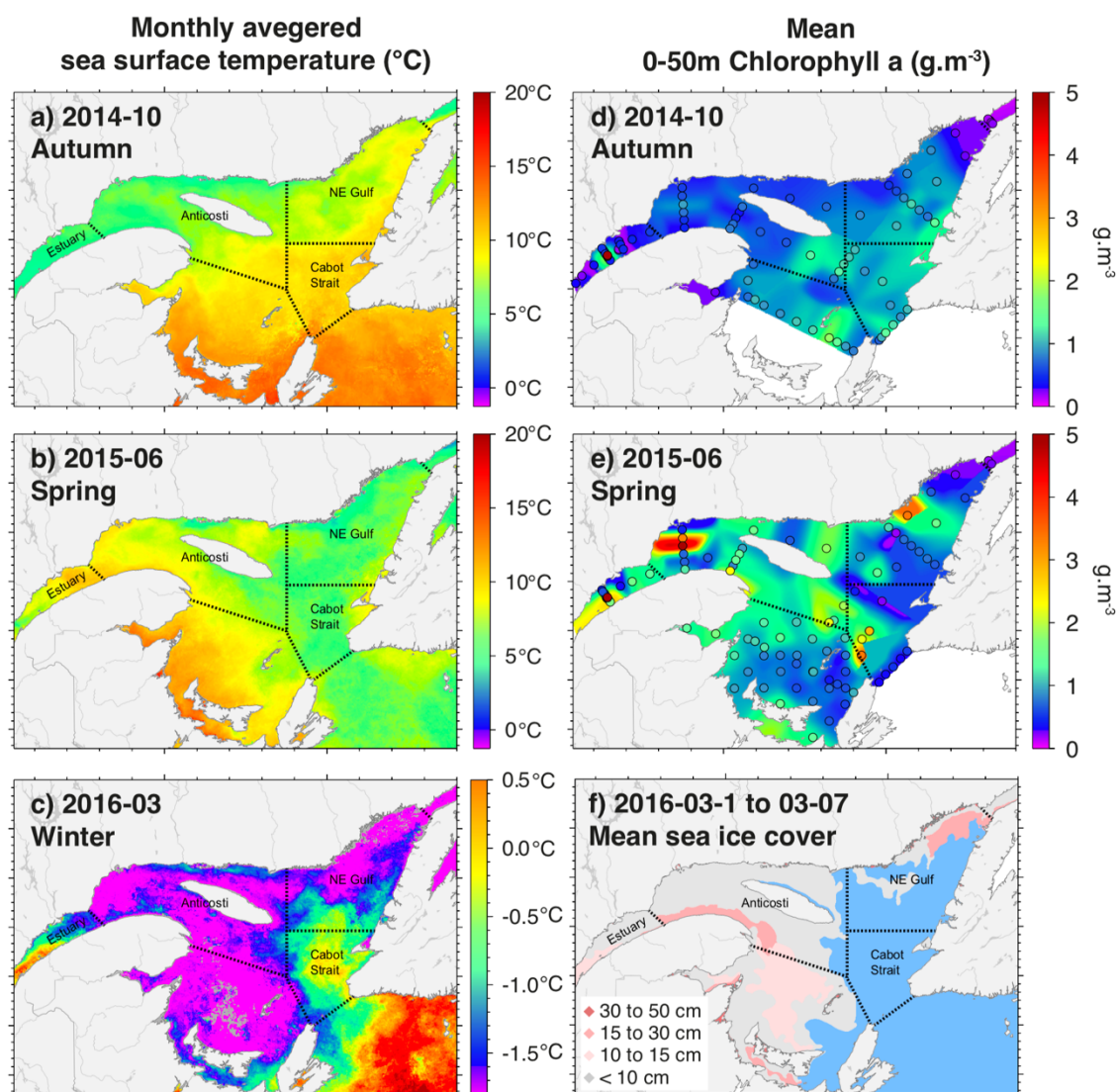


Figure 18 : Monthly averaged sea surface temperature (°C; a,b,c) and mean chlorophyll *a* (mg.m<sup>-2</sup>; d,e) integrated from 0 to 50m found during our survey in autumn 2014 (October; a,d), spring 2015 (June; b,e) and winter 2016 (March; c) and mean weekly sea-ice cover (f). Circles represent sampled stations and dotted lines represent identified regions considered in this study.

Total copepod abundances were not significantly different among regions for each season (Fig. 19). The lack of differences could be directly related to the presence of very large variations among stations within each region, which might be related to the occurrence

of zooplankton patches. However, we found that *Pseudocalanus* spp. was significantly more abundant (almost three times higher;  $P_{(MC)} < 0.01$ ) in the Cabot Strait in winter, as compared to the rest of the EGSL (Fig. 19c).

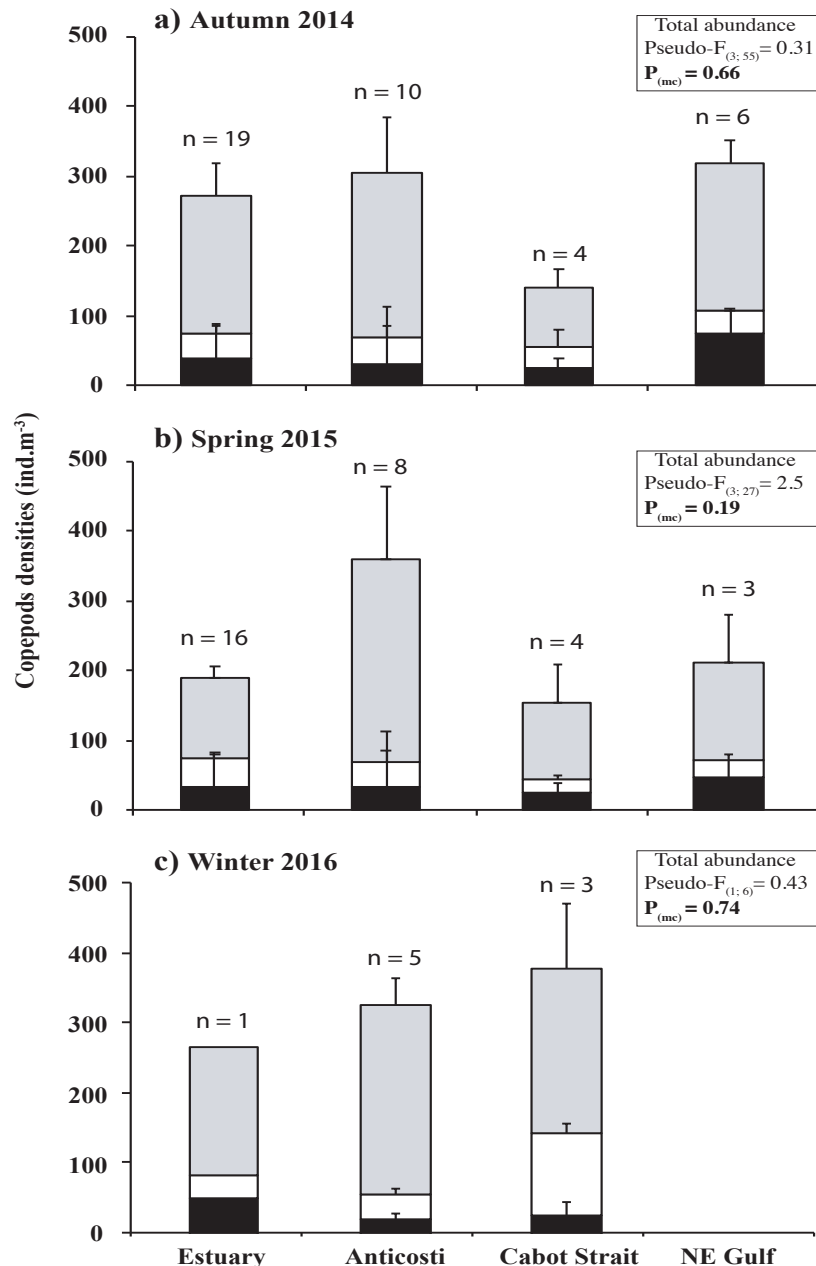


Figure 19 : Spatial variability of total copepods densities (ind.m<sup>-3</sup>) with the detailed proportion (% of total abundance) of *Calanus* spp. (black), *Pseudocalanus* spp. (white) and the sum of all other copepods (grey) found in each region in autumn 2014 (a), spring 2015 (b) and winter 2016 (c). Mean  $\pm$  standard errors.

#### 2.4.2 Physiological condition of krill

The physiological condition (concentration of TFAs) varied significantly among regions for *M. norvegica* (Fig. 20), but not for *T. inermis* (Fig. 21). TFA concentrations of *M. norvegica* showed different spatial patterns in autumn 2014, spring 2015 and winter 2016 (Fig. 20). During autumn, the highest average concentration of TFA occurred in the Estuary (Fig. 20a) and was almost three times higher as compared to individuals from the Cabot Strait. In contrast, during spring (Fig. 20b), individuals from the Estuary showed five times lower TFA content in *M. norvegica* as compared to individuals found in the Anticosti region (Fig. 20b), representing the lowest physiological condition found during all surveys. During winter, the physiological conditions did not vary significantly among regions, with an average of  $13.5 \pm 8 \mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$  TFA, which was close to maximum-average values found in autumn and spring (Fig. 20c). However, the variability of the winter physiological condition in the NE Gulf was higher as compared to the inter-individual variability of *M. norvegica* in other regions of the EGSL (PERMDISP;  $Pseudo-F_{3,80}=9.19$ ;  $P_{(MC)}=0.001$ ). Focusing in the NE Gulf (Fig. 20d), the TFA content showed contrasting patterns. Individuals sampled in the southern part of the Esquiman Channel (stations W3.1 and W3.2; Figs. 17 and 20d) displayed a significantly lower TFA concentration as compared to individuals sampled in the north near to the Strait of Belle Isle (stations W3.3 and W3.4; Figs. 17 and 20d). The overall variability of the physiological condition was similar during the three sampling cruises with TFAs ranging from 2.8 to  $26.37 \mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$  among individuals (PERMDISP;  $Pseudo-F_{2,118}=2.36$ ;  $P_{(MC)}=0.15$ ).

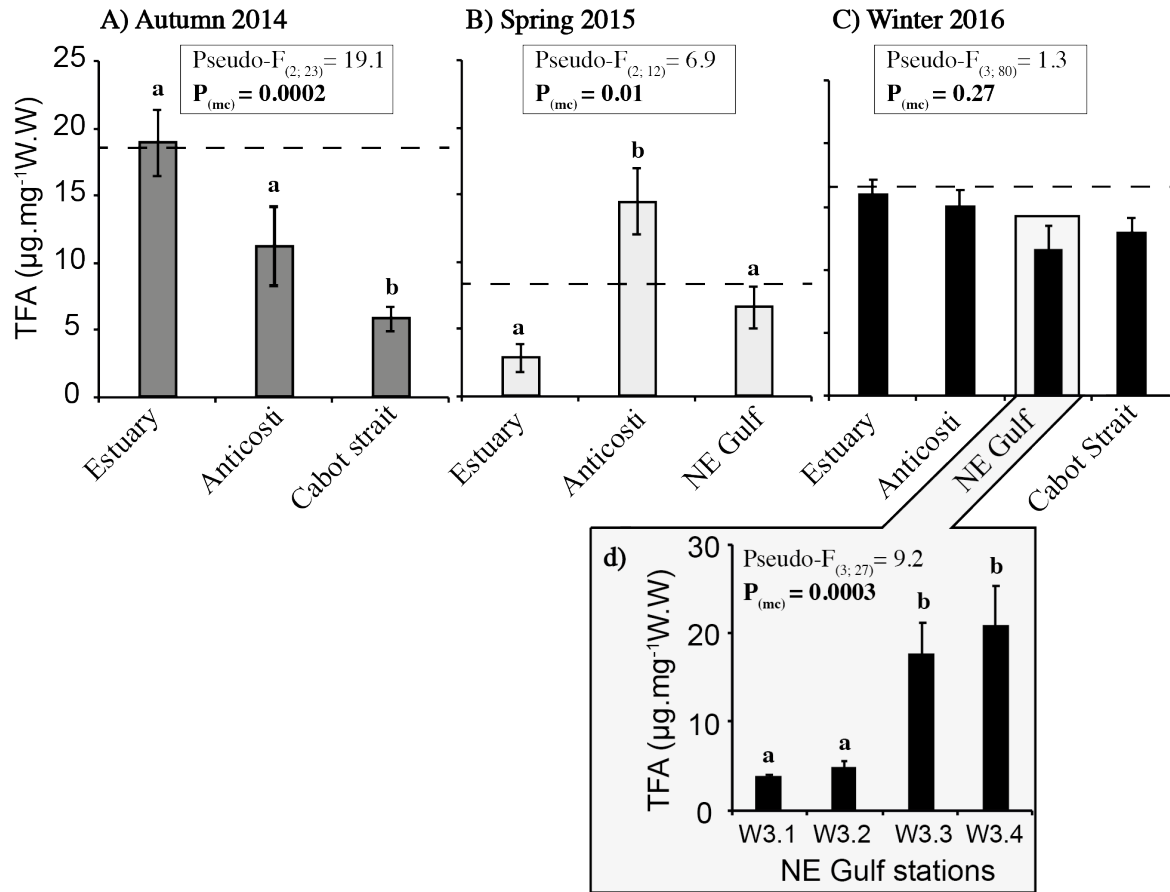


Figure 20 : Total fatty acid contents of neutral lipid fraction (TFA in  $\mu\text{g.mg}^{-1}$  of wet weight) for *M. norvegica* in autumn 2014 (grey; a), spring 2015 (light grey; b) and winter 2016 (black; c,d) with focus in the NE Gulf region (d). Dashed lines indicate values found by Cabrol et al. (2019) in the St. Lawrence Estuary in autumn and spring 2014 and winter 2015. Levels not connected by the same letter are significantly different (Pairwise comparison;  $P < 0.05$ ). Mean  $\pm$  standard errors.

The physiological condition of *T. inermis* varied with seasons being highest in autumn and lowest in winter (Fig. 21a), although wet weight was found to vary (PERMANOVA;  $Pseudo-F_{2,63}=8.8$ ;  $P_{(MC)}=0.0005$ ), being higher in winter than in spring (Fig. 23 in suppl. Inf.). However, the physiological condition of *T. inermis* did not significantly vary spatially during autumn and spring (fig. 21b,c).



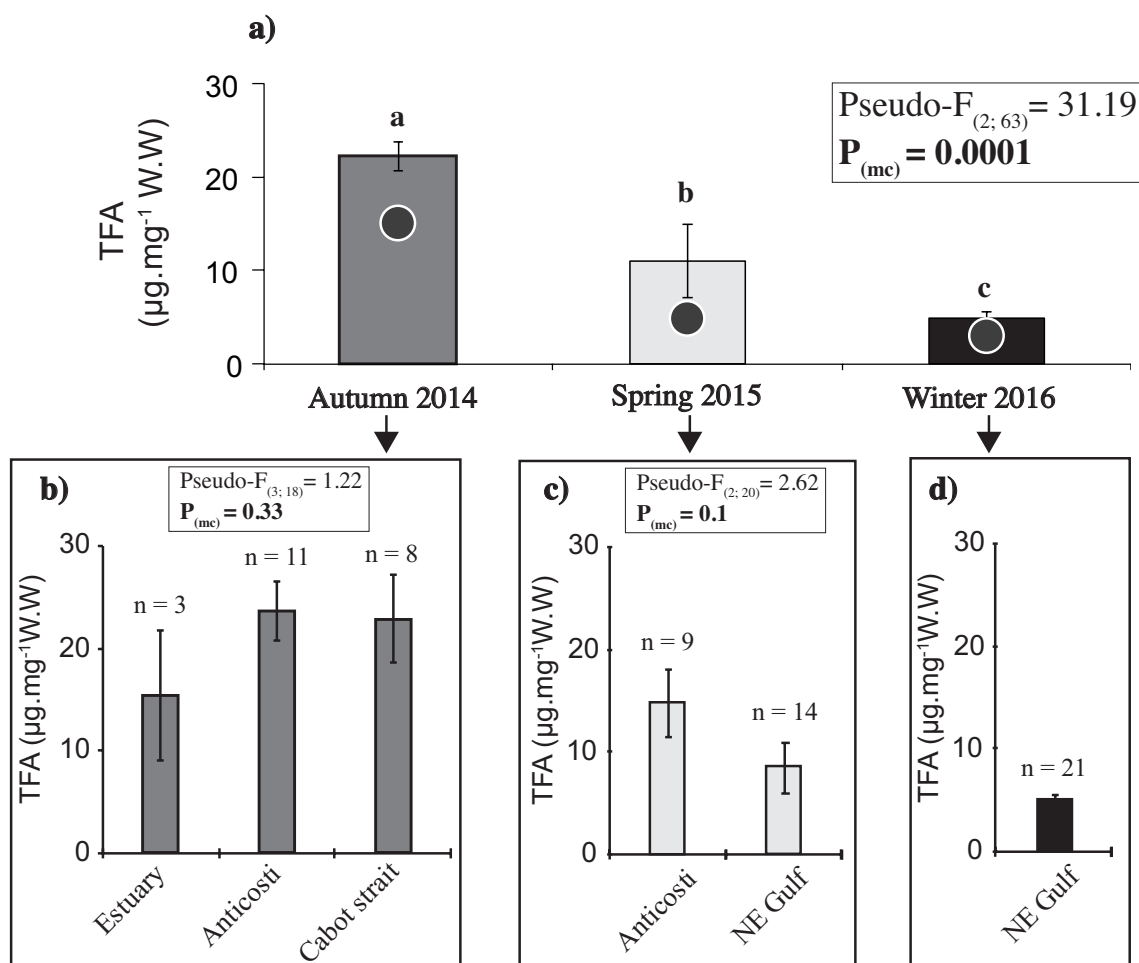


Figure 21 : Mean seasonal total fatty acid contents of neutral lipid fraction (TFA in  $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$  of wet weight) for *Thysanoessa inermis* in autumn 2014 (grey), spring 2015 (light grey) and winter 2016 (black) as well as the details among regions for each season (b,c,d). Dots indicate values found by Cabrol et al. (2019) in the St. Lawrence Estuary in autumn and spring 2014 for *Thysanoessa inermis* and for *Thysanoessa spp.* in winter. Levels not connected by the same letter are significantly different (Pairwise comparison;  $P < 0.05$ ). Mean  $\pm$  SE

#### 2.4.3 Diet characterization of krill

Based on FATMs, *M. norvegica* and *T. inermis* showed spatial differences in their feeding selectivity across the EGSL in autumn, spring and winter (Table 8). The FATM composition of *M. norvegica* revealed a progressive shift in the diets from the Estuary to

Cabot Strait in autumn. In the Estuary, the diet of *M. norvegica* was mostly composed of copepods (18:1n9 and  $\Sigma 20:1+\Sigma 22:1$ ) with smaller proportions of dinoflagellates (DHA), phytal detrital matter (18:2n6 and 18:3n3) and bacteria markers (branched FAs), compared to individuals from Anticosti and Cabot Strait regions (Table 8). *M. norvegica* fed more on *Calanus* spp. and diatoms than on *Pseudocalanus* spp. (18:1n9/ $\Sigma 20:1+\Sigma 22:1$  ratio <0.4) and dinoflagellates (EPA/DHA ratio >3; Fig. 22). In spring, spatial differences in the diet of *M. norvegica* were only due to variations of the proportion of copepod markers, which represented >50% of FAs content of neutral lipids fraction (Table 8). In contrast, in autumn individuals from the estuary fed less on *Calanus* spp. compared to individuals from the Cabot Strait (Table 8). During winter, *M. norvegica* from the Estuary seemed to feed more on copepods, but a less on detritus (phytal detrital matter and bacteria), compared to individuals in the NE Gulf. Finally, we found that the inter-individual variation of feeding selectivity in *M. norvegica* was similar among seasons (PERMDISP;  $Pseudo-F_{2,118}=0.06$ ;  $P_{(MC)}=0.95$ ).

*T. inermis* showed no significant spatial differences for the FATM markers of diatoms (EPA) during the three seasons (Table 8). Interestingly, the spatial patterns in the feeding selectivity of *T. inermis* in autumn were similar to those found for *M. norvegica*, with a progressive change in the diet along the longitudinal gradient from the Estuary (west) to the Cabot Strait (east; Table 8). However, both krill species showed a trophic segregation in feeding selectivity on zooplankton with *M. norvegica* feeding more on *Calanus* spp. while *T. inermis* fed more on *Pseudocalanus* spp. (18:1n9/ $\Sigma 20:1+\Sigma 22:1$  ratio; Fig. 22). In addition, the proportion of dinoflagellates were higher toward Cabot Strait (EPA/DHA ratio; Fig. 22). During spring 2015 and winter 2016 data were limited and *T. inermis* was only found in two and one region, respectively, limiting comparisons (Table 8). Inter-individual variation of the feeding selectivity of *T. inermis* differed with seasons (PERMDISP;  $Pseudo-F_{2,63}=5.35$ ;  $P_{(MC)}=0.02$ ), showing less inter-individual variability in autumn than in spring throughout the EGSL ( $t=3.16$ ;  $n=41$ ;  $p=0.007$ ).

Table 8: Proportion of FA trophic markers (in percent of total FA) found for *M. norvegica* and *T. inermis* in autumn 2014, spring 2015 and winter 2016 (black). Data are expressed as mean  $\pm$  standard errors. Levels not connected by the same letter are significantly different (Pairwise comparison;  $P < 0.05$ ).

	Autumn 2014				Spring 2015				Winter 2016					
	Estuary	Anticosti	Cabot strait	$P_{(mc)}$	Estuary	Anticosti	NE Gulf	$P_{(mc)}$	Estuary	Anticosti	Cabot strait	NE Gulf	$P_{(mc)}$	
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	$\Sigma$ copepods	19.3 $\pm$ 5.2 <sup>a</sup>	21.1 $\pm$ 4.6 <sup>a</sup>	9.0 $\pm$ 0.7 <sup>b</sup>	<b>0.01</b>	39.7 $\pm$ 1 <sup>a</sup>	53.5 $\pm$ 2.9 <sup>b</sup>	47.7 $\pm$ 1.2 <sup>b</sup>	<b>0.01</b>	36.5 $\pm$ 1.9 <sup>a</sup>	32.8 $\pm$ 1.3 <sup>ab</sup>	29.9 $\pm$ 1.9 <sup>bc</sup>	26.6 $\pm$ 1.3 <sup>c</sup>	<b>0.001</b>
	18:1w9	4.9 $\pm$ 1 <sup>a</sup>	6.7 $\pm$ 0.6 <sup>ab</sup>	8.1 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	<b>0.0008</b>	4.7 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup>	2.4 $\pm$ 0.4 <sup>b</sup>	3.4 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	<b>0.0035</b>	6.9 $\pm$ 0.4 <sup>a</sup>	7.9 $\pm$ 0.2 <sup>ab</sup>	8.4 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	8.0 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	<b>0.045</b>
	20:5w3 (EPA)	14.3 $\pm$ 5 <sup>a</sup>	11.5 $\pm$ 1.1	11.9 $\pm$ 0.4	0.6	8.1 $\pm$ 3.4	9.4 $\pm$ 0.7	8.8 $\pm$ 1.7	0.87	9.2 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	7.8 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	8.2 $\pm$ 0.4 <sup>ab</sup>	9.5 $\pm$ 0.4 <sup>a</sup>	<b>0.0032</b>
	22:6w3 (DHA)	6.3 $\pm$ 0.7 <sup>a</sup>	11.5 $\pm$ 1 <sup>b</sup>	19.5 $\pm$ 0.6 <sup>c</sup>	<b>0.0001</b>	4.9 $\pm$ 2.5	3.8 $\pm$ 0.4	3.6 $\pm$ 0.8	0.72	10.1 $\pm$ 0.8	10.2 $\pm$ 0.5	11.3 $\pm$ 0.8	11.1 $\pm$ 0.3	0.2
	18:2w6	0.6 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	1.0 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	2.1 $\pm$ 0.2 <sup>c</sup>	<b>0.0005</b>	2.4 $\pm$ 0.5	1.2 $\pm$ 0.4	1.7 $\pm$ 0.3	0.3	1.0 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup>	1.2 $\pm$ 0.04 <sup>b</sup>	1.3 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	1.6 $\pm$ 0.1 <sup>c</sup>	<b>0.0002</b>
	18:3w3	0.4 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	0.7 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	1.2 $\pm$ 0.04 <sup>c</sup>	<b>0.0001</b>	0.5 $\pm$ 0.2	0.4 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.1	0.75	0.6 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	0.7 $\pm$ 0.02 <sup>ab</sup>	0.8 $\pm$ 0.05 <sup>bc</sup>	0.8 $\pm$ 0.03 <sup>c</sup>	<b>0.0071</b>
	$\Sigma$ Bacteria	1.4 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>	2.1 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	2.4 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	<b>0.01</b>	1.3 $\pm$ 1.2	0.3 $\pm$ 0.1	0.6 $\pm$ 0.3	0.36	1.4 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup>	1.8 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	2.0 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	1.6 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup>	<b>0.0007</b>
	TFA ( $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ )	18.9 $\pm$ 2.5	11 $\pm$ 2.9	5.8 $\pm$ 0.9		2.8 $\pm$ 1.1	14.5 $\pm$ 2.4	6.6 $\pm$ 1.6		16.0 $\pm$ 1.1	15.0 $\pm$ 1.2	13.0 $\pm$ 1.2	11.6 $\pm$ 1.9	
	n =	4	7	15		3	7	5		8	30	16	31	
<i>Thysanoessa inermis</i>	$\Sigma$ copepods	4.21 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	11.9 $\pm$ 0.9 <sup>ab</sup>	14.5 $\pm$ 1.7 <sup>b</sup>	<b>0.002</b>	-	11.1 $\pm$ 1.5	10.9 $\pm$ 1.7	0.91	-	-	-	15.6 $\pm$ 1.3	-
	18:1w9	27.3 $\pm$ 0.8 <sup>a</sup>	24.4 $\pm$ 1 <sup>b</sup>	20.7 $\pm$ 1.4 <sup>c</sup>	<b>0.02</b>	-	23.7 $\pm$ 2.3	20.5 $\pm$ 1.4	0.22	-	-	-	21.3 $\pm$ 0.7	-
	20:5w3 (EPA)	10.2 $\pm$ 2.6	10.7 $\pm$ 0.9	8.1 $\pm$ 0.3	0.11	-	10.2 $\pm$ 1	8.3 $\pm$ 0.8	0.149	-	-	-	11.5 $\pm$ 0.5	-
	22:6w3 (DHA)	0.9 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>	2.1 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	2.4 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	<b>0.07</b>	-	1.4 $\pm$ 0.3	1.8 $\pm$ 0.3	0.36	-	-	-	3.8 $\pm$ 0.3	-
	18:2w6	0.4 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup>	1.0 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	1.2 $\pm$ 0.1 <sup>c</sup>	<b>0.0005</b>	-	0.7 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>	1.2 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	<b>0.03</b>	-	-	-	1.9 $\pm$ 0.2	-
	18:3w3	0.2 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup>	0.4 $\pm$ 0.04 <sup>b</sup>	0.6 $\pm$ 0.04 <sup>c</sup>	<b>0.0015</b>	-	0.2 $\pm$ 0.03	0.3 $\pm$ 0.1	0.0456	-	-	-	0.5 $\pm$ 0.04	-
	$\Sigma$ Bacteria	0.3 $\pm$ 0.02 <sup>a</sup>	0.6 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	0.8 $\pm$ 0.05 <sup>c</sup>	<b>0.0093</b>	-	0.3 $\pm$ 0.07 <sup>a</sup>	0.5 $\pm$ 0.08 <sup>b</sup>	<b>0.01</b>	-	-	-	0.3 $\pm$ 0.1	-
	TFA ( $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ )	15.4 $\pm$ 6.4	23.6 $\pm$ 2.9	22.9 $\pm$ 4.2		-	14.8 $\pm$ 3.3	8.6 $\pm$ 2.5		-	-	-	4.9 $\pm$ 0.4	-
	n =	3	11	8		-	9	14		-	-	-	21	-

Fatty acids are expressed as % of total fatty acids (TFA). Total fatty acids are expressed in  $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$  wet weight of krill species by region of each season by season. Mean $\pm$ SE.  $\Sigma$ copepods = 18:1n9 + 20:1n11 + 20:1n9 + 20:1n7 + 22:1n11 + 22:1n9 + 22:1n7 + 22:1n5.  $\Sigma$ bacteria = branched FA + 15:0 + 17:0. EPA = Eicosapentaenoic acid; DHA = Docosahexaenoic acid.

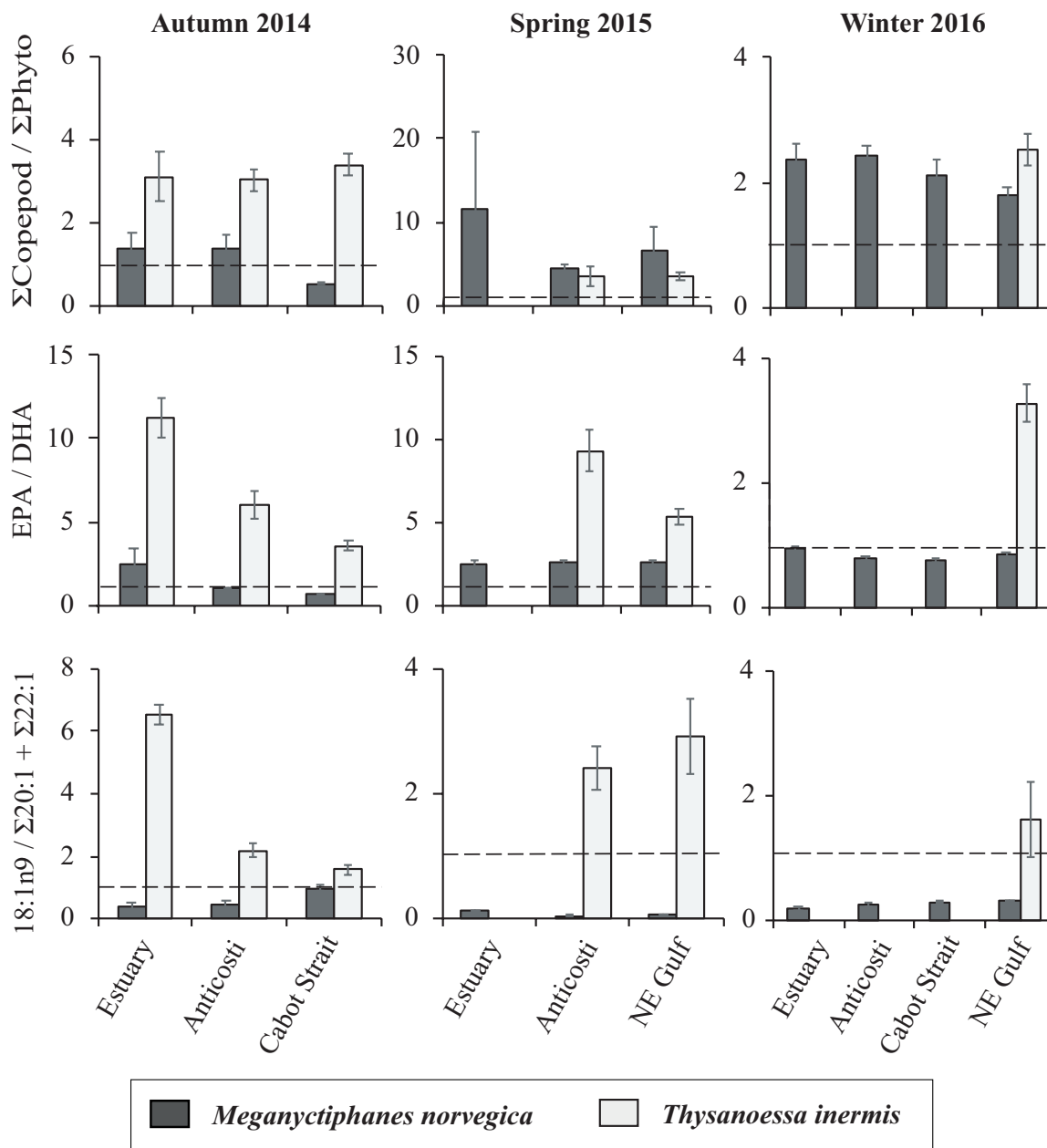


Figure 22 : Variations of specific fatty acid ratios ( $\Sigma\text{copepod}/\Sigma\text{phytoplankton}$ , EPA/DHA,  $18:1n9/\Sigma 20:1 + \Sigma 22:1$ ) of the neutral lipid fraction of *Meganyctiphanes norvegica* (dark grey), *Thysanoessa inermis* (light grey) among the four regions in the GSLE in autumn 2014, spring 2015 and winter 2016. Data are expressed as mean  $\pm$  standard error.  $\Sigma\text{copepod} = \Sigma 20:1 + \Sigma 22:1 + 18:1n9$ ;  $\Sigma\text{phytoplankton} = 20:5n3 + 22:6n3$ ; EPA = Eicosapentaenoic acid ( $20:5n3$ ); DHA = Docosahexaenoic acid ( $22:6n3$ ). See part 2.3 Fatty acid trophic markers for details on FA ratios. Please refer to table 1 for samples sizes.

## 2.5 DISCUSSION

### 2.5.1 Variations in krill physiological condition

In the EGSL, variations of the TFA content showed two contrasting spatiotemporal patterns between *M. norvegica* and *T. inermis*. In the absence of significant differences in the wet weight among reproductively inactive individuals of both krill species during each season (Fig. S1 suppl. inf.), spatial variations of the TFA could be directly attributed to fluctuation in physiological condition rather than to ontogenetic or size-dependent feeding behaviour. This suggests that the physiological condition of each krill species in the EGSL was not similarly affected by the spatio-temporal variations of environmental conditions.

TFA analyses clearly showed that the physiological condition of *M. norvegica* varied mostly among regions, and spatial patterns were different among seasons (Fig. 4). Moreover, the range of variations of the physiological condition observed among individuals of *M. norvegica* (all regions confounded for each season) in the present study was similar to the seasonal variations found over one year (May 2014 to May 2015) in the St. Lawrence Estuary on the same population (Cabrol et al., 2019). In contrast, no large-scale spatial variation of the physiological condition was found in *T. inermis*, despite significant changes of potential food composition and availability (Figs. 2 and 3), suggesting a limited effect of the spatial differences of the environmental conditions on its physiological condition. The TFA content revealed that the lipid reserves of *T. inermis* varied mostly with season, with a maximum in late spring and a minimum in winter (Fig. 5), which is consistent with previous results found in the EGSL (Cabrol et al., 2019) and in the Eastern Atlantic (e.g., Falk-Petersen et al., 1981; Sæther et al., 1986). In addition, the absence of marked variations among regions within the St. Lawrence system in a given season could suggest that *T. inermis* seems well adapted to spatial variations of environmental conditions in this subarctic environment. This adaptation capacity might result from the use of stored lipids when food is scarce, and thus lipid content varied related to season rather than space. Nevertheless, lipid content variations were more related to seasonality than spatial variations of environmental conditions. Thus, our study

confirms our first hypothesis that *T. inermis* was less affected by spatial variations of the environmental conditions in the EGSL, as compared to *M. norvegica*. However, it is also important to note that only were used, which were reproductively inactive (without visible reproductive structures), were used in this study. As a result, patterns found during our survey regarding to spatial variation might also differ in reproductively active individuals, as they use lipid reserves to fulfil reproductive energy requirements during reproduction, in particular *T. inermis* (Falk-Petersen et al., 2000). In the North Atlantic, *M. norvegica* does not accumulate large lipid reserves, but continues year-round feeding, while the Arctic *T. inermis* stores large lipid contents in spring and summer to survive poor food conditions during winter (e.g., Hopkins et al., 1984; Falk-Petersen et al., 2000; Cabrol et al., 2019). Cabrol et al. (2019) found that the energy reserves of *M. norvegica* were directly related to copepod densities, whereas the physiological condition of *T. inermis* was less dependent on specific food. According to previous studies, the lipid content of *M. norvegica* (Fig. 4) was higher in regions which are known to have highest zooplankton densities, such as the Anticosti area in spring (Devine et al., 2017), suggesting the presence of more “productive areas” to support *M. norvegica*. In spring, the physiological condition of *M. norvegica* was lower in the Estuary, as compared to the Anticosti region, but in autumn the physiological condition of *M. norvegica* was better in the Estuary as compared to the rest of the Gulf of St. Lawrence. This overall spatiotemporal pattern matches with dynamics of mesozooplankton in the EGSL (Devine et al., 2017), confirming that this component of the food web is of importance for the physiological condition of *M. norvegica*. The general dynamics of mesozooplankton in the EGSL are controlled by water mass circulation and local phytoplankton production (Plourde et al., 2001; Plourde et al., 2002). High freshwater runoff in spring in the Estuary flushes the mesozooplankton out of the Estuary, resulting in low mesozooplankton abundances in the Estuary and an accumulation of mesozooplankton in the Anticosti region (Maps et al., 2011; this study Fig. 3). By contrast, throughout the summer and until early winter, large phytoplankton blooms and high zooplankton production are supported in the Estuary, due to the decrease of freshwater runoff (Devine et al., 2017).

The physiological condition of *M. norvegica* was not affected (overall TFA content around  $12 \mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ ) during winter. Although little is known about the overwintering strategies of *M. norvegica*, its lipid content during the winter 2016 was close to the maximum found in autumn 2014 and spring 2015. This suggests that the energetic requirements of *M. norvegica* were likely met during the overwintering period, thus confirming previous studies (Mayzaud et al., 1999; Falk-Petersen et al., 2000; Cabrol et al., 2019). However, one exception was found in the present study within the NE Gulf in the Esquiman Channel, located between Newfoundland and Anticosti Island (station W3.1 and W3.2; Fig. 1), where the physiological condition of *M. norvegica* was low during the winter. Although further research is needed, this “poor” physiological condition does not seem to be related to limitation of mesozooplankton abundance in winter during the present study (Fig. 3). However, it is still possible that zooplankton occurring in the Esquiman Channel was not directly available to krill. In addition, it is important to note that the eastern part of the Gulf is one of the first areas in the EGSL experiencing a marked increase of bottom temperature due to the increased proportion of Atlantic waters advected into the St. Lawrence system (Galbraith et al., 2017). As poikilotherm, krill adjust their overall metabolic rates to the prevailing thermal conditions (Saborowski & Buchholz, 2002; Ollier et al., 2018). Thus, an increase of ambient temperature might result in an increase of the energy budget, which might be related to the lowest physiological conditions observed during winter 2016.

No conclusion could be drawn regarding the overwintering conditions of *T. inermis* due to the limited number of individuals caught and their limited distribution, restricted to the NE Gulf. However, TFA content were similar to previous results found in the Estuary in winter (Cabrol et al., 2019), suggesting an energy reserves consumption. Thus, individual of *T. inermis* seemed independent from and well adapted to potential limited food availability during this critical period (Hünerlage et al., 2015; Cabrol et al., 2019).

### 2.5.2 Changes in the feeding selectivity of krill

The neutral fraction of FA in krill reflects the recent feeding events. The FA turnover in the neutral lipid varies in relation to the energetic needs of krill individuals and the metabolic level related to temperature (Budge et al., 2011). Species with a high metabolic rate, such as krill, or/and with limited energy reserves show a higher FA turnover (Norbin et al.; 1990; Budge et al., 2006). Analyses of the neutral FAs showed that the variability among *M. norvegica* individuals was similar among seasons (PERMDISP), suggesting similar diversity of prey in their diet over the year. In contrast, *T. inermis* showed more inter-individual variability in their diets in autumn than in spring, indicating higher selection or lower prey diversity ingested in spring than in autumn. Similar to Cabrol et al. (2019), we also found that the diet differed between species independently of the food availability among regions (Fig. 22). *M. norvegica* fed more on *Calanus* spp. as compared to *T. inermis*, which fed more on *Pseudocalanus* spp. and diatoms. These differences in the diet between the two species confirm that the trophic segregation previously found in the St. Lawrence Estuary (Cabrol et al., 2019) was not only limited to the Estuary, but also occurs across the Gulf of St. Lawrence in spite of a marked gradient in availability of the food quality and quantity. Therefore, the low proportion of phytal detrital matter (18:3n3 and 18:2n6) found in both krill species indicates that the terrestrial input did not significantly contribute to their respective diets, even in spring when the terrestrial component from fluvial section is higher due to high freshwater runoff in the Estuary area (Pocklington & Tan, 1987). The FATM composition revealed that the diet of *M. norvegica* and *T. inermis* varied significantly among regions and seasons (Table 8) confirming our second hypothesis that both species adapt their diet to ambient food supply, though still with limited trophic overlap.

In autumn 2014, a marked longitudinal gradient was found in the diet of both krill species between the Estuary (west) and Cabot Strait (east). Individuals sampled in the Estuary showed a significantly higher content of FA marking for copepods in comparison with individuals from Cabot Strait. In addition, FATM composition showed a diet based on a regenerated primary production in the Cabot area, as compared to the Estuary. Individuals



from the Cabot area showed more FATM marking for dinoflagellates (DHA), phytal detrital matter (18:2n6 and 18:3n3) and bacteria, while individuals from the Estuary presented a higher variability of their EPA marker, suggesting important feeding on diatoms (also confirmed by the EPA/DHA ratio; Fig. 22). These results were consistent with the differences found in the food supply among regions, showing a higher content of phyto- and zooplankton in the Estuary compared to Cabot Strait. However, results also revealed that *Pseudocalanus* marker (18:1n9) significantly differed among regions, despite similar concentration of prey in autumn, suggesting highest selectivity on *Pseudocalanus* spp. in the Cabot Strait.

In spring 2015, diets were dominated by zooplankton, especially in *M. norvegica* (zooplankton markers ~60% of TFA), despite the occurrence of a phytoplankton spring bloom in almost all regions, evidenced by the high Chl a concentrations (Fig. 18). In comparison, the sum of FATM marking for phytoplankton (EPA and DHA) was lower (25%), showing that both species fed selectively on zooplankton in spring (Fig. 22). This result was unexpected since spring corresponded to the period when the proportion of zooplankton versus phytoplankton was low, in comparison of autumn and winter. This also contrasts with previous findings in Eastern Atlantic, suggesting that krill fed mostly on phytoplankton during the spring bloom starting to build up their lipid reserves (Falk-Petersen et al., 2000; Hünerlage et al., 2016). On the other hand, our results confirmed previous findings in the EGSL, suggesting that krill species feed preferentially on zooplankton in spring, even when phytoplankton standing stock is high, in order to quickly recover from the overwintering period (Cabrol et al., 2019). This feeding behaviour was also found in high-latitude environments, such as in Godthåbsfjord (64°N; Agersted et al., 2014) and in the Kongsfjorden (79°N; Falk-Petersen et al., 2000), suggesting that krill can adapt its behaviour and thus its feeding selectivity in relation to its needs.

During winter 2016, only slight differences were found in the diet of *M. norvegica* among regions. Individuals from the Cabot Strait area fed less on zooplankton compared to individuals from the Estuary. In addition, the proportion of EPA (marking for diatoms) was higher in the sea-ice-free areas (Fig. 18), suggesting higher concentrations of

diatoms than in sea-ice covered areas. Unfortunately, measurements of Chl a concentrations were not available during the winter 2016 and therefore no direct comparison was possible. However, the results suggest that krill fed either on phytoplankton during winter, or that the EPA and DHA came from zooplankton diet, such as *Calanus* spp. which is known to be rich in polyunsaturated FA (Falk-Petersen et al., 2009).

## 2.6 CONCLUSIONS

This study revealed differential spatial variability in the energy reserves and diet of the two northern krill species, *M. norvegica* and *T. inermis*, most likely due to heterogeneity in environmental conditions throughout the Estuary and Gulf of St. Lawrence. We observed these results for a specific year for each season, and future work could be needed to validate stability of the pattern observed or potential interannual differences. The more temperate species, *M. norvegica*, showed large spatial variations of its physiological condition, while *T. inermis* was less affected by the variation of food quantity and quality. For the first time, this study highlights that the variability of eco-physiological condition of northern krill species at the spatial scale equalled the one we found at the seasonal scale. Extending these findings given the ecology of krill and their role in the ecosystem, we suggest that this spatial variability might have repercussions on the variability of energy flux through trophic transfer in the food webs of the EGSL the ecosystem.

The results of fatty acid trophic markers revealed zooplankton as an important prey of both krill species, suggesting that copepod prey could be more critical than phytoplankton to fulfill the metabolic requirements of the two krill species. Moreover, trophic segregation between both krill species was present throughout the EGSL, independent of variations of available resources and food supply. The findings of the present study highlight the importance to include copepod prey when modelling dynamics of northern krill stocks, even though we still need more quantitative studies to assess the amount of phyto- or zooplankton standing stock, needed to support the krill populations. These findings on the ecophysiology

of krill covering several seasons, include for the first time the winter season, which is characterized by the presence of sea-ice cover. Moreover, the large spatial scale of this study (>1000 km) is of great value to the ecological understanding and the determination of the “role” of northern krill in the actual context of changing Subarctic and Arctic environments.

## **2.7 ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank the entire crews of the CCGS Teleost, CCGS Martha Black and the CCGS Hudson. Special thanks are extended to P. Joly and J. F. St-Pierre for help in the field and M. Babin to its help for chromatography analyses. We also thank the Dr. C. Hammer and Dr. D. Robert for revising the English language and manuscript improvement, as well as two anonymous reviewers. JC was granted a two-year PhD scholarship from the Fond de Recherche Québec Nature et Technologie (FRQNT). This research was financially supported by the strategic partnership grant (STPGP-447363) from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) awarded to GW, SP, RT, CN and MS. This is a contribution to the program of Québec–Océan (Groupe interinstitutionnel de recherche en océanographie du Québec).

## 2.8 SUPPLEMENTAL INFORMATION (CHAPITRE 2)

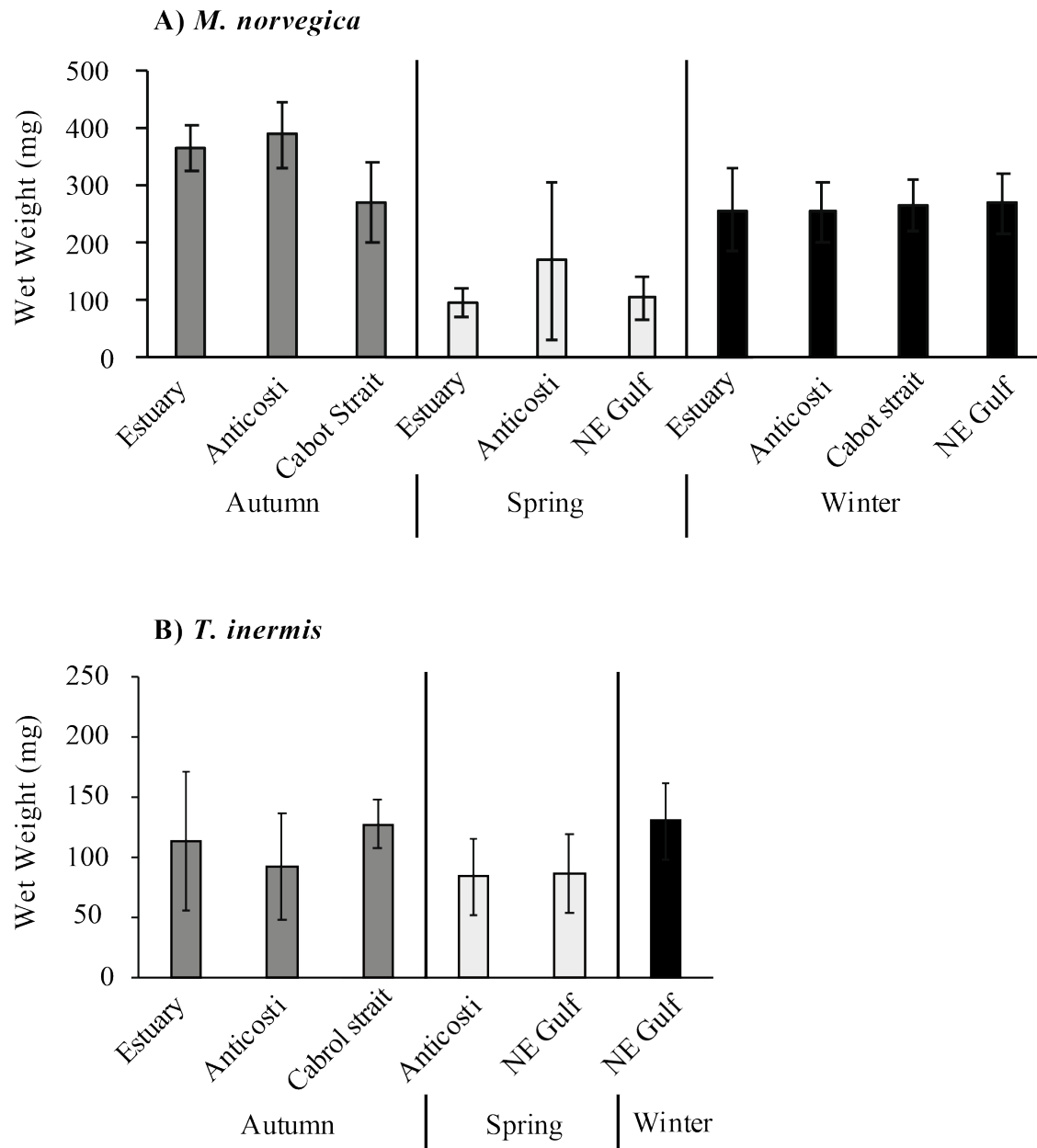


Figure 23 : Wet weight of *M. norvegica* (a) and *T. inermis* (b) found in every subregion in autumn 2014 (grey), spring 2015 (light grey) and winter 2016 (black). Data are expressed as  $\text{mg}^{-1}$  of wet weight. No significant variation was found between subregions to each season. Mean  $\pm$  SE (supplemental information).

**CHAPITRE 3**  
**FUNCTIONAL FEEDING RESPONSE ON PHYTOPLANKTON AND**  
**MESOOZOOPLANKTON OF NORDIC AND ARCTIC KRILL: THE**  
**IMPORTANCE OF PHYTO- AND ZOOPLANKTON PREY**

Jory Cabrol<sup>1</sup>; Anaïs Fabre<sup>1</sup>; Christian Nozais<sup>2</sup>; Réjean Tremblay<sup>1</sup>; Michel Starr<sup>3</sup>;  
Stéphane Plourde<sup>3</sup>; Gesche Winkler<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institut des Sciences de la Mer de Rimouski/Québec-Océan, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada.

<sup>2</sup>Département de Biologie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

<sup>3</sup>Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans Canada, Mont-Joli, QC, G5H 3Z4, Canada.

**Submitted in Journal of Plankton Research**

(expected January 2019)

### 3.1 ABSTRACT

Here we determine and compare the functional feeding response on phytoplankton and mesozooplankton as well as on the influence of the presence of phytoplankton on the mesozooplankton ingestion rate of the two co-occurring and dominant north-Atlantic krill species, *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa raschii*. We performed feeding experiments using increasing concentrations of natural phytoplankton (64 taxa; 2 to >50µm) and mesozooplankton (28 taxa; ~100 to 2000µm) assemblages. Both krill species exhibited a Holling type III feeding response on phytoplankton. However, *T. raschii* was able to exploit efficiently highest phytoplankton concentrations. When feeding on mixed mesozooplankton in presence and in absence of phytoplankton, *M. norvegica* and *T. raschii* showed a Holling type III and II response, respectively. Moreover, we showed that the phytoplankton affected the zooplankton ingestion rate of *M. norvegica*, though not that of *T. raschii*. However, the presence of phytoplankton seemed to influence only the zooplankton ingestion rate and not the feeding selectivity. We also estimated the energy needs in relation to the daily rations. *M. norvegica* only needed to feed on low mesozooplankton densities to cover its metabolic costs, whereas *T. raschii* satisfied its needs by feeding either on i) high phytoplankton concentrations or ii) low mesozooplankton densities.

**Keyword :** *Meganyctiphanes norvegica*; *Thysanoessa raschii*; functional response; ingestion rate; prey selectivity; feeding experiments

### 3.2 RÉSUMÉ

Déterminer et aussi quantifier l'influence d'une espèce sur les niveaux trophiques est essentiel pour comprendre son rôle dans son écosystème. Ici, nous déterminons et comparons les réponses fonctionnelles des taux d'ingestion sur le phytoplancton, le mésozooplancton avec et sans la présence de phytoplancton, des deux espèces dominantes de krill en Atlantique Nord, soient *Meganyctiphanes norvegica* et *Thysanoessa raschii*. Pour atteindre notre objectif, des expériences *in vivo* d'alimentation utilisant des concentrations croissantes d'assemblages naturels de phytoplancton (64 taxons; 2 à > 50µm) et de mésozooplancton (28 taxons; ~ 100 à 2000µm) ont été réalisées. Les résultats ont révélé que *M. norvegica* et *T. raschii* montraient une réponse de type Holling III lorsqu'ils s'alimentaient sur un assemblage phytoplanctonique. Néanmoins, lorsque ces derniers s'alimentaient sur du mésozooplancton en présence et en absence de phytoplancton, *M. norvegica* et *T. raschii* présentaient une réponse de Holling de type III et II, respectivement. Notre étude a également permis de démontrer que la présence de phytoplancton influait sur le taux d'ingestion de *M. norvegica*, mais pas de *T. raschii* lorsqu'elles s'alimentaient sur le zooplancton. La présence de phytoplancton ne semblait influencer uniquement les taux d'ingestion et non pas leur sélectivité trophique. De plus, le calcul des rations journalières a mis en évidence que *M. norvegica* ne couvrait pas ses besoins métaboliques en s'alimentant uniquement sur un assemblage naturel de phytoplancton, alors que *T. raschii* pouvait combler ses besoins en s'alimentant sur de fortes concentrations de phytoplancton. Enfin, ces résultats mettent en évidence que ces deux espèces peuvent largement subvenir à leurs besoins journaliers et même obtenir un gain énergétique en s'alimentant sur de faibles concentrations de mésozooplancton en présence ou en absence de phytoplancton.

**Mots clés :** *Meganyctiphanes norvegica* ; *Thysanoessa raschii* ; réponse fonctionnelle ; taux d'ingestion ; sélectivité trophique ; expérience d'alimentation

### 3.3 INTRODUCTION

North-Atlantic krill communities are dominated by four species (Einarsson, 1945), that play a significant role in carbon flow (Mauchline and Fisher, 1969; Savenkoff et al., 2013). Among them *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa raschii* coexist and occur in high abundance and biomass (Agersted and Nielsen, 2014; Plourde et al., 2014; McQuinn et al., 2015). Both are omnivorous species that are able to switch from filter feeding to ambush predation, allowing them to exploit several trophic levels, ranging from small phytoplankton and detritus (> 5-10  $\mu\text{m}$ ) to large copepods (> 3000  $\mu\text{m}$ ) (e.g., Mauchline, 1980; Agersted and Nielsen, 2016; Cabrol et al., 2019). However, their functional feeding responses, which define how food availability influences ingestion rates (Holling, 1959), are still not well defined (e.g., no reported carnivorous feeding response for *T. raschii*), limiting our actual knowledge on few valuable studies (e.g., McClatchie, 1985, 1986, 1988; Beyer, 1992; Agersted et al., 2011; Tegllus et al., 2015; Agersted and Nielsen, 2016). In addition, the presently available functional feeding responses do not provide sufficient quantitative basis to model and predict krill response with regard to the prey diversity encountered in nature (Benkort et al., 2019). Most of them have focused on a single or a very limited number of prey types (mostly *Calanus* spp. as they often dominate mesozooplankton biomass in the northern Atlantic), limiting the potential to show an effect of prey diversity on the functional feeding response and selectivity, and thus limiting generalizations.

Numerous factors affect the functional feeding responses (e.g., Pilditch and McClatchie, 1994; Kiørboe et al., 1996; Kiørboe, 2008; Kiørboe et al., 2018). Among them, prey diversity with the occurrence of alternative prey was shown to drastically affect the type of response, as obtained from laboratory experiments (Kiørboe et al., 2018). When offered large mesozooplankton (mostly *Calanus* spp.), *M. norvegica* showed a sigmoidal (Holling type III) functional feeding response (Agersted and Nielsen, 2016), whereas a linear relationship was found when feeding on an assemblage dominated by small copepods (e.g., *Centropages* sp.; McClatchie, 1985). When offered both phyto- and zooplankton simultaneously, *E. superba* showed selective feeding (Granéli et al., 1993). To date, the only



study assessing the effect of phytoplankton on zooplankton predation of northern krill (*M. norvegica*) did not find an effect of phytoplankton on zooplankton ingestion (Agersted and Nielsen, 2016). However, the authors also concluded that the natural phytoplankton community used could have been composed of cells which were too small (<10 µm) to be ingested by *M. norvegica*.

The main aim of the present study was to provide a more detailed insight into the functional ecology of *M. norvegica* and *T. raschii*. Specific objectives were to 1) quantify the ingestion rates of both krill species in relation to prey concentration of diversified phyto- and mesozooplankton; 2) evaluate the effect of phytoplankton on the ingestion rate of mesozooplankton; 3) assess the effect of phytoplankton on the feeding selectivity on mesozooplankton of each krill species. Laboratory feeding experiments were carried out using natural phytoplankton (64 taxa, ranging between 2 to > 50 µm) and mesozooplankton (28 taxa ranging between ~ 100 to 2000 µm), to illustrate that using diversified prey compositions is essential to a better understanding of krill functional feeding responses, filling a gap in krill functional feeding ecology.

### **3.4 MATERIAL & METHODS**

#### **3.4.1 Krill sampling**

Sampling took place in October 2015 in the lower St. Lawrence Estuary (SLE) where large krill aggregation occurred (Maps et al., 2014; McQuinn et al., 2015; Lavoie et al., 2017). Three days before the experiments, krill were sampled by successive short (<5 min) oblique tows, from 150 m depth to the surface, using a 1 m diameter ring net with a mesh size of 303 µm equipped with a strobe light and a large cod-end for gentle sampling. *M. norvegica* and *T. raschii* were sorted onboard just after the catch. Individuals were carefully transferred to in situ filtered seawater (<5 µm) tanks. Krill handling was minimized and all transfers were performed in water to reduce damage to appendages (Noyon et al., 2009).

Back to the laboratory, krill were maintained in 360 L flowing seawater tanks (filtered at in 0.2  $\mu\text{m}$ ) and fed twice daily using dry phytoplankton culture (Instant Algae®, N-Rich™ High PRO; Campbell, CA, USA), and a natural assemblage of frozen copepods to acclimate them to laboratory conditions and to recover from potential sampling stress (Ollier et al., 2018). Twelve hours before the experiments, krill were kept without food to avoid satiation and to limit disparity between feeding states.

### 3.4.2 Design of functional feeding response experiments

Two different experiments were performed to assess functional feeding responses of krill on both phytoplankton and zooplankton, as well as the effect of the presence of phytoplankton on the mesozooplankton ingestion rate and selectivity. A first experiment was realized with six phytoplankton concentrations, ranging up to 1590  $\mu\text{gC.L}^{-1}$  (equivalent: 37  $\mu\text{gChl } a.\text{L}^{-1}$ ). A second experiment was realized with five different concentrations of mesozooplankton up to 2655  $\mu\text{gC.L}^{-1}$  (equivalent density:  $\sim 300 \text{ ind.L}^{-1}$ ), with ( $\sim 10.8 \pm 0.5 \mu\text{gChl } a.\text{L}^{-1}$ ) and without phytoplankton. In each experiment, each prey concentration was replicated three times. In addition, a control experimental with similar design (food without krill) was installed in parallel of both experiments. Due to logistic reasons, experiments on zooplankton were performed on each krill species separately, with a 12h delay. However, similar prey assemblages, as well as concentrations, were used. No significant differences in prey (phyto- and mesozooplankton) compositions were observed between both experiments (results not shown).

Only healthy and active krill (i.e., adults without gender distinction) with all their limbs and intact antennas were used. Experiment duration was six hours, and all experiments were performed in darkness at 6°C in 0.2  $\mu\text{m}$  pre-filtered seawater at  $\sim 29$  of salinity, which was close to the average natural conditions found in the SLE (Galbraith et al., 2017). According to previous test experiments and the difference of carbon content between both krill species, we used three individuals of *M. norvegica* and six individuals of *T. raschii*,

assuming no inter-individual competition. To limit the variability among replicates, individuals similar in size were chosen. Polycarbonate buckets (12 l) were used as a trade-off between replicates, controls, space, prey concentrations and time of preparation. At the beginning of each experiment, subsamples were taken (ca. 15% of the initial volume) to determine the initial concentration of phytoplankton, zooplankton or both of each replicate, including control buckets. At the end of the experiments, krill were rinsed in distilled water and weighted before (wet weight) and after 48 h at 60°C (dry weight). Krill mass was converted into carbon content using carbon-dry weight conversion factors of 50.01% and 44.91% for *M. norvegica* and *T. raschii*, respectively (Cabrol et al., 2019). Total length of krill (in mm, from the tip of the rostrum to the end of the telson) was determined using the length-weight relationship found for wild individual krill in the SLE (Fig. 31 in supplemental information). Mean calculated lengths were  $29.1 \pm 2.5$  mm for *M. norvegica* and  $21.8 \pm 2.3$  mm for *T. raschii* (mean  $\pm$  SD).

### **3.4.3 Prey assemblages: Phytoplankton community**

To mimic a spring bloom phytoplankton community and to perform the experiments with a natural phytoplankton assemblage, a large amount of phytoplankton was required and grown in the laboratory. To archive this, 16 indoor microcosms (40 L each) were filled with subsurface water (~1.5 m) from the Lower St. Lawrence Estuary zone (position: 48.643013, -68.167009), 10 days before the experiments. Water was collected during pre-bloom conditions (Devine et al., 2017), using a diaphragm pump to avoid cell damage of the natural phytoplankton assemblage. Water was pre-filtered over a 63  $\mu\text{m}$  mesh size to remove mesozooplankton. Natural phytoplankton assemblage was left to grow until reaching needed concentration to perform all the experiments ( $\sim 30 \mu\text{g Chl } a \cdot \text{L}^{-1}$ ). Microcosms were kept at 6°C (representative of *in situ* spring temperature) with a light/dark cycle of 16:8 hours with photosynthetically active radiation of  $997 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  and were aerated continuously to avoid sedimentation. To avoid a culture crash, one day before the beginning of the feeding

experiments, nutrients were added at concentrations representative of pre-bloom conditions in the surface water of the region (12, 0.8 and 20  $\mu\text{M}$  for nitrate, phosphate and silicate, respectively). The phytoplankton biomass ( $\mu\text{gChl } a.L^{-1}$ ) was evaluated fluorometrically, twice daily in duplicate, according to the acidification method described by Pearsons et al., (1984) to follow phytoplankton growth and determine how much phytoplankton had to be added to experiments to reach target concentrations. Chl *a* concentration was converted into carbon content assuming a C:Chl *a* ratio of 42.7 (Juul-Pedersen et al., 2006). Samples for microscopic examination ( $\sim 200$  ml fixed in acid Lugol's solution) were taken from the initial phytoplankton assemblage and before each experiment to document its composition. Taxonomic identification was performed (Fig. 26) according to the procedure detailed in Cabrol et al., (2015).

At the end of each experiment for each replicate, two duplicates of 200 ml, pre-filtered over a 63  $\mu\text{m}$ , were collected for Chl *a* measurement and for taxonomic determination.

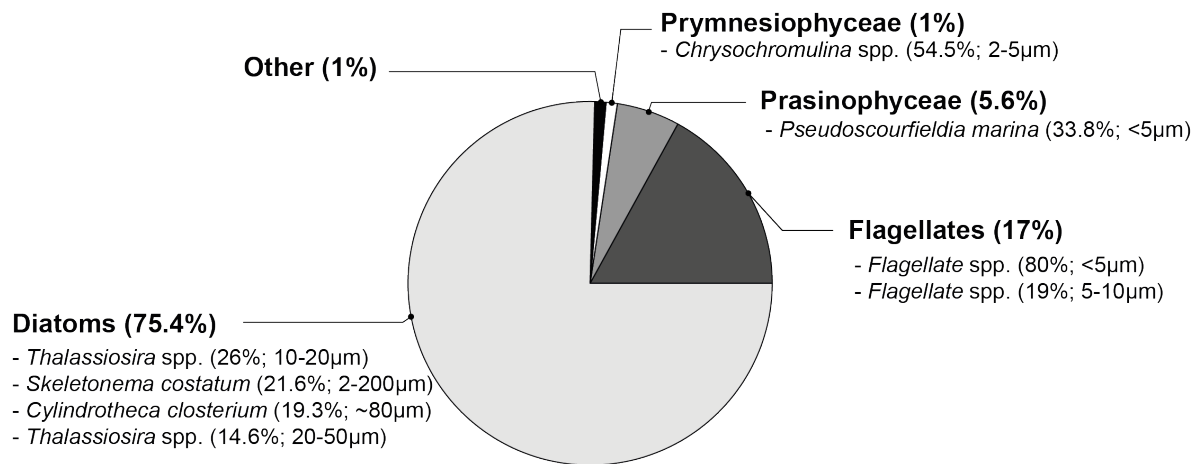


Figure 24 : Composition of phytoplankton assemblage (% of total) and for each category (taxa % by category) used during phytoplankton and zooplankton feeding experiments.

### 3.4.4 Prey assemblages: Zooplankton community

Mesozooplankton was collected two days before the experiments commenced, using a zooplankton net (1 m diameter and 158  $\mu\text{m}$  mesh size), that was gently towed from  $\sim 100$  m to the surface at the same station where krill were caught. On board, zooplankton was diluted and pre-screened through a 2000  $\mu\text{m}$  sieve to remove potential krill competitors (e.g., *Hyperiidae*, chaetognaths, gelatinous organisms) and large or advanced stage of copepods such as *Paraeuchaeta* sp. and *Calanus hyperboreus* (Noyon et al., 2009; Agersted and Nielsen, 2016). At the laboratory, zooplankton was kept in 500 L tanks filled with seawater filtered at 0.2  $\mu\text{m}$  and at the salinity of 29. Mesozooplankton was fed once with dry phytoplankton (similar to krill) and dead animals were removed before the experiments following the procedure as described in Granéli et al., (1993). Then, abundance and composition of zooplankton were determined to the lowest taxonomic level whenever possible on subsamples of 100ml ( $n = 5$  to 8; Fig. 27), using a stereomicroscope (Leica Mz12.5). For the functional feeding response on mesozooplankton, preys were gently homogenized, kept in suspension and a known volume was added to each experimental bucket to reach the planned prey concentrations (10 to 300 ind.L<sup>-1</sup>).

At the end of the experiment, all mesozooplankton were retrieved using a 63  $\mu\text{m}$  mesh size sieve kept in water to reduce damage to appendages and were fixed in formaldehyde solution (3% v/v final concentration). This mesh size was chosen as the size spectrum of mesozooplankton in the experiments ranging from  $\sim 100$  to  $\sim 2000$   $\mu\text{m}$ . In addition, two subsamples of Chl *a* were taken and measured by the method mentioned above to determine remaining Chl *a*. Note that grazing of krill on phytoplankton in the zooplankton experiments was not calculated due to possible food chain effects (Atkinson and Snyder, 1997). All remaining zooplankton organisms of each replicate were subsequently counted and identified to the genus or species level within six months. As krill might partially ingest their preys, copepods with clear injuries (e.g., lack of antennae or missing limbs) were considered as eaten (Ohman, 1984). However, compared to other studies involving krill species (e.g.,

Ohman, 1984; Beyer, 1992), these observations were rare (less than 0.5% of total observations).

Carbon content of preys used during experiments was determined either by direct carbon measurements of mesozooplankton from the study area (J. Cabrol, unpublished data) or was converted from length-carbon regression curves. Body length ( $L$ ;  $\mu\text{m}$ ) was measured of  $\sim 20$  individuals and the following equations were applied: i) Copepodite of *Paraeucheta* sp. =  $1.15e^{-23} \times L(\mu\text{m})^{6.92}$  (Tönnesson et al., 2006); ii) Copepodite of *Metridia longa* =  $5.39e^{-9} \times L(\mu\text{m})^{3.0167}$  (Hirche and Mumm, 1992) and iii) Copepodite of *Oncaea* sp. =  $2.51e^{-8} \times L(\mu\text{m})^{2.90}$  (Satapoomin, 1999).

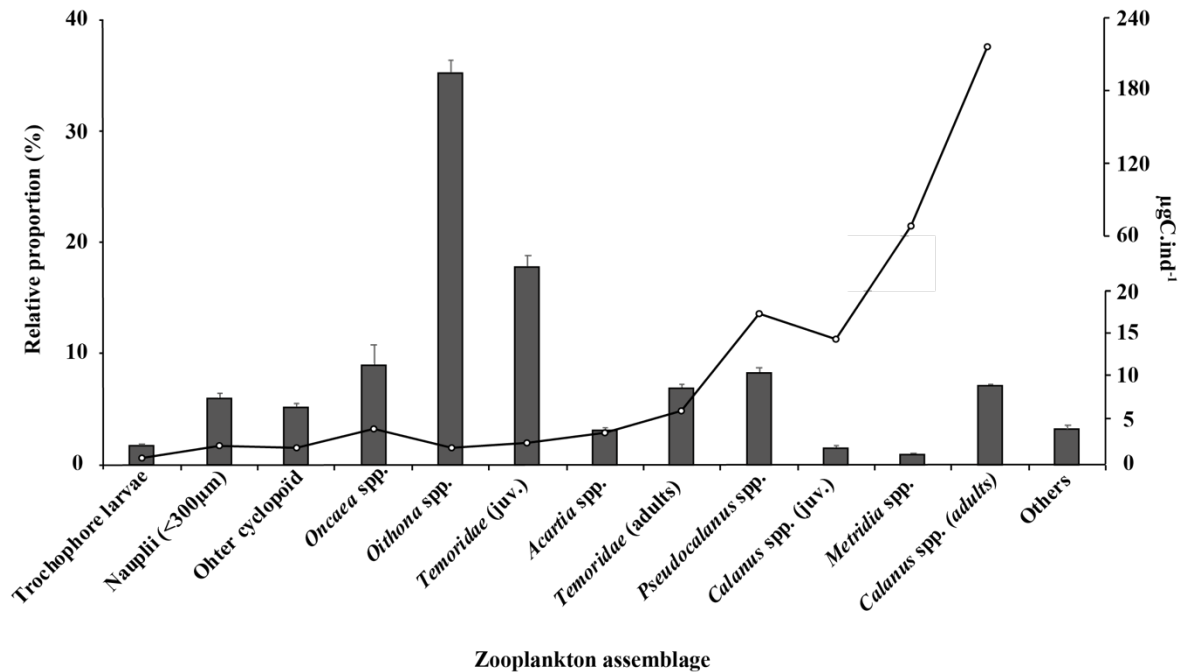


Figure 25 : Relative mesozooplankton composition (dark bars) and the respective carbon contents (line with empty dot) used during zooplankton experiments. Only zooplankton which contributed more than 1% of total abundance or total carbon content has been considered.

### 3.4.5 Ingestion rates

Ingestion rates ( $\mu\text{gC}\cdot\text{mgCkrill}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) were calculated by the difference in prey concentrations between the start and the end of the experiments, corrected by control experiments, accounting for potential growth or mortality, divided by the carbon content of predators and the duration of the experiment (Frost, 1972, 1975). Then, the best curve was determined, fitting to the raw data of the ingestion rates ( $\mu\text{gC}\cdot\text{mgCkrill}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) for each species and treatment, using R (NLS2 package (V.1.1.456; R Core Team, 2017); Grothendieck, 2013). The best Holling type response (type I = linear, type II = rectangular hyperbola; type III = sigmoidal (S-shaped); Holling, 1959), assuming a zero ingestion without prey, was determined using an information-theoretical approach with AIC (Akaike's Information Criterion; Akaike, 1974) according to equations presented in detail in Agersted et al. (2011) and Schultz and Kjørboe (2009). The AIC approach was chosen over the r-squared approach since the latter does not provide the best-fit-model solution for non-linear models (Motulsky and Ransnas, 1987; Spiess and Neumeyer, 2010). Furthermore, the half-saturation ( $K_m$ ) constant, corresponding to the prey concentration at which the ingestion rate is half of the maximum ingestion rate, was used to compare potential differences in ingestion rates between species (*M. norvegica* and *T. raschii*) and treatment (with and without phytoplankton). Finally, maximum ingestion rates were converted to daily carbon rations (% of body carbon per day; DR).

### 3.4.6 Feeding selectivity

The relative contribution of each mesozooplankton species to the diet of both krill species (% of ingested carbon) was plotted against the relative contribution of the total amount of carbon prey available (% of available carbon). According to Noyon et al. (2009), preys were positively selected when they were eaten in higher proportion compared to their

relative abundance, above a 1:1 ratio, and thus not selected when below. Only mesozooplankton species that contributed more than 1% of the total abundance or total carbon content were considered. Data are presented as means of each prey concentration  $\pm$  standard error (n = 3).

## 3.5 RESULTS

### 3.5.1 Functional feeding response: phytoplankton ingestion

Both krill species displayed a Holling type III functional response of their ingestion rates (Fig. 28) when offered an increasing concentration of mixed phytoplankton composed of 64 taxa dominated by diatom species (Fig. 26). The threshold to trigger feeding response was similar between both species ( $\sim 62 \mu\text{gC.L}^{-1}$ ). However, *M. norvegica* clearly showed a lower level of ingestion than *T. raschii*. The half-saturation constant ( $K_m$ ) of *M. norvegica* was reached at a phytoplankton concentration of  $304 \mu\text{gC.L}^{-1}$  ( $\sim 7.1 \mu\text{gChl } a.\text{L}^{-1}$ ). At this concentration *M. norvegica* showed an ingestion rate of  $0.04 \mu\text{gC.mgCkrill}^{-1}.\text{h}^{-1}$ . In comparison, *T. raschii* reached  $K_m$  at a phytoplankton concentration of  $555.9 \mu\text{gC.L}^{-1}$  ( $\sim 12.9 \mu\text{gChl } a.\text{L}^{-1}$ ), showing an ingestion rate of  $0.24 \mu\text{gC.mgCkrill}^{-1}.\text{h}^{-1}$ . Daily rations (DRs), at maximum ingestion rate of phytoplankton corresponded to 0.19% and 1.15% of body carbon per day for *M. norvegica* and *T. raschii*, respectively.



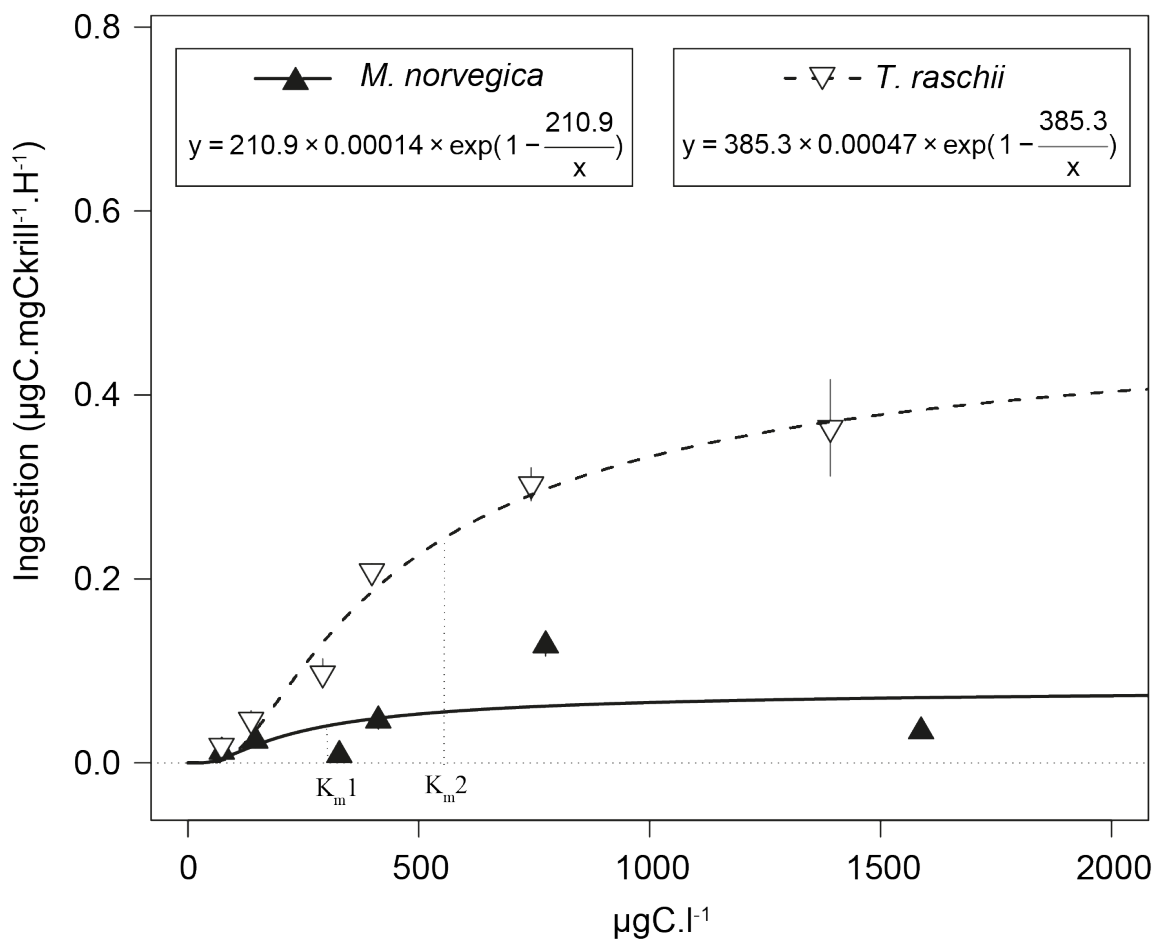


Figure 26 : Ingestion rates (IR;  $\mu\text{gC.mgCkrill}^{-1}.\text{h}^{-1}$ ) for *M. norvegica* (black triangles) and *T. raschii* (empty inverted triangles with dashed line) as a function of phytoplankton concentration ( $\mu\text{gC.l}^{-1}$ ) at  $6^{\circ}\text{C}$  in the dark. Shown as mean  $\pm$  SE ( $n = 3$ ) for each concentration.  $K_{m1} = 304 \mu\text{gC.l}^{-1}$ ;  $K_{m2} = 555.9 \mu\text{gC.l}^{-1}$ .

### 3.5.2 Functional feeding response: zooplankton ingestion

The zooplankton prey assemblage was composed of 28 taxa dominated by intermediate-sized zooplankton varying between 500 to 1500  $\mu\text{m}$  (almost 70%; Fig. 27). When offered increasing concentrations of this assemblage with or without phytoplankton, *M. norvegica* showed a Holling type III response, whereas *T. raschii* displayed a Holling type II response. However, both species showed comparable ingestion rates in the absence of phytoplankton when feeding only on mesozooplankton (Fig. 29). The  $K_m$  of the ingestion

rate on mesozooplankton of *M. norvegica* was almost 4 times lower when phytoplankton was present, as compared to the absence of phytoplankton (168 compared to 631  $\mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$ ). Similarly, maximum ingestion rate was lower when phytoplankton was present (0.6 compared to 1.12  $\mu\text{gC}\cdot\text{mgCkrill}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ; Fig. 29A). When converted into DRs, ingestion rates on mesozooplankton with and without phytoplankton correspond to 2.97 and 5.4% of body carbon per day, respectively.

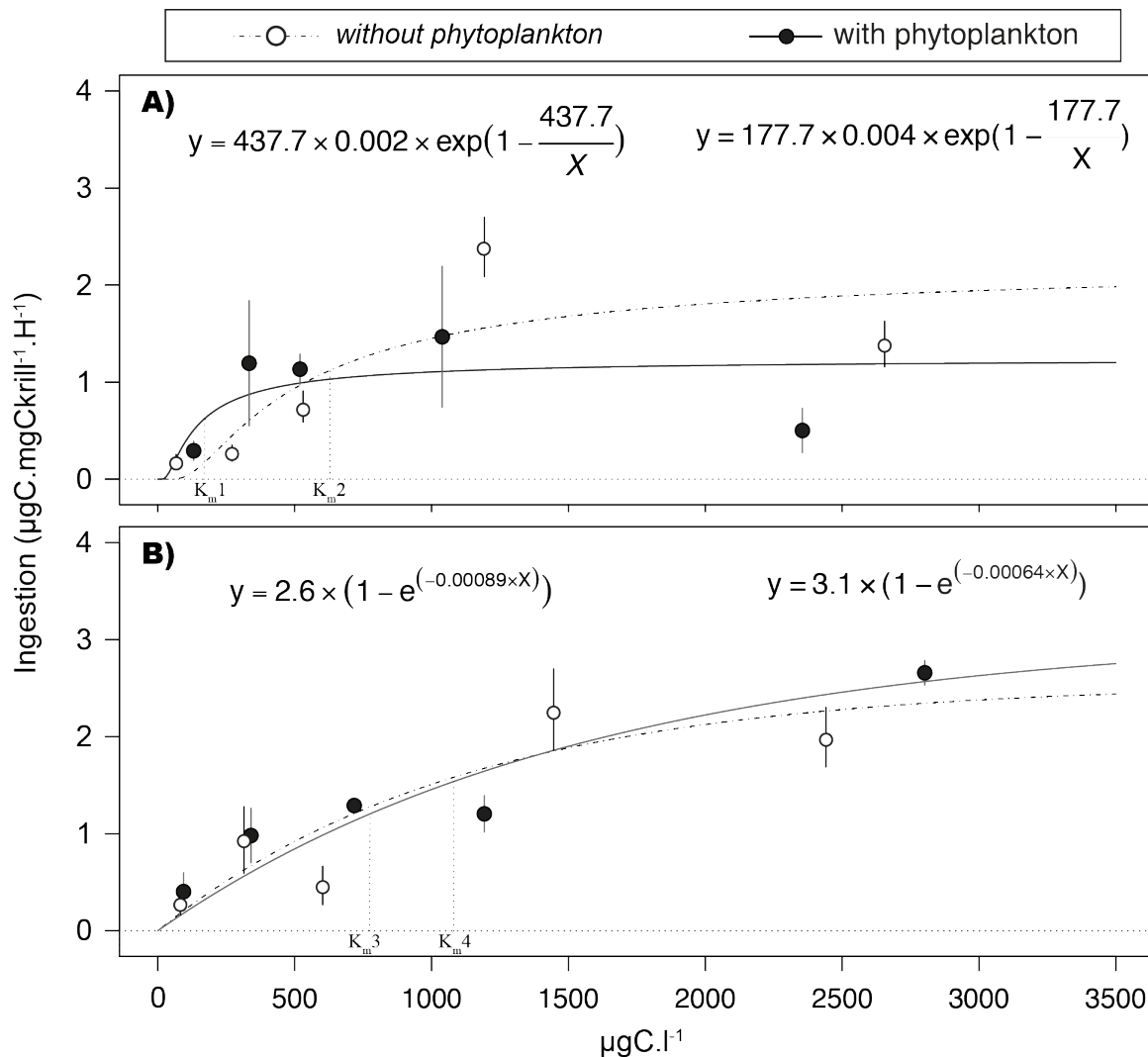


Figure 27 : Ingestion rates (IR;  $\mu\text{gC}\cdot\text{mgCkrill}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) of *M. norvegica* (a) and *T. raschii* (b) as a function of mesozooplankton concentration ( $\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$ ) in absence of phytoplankton (empty dot with dashed line) and presence of phytoplankton ( $\sim 10.8 \mu\text{gClh a.l}^{-1}$ ; black circles with black line) at  $6^\circ\text{C}$  in the dark. Shown as mean  $\pm$  SE ( $n = 3$ ) for each concentration.  $K_{m1} = 168 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$ ;  $K_{m2} = 631 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$ ;  $K_{m3} = 775.3 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$ ;  $K_{m4} = 1084 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$ .

For *T. raschii*, results revealed that the difference of the ingestion rate on mesozooplankton with and without phytoplankton was much less marked than the one found in *M. norvegica* (Fig. 29).  $K_m$  of *T. raschii* was at prey concentration of 775.3  $\mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$  and 1084  $\mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$  (~120 and 160  $\text{ind}\cdot\text{L}^{-1}$ ) and ingestion rates were 1.54 and 1.29  $\mu\text{gC}\cdot\text{mgCkrill}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  with and without phytoplankton, respectively. Similarly, the DRs of *T. raschii* in treatment with and without phytoplankton were comparable of 6.24 and 7.4% body carbon per day<sup>-1</sup>, respectively.

### 3.5.3 Selectivity on zooplankton

The presence or absence of phytoplankton did not seem to influence the selectivity of both krill species on mesozooplankton as no clear changes in patterns of selectivity were observed (Fig. 30). However, different patterns of selectivity emerged with regard to each krill species and prey concentration, although large variability in feeding response occurred. *M. norvegica* was more selective on large *Calanus* spp. at higher concentrations (Fig. 30A). On the other hand, several species showed no effect of concentration on their predation vulnerability like *Oncaea* sp. for *M. norvegica* (Fig. 30B) or *Metridia* spp. for *T. raschii* (Fig. 30A).

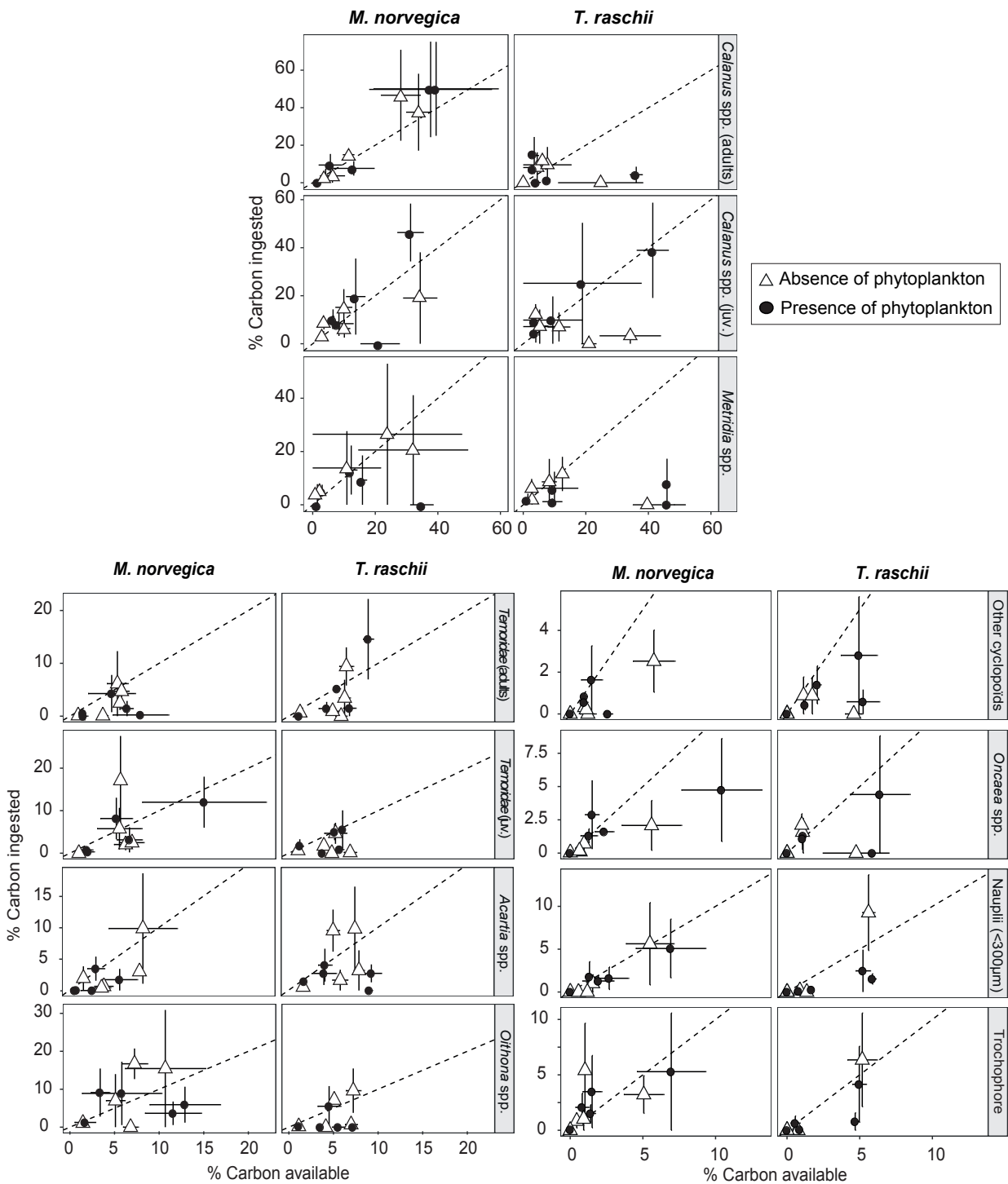


Figure 28 : Relative contribution of mesozooplankton species to the diet of *M. norvegica* and *T. raschii* with (grey circles) and without (black triangles) phytoplankton to each concentration (mean  $\pm$  SD; n = 3), versus their relative contribution to the total amount of available preys in terms of carbon weight. Straight dashed line corresponds to 1:1 ratio, dots above this line indicate a feeding selection.

## 3.6 DISCUSSION

### 3.6.1 Ingestion rates of krill on phytoplankton

Both krill species showed a Holling type III functional response of their ingestion rates, when offered an increasing concentration of a natural phytoplankton assemblage. The Holling type III functional feeding response is typically related to prey switching (Holling, 1959; Kiørboe et al., 1996) or a change in foraging effort with prey concentration (Kiørboe et al., 2018). This sigmoidal curve response was also observed when both species were feeding on a monoculture of diatoms (*Thalassiosira weissflogii*; Agersted and Nielsen, 2016), indicating the presence of a phytoplankton concentration threshold to trigger a more efficient feeding response. The phytoplankton threshold concentration was comparable for *M. norvegica* and *T. raschii* (Fig. 28), indicating that both species started to feed more efficiently at almost similar prey concentrations. The presence of a sigmoidal response also suggests that energetic costs for searching and handling prey below these algal concentrations are higher than the energy gain obtained (Lam and Frost, 1976).

Ingestion rates found during our experiments for *T. raschii* were similar to those reported by Tegllhus et al. (2015) for *Thysanoessa* spp. in the Godthåbsfjord (SW Greenland). The maximum ingestion rate was  $11.52 \mu\text{gC} \cdot \text{mgC}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$  in the present study, as compared to  $11.5 \pm 4.6 \mu\text{gC} \cdot \text{mgC}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$  from *in situ* calculation in the Godthåbsfjord. However, the ingestion rates found for *M. norvegica* were in the same range, but somewhat lower compared to results from feeding experiments using monoculture of *Thalassiosira* sp. with individuals sampled in Norwegian Sea (Agersted and Nielsen, 2016). These differences may be induced by distinct experimental setups. Large volumes should be used in experiments with pelagic animals, as smaller volumes are known to induce a decrease of ingestion rates (Båmstedt et al., 2000). In the present study, a lower volume than in the study by Agersted and Nielsen (2016) was used during the experiment as a trade-off between replicates/controls, space, prey concentration needs and time for preparation. Although the size difference between *M. norvegica* and *T. raschii* was taken into account, it might be possible that there was a bottle

effect with the larger species *M. norvegica*, leading to a decrease of the ingestion rate, as we observed behavioural differences between both krill species. *M. norvegica* seemed to occur closer to the bottom of the bucket than *T. raschii*. On the other hand, our lower ingestion rates of *M. norvegica* compared to those reported by Agersted and Nielsen (2016) may be due to utilization of a natural phytoplankton assemblage with different size classes ranging from 2 to > 50  $\mu\text{m}$  (Fig. 27). Indeed, the distance between adjacent setae on the feeding appendages of *M. norvegica* is 25  $\mu\text{m}$  (Berkes, 1973). Per se, *M. norvegica* can efficiently exploit phytoplankton cells from 20 to 140  $\mu\text{m}$  (Artiges et al., 1978). However, Sameoto (1980) showed that the smallest item preyed by *M. norvegica* (as well as *T. raschii*) in spring in the Gulf St. Lawrence was 10  $\mu\text{m}$ . This result was also confirmed in recent grazing experiments showing that *M. norvegica* could feed on small cells (5-10  $\mu\text{m}$ ) but at a lower rate, as compared to larger cells (Agersted and Nielsen, 2016). Considering the above and the phytoplankton composition used during the experiments (Fig. 27), several phytoplankton species might be of suboptimal size to be fed on efficiently, leading to an overestimation of the available phytoplankton concentration.

Despite sharing similar threshold concentrations to trigger a feeding response, both krill species exhibited two contrasted levels of ingestion rates on phytoplankton (Fig. 28). *T. raschii* showed a maximum phytoplankton ingestion rate of one order of magnitude higher than *M. norvegica*, demonstrating that *T. raschii* could exploit highest density patches of phytoplankton before reaching saturation (e.g., highest prey concentration at  $K_m$ ; Fig. 28). These results are in accordance with previous studies that showed that *T. raschii* was more herbivorous than *M. norvegica* (e.g., Falk-Petersen et al., 2000; Agersted et al., 2014; Cabrol et al., 2019). A comparison of phytoplankton concentrations at  $K_m$  with in situ phytoplankton concentrations found in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL; e.g., Blais et al., 2018; Cabrol et al., submitted), suggest that *T. raschii* could not reach saturation of its ingestion rate in the field, except in high-density phytoplankton patches. However, generalization from experiments to field conditions should be made with caution, as the results from experiments might change according to the experimental setup (see review of Gorokhova and Hassen, 1997). Nevertheless, krill are not just passive particles but interact with their biotic and

abiotic environments (e.g., Tarling and Thorpe, 2014; Weissburg et al., 2019). It was demonstrated that krill, including *T. raschii*, was able to detect phytoplankton concentration gradients or odor and adapt their swimming behaviour (e.g., speed, path orientation, time spent sinking) and are thus able to remain in the vicinity of the phytoplankton layers (Price et al. 1989). In agreement, the large range of phytoplankton ingestion rates found during the experiments demonstrate high feeding plasticity of *T. raschii*. This indicates that krill might adapt to heterogeneous prey-scapes, so that for example high food concentrations in microlayers can be exploited efficiently to quickly fulfill metabolic needs. Such behaviour is also consistent with other observations, showing zooplankton that exploit phytoplankton patches efficiently (e.g. Woodson et al., 2005; Schmidt and Atkinson, 2016). Such feeding strategies could also have important implications for understanding the energetic strategies of northern krill species, when facing spatial variations in environmental conditions, and might explain why Cabrol et al., (submitted) did not find any changes in the lipid energy contents of *Thysanoessa* sp. in the EGSL, despite marked spatiotemporal changes in phytoplankton standing stock. In contrast, *M. norvegica* exhibited lower ingestion rates and prey concentration at  $K_m$  than *T. raschii*, indicating that this species was not being able to exploit similarly high phytoplankton density patches. Phytoplankton concentration found at  $K_m$  was slightly higher than the average concentration of phytoplankton found in the EGSL, suggesting that most of the time *M. norvegica* might not reach saturation. However, differences in the level of ingestion rates between both krill species might be of importance in supporting the stable coexistence occurring in some North-Atlantic regions (e.g. Plourde et al., 2014), as both species showed in situ trophic overlaps (Berkes, 1976; Agersted and Nielsen, 2016; Cabrol et al., 2019). Different levels of ingestion will permit exploitation of similar resources but present at different concentrations in the space, since *T. raschii* might exploit highest phytoplankton concentration as compared to *M. norvegica*, resulting in a potential spatial segregation of their respective trophic niches. As a consequence, this could limit the potential competition for shared resources in addition to other processes already observed in the EGSL (see Plourde et al., 2014 and Cabrol et al., 2019).

### 3.6.2 Ingestion rates on zooplankton

Using the natural zooplankton assemblage that is dominated by intermediate-sized taxa (Fig. 27), *M. norvegica* and *T. raschii* showed two different feeding strategies expressed here by differential Holling type response. However, during our experiments both species were able to exploit high concentration of mesozooplankton ranging between ~100 to ~2000  $\mu\text{m}$  before reaching saturation. In addition, we highlight that the presence of phytoplankton did not affect the type of feeding response of *M. norvegica* but decreased its ingestion rate on zooplankton (Fig. 29A). In addition, the threshold concentration to trigger an efficient feeding response of *M. norvegica* was lower in presence of phytoplankton, suggesting that its feeding activity was higher at low zooplankton concentration in the presence of phytoplankton. This resulted in the lower  $K_m$  in the treatment with phytoplankton, demonstrating that *M. norvegica* reached an ingestion rate saturation at lower zooplankton prey density. This result was unexpected, since *M. norvegica* did not ingest large amounts of phytoplankton during the phytoplankton experiment. On the other hand, the rapid saturation of zooplankton ingestion observed in presence of phytoplankton (Fig. 29A) might also be related to the high phytoplankton density used during zooplankton experiment. Background phytoplankton concentrations during the zooplankton experiment were high and clearly above the half-saturation constant on phytoplankton ingestion rate of *M. norvegica* in phytoplankton only experiments. A decrease in ingestion rates might result from an increase of searching or handling time due to the presence of a high number of particles leading to a decrease of the feeding efficiency. This has already been observed among copepods feeding on phytoplankton, and also in high turbidity environments when the number of inorganic particles became too high for other krill species (e.g., Fuente et al., 2016) or other macrozooplankton species (e.g. mysids; Carrasco et al., 2007). On the other hand, the existence of a Holling type II response indicates that during our experiments individuals of *T. raschii* fed opportunistically on zooplankton. As the encounter probability increased with increasing prey concentration, the consumer was apparently limited by the handling, ingestion and the digestive time (Kiørboe et al., 2018). However, phytoplankton did not



influence the ingestion rate as well as the selectivity on mesozooplankton of *T. raschii* (Figs. 29B, 30).

Observed prey selectivity response during the zooplankton experiments showed high variability for both krill species. This is not surprising, as krill is able to feed on a broad size range of prey (e.g., Mauchline, 1980; Agersted and Nielsen, 2016), and thus the diet will largely vary among individuals, depending on random encounter events between prey and predator. This will result in a high potential variability between replicates within each prey concentration. Nevertheless, the results highlight that both species fed on all mesozooplankton, used in the experiments but showed responsive and adaptable feeding strategies to the available prey type. According to the optimal foraging theory (*sensus* MacArthur and Pianka, 1966), the individuals should maximize the energy gain by feeding on the easiest prey to catch or the most nutritive, which results in reality in a combination of both. Accordingly, the results on the selectivity suggest that *M. norvegica* may increase its selectivity on lipid-rich copepods, as *Calanus* spp., when concentrations increase. However, several species were not selected independently of their availability, such as *Oncaea* sp. or *Metridia* spp.. Such feeding behaviour might be explained by a lack of detection, swimming escape capacities of the prey or low proportion in relation to other prey available in the feeding experiment. Regarding the influence of phytoplankton, we did not find strong evidence of a drastic change of selectivity in the presence compared to the absence of phytoplankton, suggesting that the presence of phytoplankton affects more the quantity than the type of ingested zooplankton. However, further research with a higher replication effort is needed to confirm these findings.

### 3.6.3 Daily rations

In our experiment, maximum DRs were similar to values available from literature of <2% for *M. norvegica* feeding on phytoplankton (Agersted and Nielsen, 2016) and of 0-33 % feeding on zooplankton (McClatchie, 1985; Båmstedt and Karlson, 1998; Agersted and Nielsen, 2016). DRs in *T. raschii* were 0.5-1.5 % when feeding on phytoplankton (Tegllhus et al., 2015; Agersted et al., 2011; Agersted and Nielsen, 2016). The values were also comparable with DRs of other krill species, such as 1.0 to 1.5 % in *E. superba* (Meyer et al., 2010) or 4-6 % in *E. pacifica* (Du and Peterson, 2014). From an energetic point of view, the DRs of energy intake should be higher than the net cost of respiration to allow energy accumulation available for other processes such as growth or reproduction (Van-Noordwijk and De Jong, 1986). Energy needs to fuel routine metabolism are at least  $0.87 \pm 0.11$  % in *M. norvegica* and  $0.91 \pm 0.17$  % in *T. raschii*, based on the oxygen consumption for the routine metabolism at 6°C from individuals sampled in the EGSL (Ollier et al., 2018), and assuming an oxycaloric coefficient of  $11.72 \text{ kJ.g}^{-1}\text{O}_2$  (Kleiber, 1965 after unit conversion) and an average energy content of  $5.2 \pm 0.45 \text{ KJ.j}^{-1}.\text{g}^{-1}\text{ww}$  for *M. norvegica* and  $4.31 \pm 0.58 \text{ KJ.j}^{-1}.\text{g}^{-1}\text{ww}$  for *T. raschii* in the EGSL (V. Lesage, DFO, unpublished data). These calculations are first order estimates and will vary with numerous factors (e.g., temperature, current state of the animal). However, the estimate of energy needed by *M. norvegica* ( $0.87 \pm 0.11$  %) was significantly lower than 4.56 % as previously suggested by McClatchie (1985), whereas the calculated value for *T. raschii* was similar to values of 0.5-1.2% recently found by Tegllhus et al. (2015) and Agersted et al. (2011). According to Agersted and Nielsen (2016), the physiological needs of *M. norvegica* should be similar to those of *E. superba*, since both species likely exhibit similar energy needs (~1.0 to 1.5 % DR; Clarke and Morris, 1983; Atkinson et al., 2002), indicating that energy requirements of 4.56 % for *M. norvegica* found by McClatchie et al., (1985) might be overestimated, which is also in line with our calculations. Accordingly, *M. norvegica* did not satisfy its physiological needs during the phytoplankton experiment, despite high phytoplankton concentrations, while it easily met its physiological needs ingesting mesozooplankton, even at low concentrations ( $225 \mu\text{C.L}^{-1}$

equivalent  $\sim 34 \text{ ind.L}^{-1}$  including small species and early developmental stages). Therefore, feeding on a single adult *Calanus* spp specimen ( $\sim 200 \mu\text{gC.ind}^{-1}$ ) would allow *M. norvegica* to compensate for its daily respiration cost at  $6^\circ\text{C}$ . This temperature is slightly higher than its *in situ* average temperature in the EGSL (Plourde et al., 2014).

We found that the phytoplankton assemblage as a unique food source could cover daily energetic requirements of *T. raschii*, when available at high concentrations (up to  $1200 \mu\text{gC.L}^{-1}$  equivalent to  $28 \mu\text{gChl } a.\text{L}^{-1}$ ). However, it is important to note that, in our experiment, like for *M. norvegica*, almost 10% of all available phytoplankton was maybe too small ( $< 5 \mu\text{m}$ ) for consumption by *T. raschii*, leading to a potential overestimation of the real prey concentration available, although such size class also occur in nature. In addition, as already observed for *M. norvegica*, *T. raschii* could switch from a phytoplankton to a zooplankton diet to quickly meet its energetic requirements, as already suggested by Cabrol et al., (2019) in the St. Lawrence Estuary and by Falk-Petersen et al., (2000) in high-latitude fjords.

### 3.7 CONCLUSION

In this study, we analyzed the functional feeding response of the ingestion rates on diversified phyto- and on zooplankton assemblages with increasing concentrations. We illustrated that phytoplankton affected the ingestion rate on zooplankton of *M. norvegica*, but not of *T. raschii*. The occurrence of phytoplankton influences more the quantity than the type of ingested mesozooplankton, providing new insights into functional feeding ecology of these two ecologically relevant species in Northern Atlantic. These findings demonstrate the importance to include prey diversity when modelling dynamics of northern krill stocks. These data should contribute to improve parameterization of individual-based models of separate krill stock dynamics and ecosystem-based food web models, even though quantitative studies are still needed to assess the amount of phyto- or zooplankton standing stock, required to support krill populations. Extending these results in view of the ecology of

krill and their role in ecosystem functioning, our study also suggests that omnivory and the large feeding plasticity observed in both krill species might enable them, to efficiently exploit dominant or profitable preys even if these are often distributed heterogeneously in time and space. These differential feeding strategies may serve to minimize food limitation and help to maintain stable coexistence of several krill species.

### **3.8 ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank our captain P. Joly for help in the field and laboratory. Special thanks are extended to all participants to laboratory experiments, especially L. St-Amand for her help during lab preparation and analyses and J.-Y. Couture for phytoplankton identification. We also thank Dr. C. Hammer for revising the English language and improving the manuscript. JC was granted a two-year PhD scholarship from the Fond de Recherche Québec Nature et Technologie (FRQNT). This research was financially supported by the strategic partnership grant (STPGP-447363) from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) awarded to GW, SP, RT, CN and MS. This is a contribution to the program of Québec-Océan (Groupe interinstitutionnel de recherche en océanographie du Québec).

## 3.9 SUPPLEMENTAL INFORMATION (CHAPITRE 3)

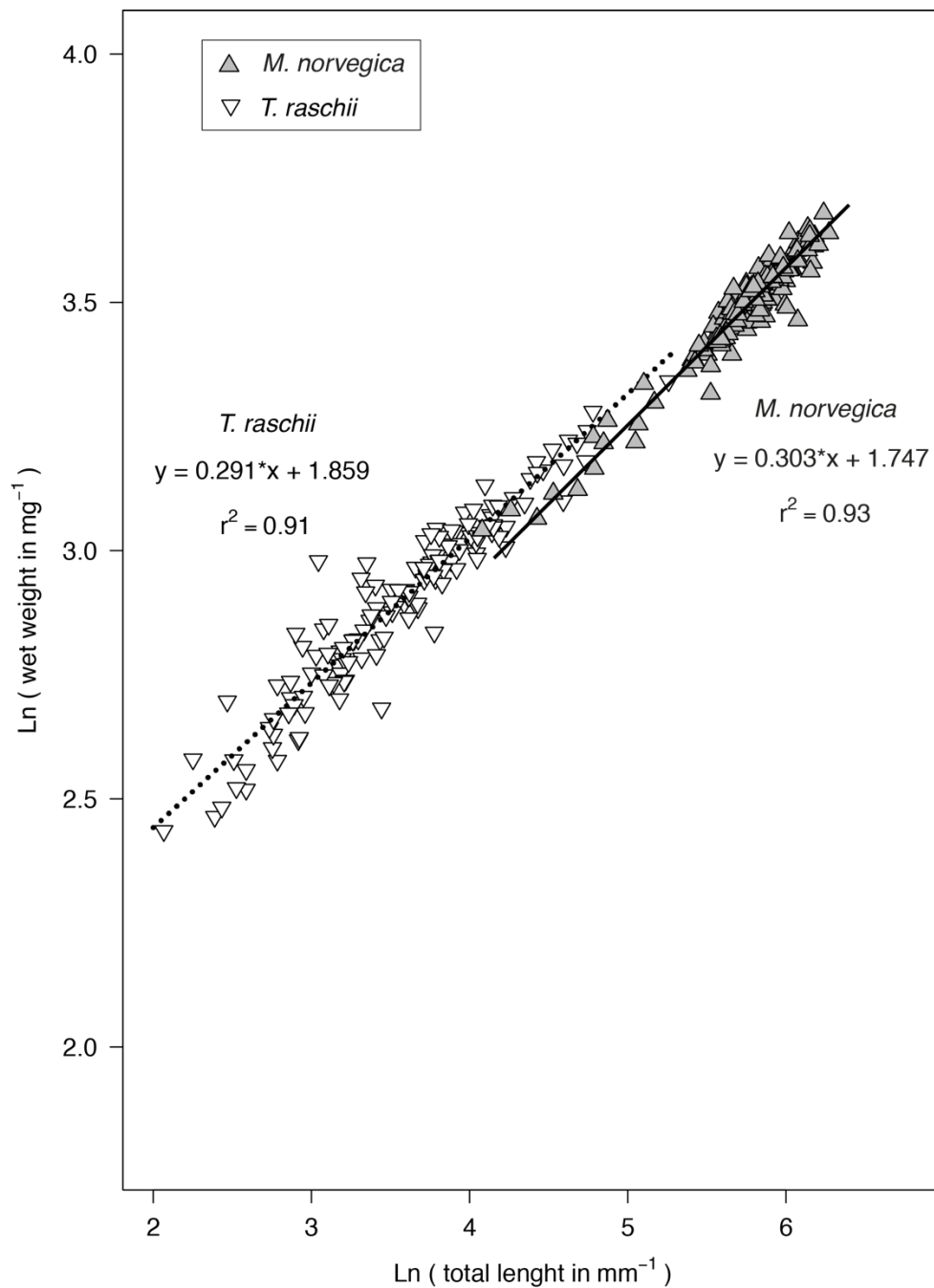


Figure 29 : Relationship between the Length (mm<sup>-1</sup>) and wet weight (mg<sup>-1</sup>) both log transformed for *M. norvegica* (grey triangle; n = 169) and *T. raschii* (empty inverted triangle; n = 134)



## CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif principal de ce travail de doctorat était de déterminer et de comparer les mécanismes d'alimentation en relation avec les facteurs environnementaux pouvant influencer les performances des trois espèces dominantes de krill, soit *M. norvegica*, *T. inermis* et *T. raschii*, qui coexistent dans l'EGSL. Pour ce faire, des approches i) *in situ* combinant différents niveaux de résolutions spatiales et temporelles, et ii) expérimentales ont été favorisées (voir Fig. 8). Grâce à l'utilisation des acides gras et des isotopes stables comme marqueurs trophiques, nous avons été en mesure de reconstruire les niches trophiques réalisées de chacune des trois espèces de krill. L'utilisation combinée de données biochimiques provenant des proies et de modèles mathématiques a permis d'obtenir une résolution trophique jusqu'ici inégalée pour ces espèces, apportant ainsi un regard nouveau sur leur écologie. Nous avons également utilisé avantageusement les données issues des lipides de réserve pour mettre en évidence la présence de différentes stratégies énergétiques permettant de pallier aux variations saisonnières et spatiales des conditions environnementales. Enfin, nous avons été en mesure de déterminer, et surtout de quantifier, en estimant *in situ* et en mesurant *in vivo*, les interactions entre ces trois espèces de krill et les niveaux trophiques inférieurs. En combinant l'ensemble de ces données recueillies sur presque trois années, nous avons pu répondre de façon adéquate, et de surcroît avec des résultats novateurs, à ces deux questions de recherche : l'écophysiologie de ces trois espèces est-elle dépendante des variations saisonnières et spatiales ? (chapitres 1 et 2, respectivement) et les réponses fonctionnelles des taux d'ingestions sont-elles déterminées par leur sélectivité trophique ? (chapitre 3). Il est toutefois important de mentionner que depuis le début de ce projet de doctorat, d'autres études se sont également intéressées au rôle de prédateurs de ces espèces (Agersted et al. 2014 ; Huenerlage et al. 2014, 2015 ; Tegllhus et al. 2015 ; Agersted & Nielsen 2016 ; Benkort et al. 2019). Ces études se sont surtout concentrées sur les communautés de krill à une échelle locale n'incluant pas, ou peu, de

variabilité spatiale et/ou temporelle. La présente thèse se démarque de ces dernières en s'intéressant aux effets de l'hétérogénéité du milieu marin qui est particulièrement présente dans les moyennes et hautes latitudes. En outre, cette thèse trouve également son originalité par les détails qu'elle fournit sur l'écologie trophique de ces espèces de krill, et vient compléter, approfondir et même pallier certaines lacunes des études mentionnées ci-dessus. Les données issues de ce doctorat fournissent une vision de l'écologie de ces trois espèces durant la période hivernale en présence d'un couvert de glace, ce qui représente les premières informations recueillies dans ces conditions pour ces espèces. Ces informations serviront de base pour : i) alimenter et borner différents modèles (individuel et écosystémique) ; et ii) contribuer à des prises de décisions éclairées quant au rôle et à l'importance écologique du krill nordique en vue d'une exploitation humaine, qui semble probable pour les années futures. Ces informations représentent à ce jour le portrait le plus complet et détaillé disponible des populations de krill présentes dans le Saint-Laurent, mais aussi de façon générale sur l'écologie trophique de ces espèces.

## **Retour sur les principaux thèmes abordés dans cette thèse**

### **Variation de la condition physiologique & stratégies énergétiques**

L'EGSL constitue un environnement unique à la confluence des systèmes Arctique et Atlantique. Il présente une forte variabilité saisonnière, mais aussi spatiale de ses conditions environnementales (Galbraith et al. 2017 ; Lavoie et al. 2017 ; Savenkoff et al. 2017 ; Blais et al. 2018) et constitue l'un des environnements les plus méridionaux expérimentant un couvert saisonnier de glace de mer. Pour se maintenir et prospérer les individus de krill doivent s'adapter aux larges variations spatio-temporelles des conditions trophiques, et environnementales. Les crustacés peuvent développer trois types de stratégies différentes pour s'acclimater et survivre lors de périodes défavorables des conditions environnementales. Ces stratégies pouvant être séparées en trois catégories selon le type



d'adaptation. Stratégie de Type I : réduction extrême du métabolisme (diapause) et catabolisme des réserves énergétiques ; Stratégie de Type II : réduction prononcée des coûts métaboliques, utilisation des réserves énergétiques et alimentation opportuniste ; Stratégie de Type III : absence ou faible réduction du métabolisme, utilisation limitée des réserves énergétiques et alimentation active (Torres et al. 1994). L'analyse des données lipidiques (chapitres 1 et 2) a permis de mettre en évidence l'utilisation de deux stratégies distinctes. *M. norvegica*, l'espèce la plus tempérée semble privilégier une stratégie de type III. Possédant peu de lipides de réserve, cette dernière s'alimente de façon active tout au long de l'année (chapitres 1 et 2). Ses lipides étant composés *quasi* exclusivement de triglycérides (TAG), ceci suggère une adaptation physiologique afin de survivre dans des environnements productifs tout au long de l'année. Les TAGs étant facilement métabolisables, ils sont connus pour servir de stockage d'énergie à court terme (Lee et al. 2006), et sont généralement retrouvés chez les espèces n'ayant pas à surmonter de longues périodes de jeûne (*p. ex.*, Lee et al. 2006 ; Huenerlage et al. 2015). *T. inermis* et *T. raschii* semblent utiliser toutes les deux une stratégie de type II. Elles présentent de fortes variations saisonnières de leur contenu lipidique, avec une accumulation du printemps à l'automne et un catabolisme de ces réserves durant l'hiver. De plus, l'analyse des classes de lipides a mis en évidence la présence de cires estérifiées (WE) comme lipides de réserve, notamment chez *T. inermis*, la plus arctique des deux espèces. Contrairement aux TAGs, les WEs sont considérés comme un réservoir d'énergie à long terme et sont principalement retrouvés chez les espèces arctiques (*p. ex.*, Hagen 1999 ; Falk-Petersen et al. 2000 ; Lee et al. 2006). Tenant compte de la durée de l'hiver dans l'EGSL et de l'état des réserves énergétiques à la fin de l'automne, il est fort probable que *T. inermis* et *T. raschii* doivent continuer de s'alimenter durant ces périodes pour pouvoir survivre (Chapitre 1 ; Benkort et al. 2018).

L'analyse combinée des lipides totaux et des AGs a permis de confirmer que ces derniers étaient d'excellents indicateurs de la condition physiologique chez le krill, comme chez d'autres crustacés (Fraser et al. 1989 ; Antonnio & Richoux 2014 ; Cabrol et al. 2015). Utilisant ces derniers, nous avons pu montrer que *M. norvegica* présentait une forte variabilité spatiale de sa condition physiologique comparativement à *T. inermis* (chapitre 2). L'analyse

du contenu en AGs a permis de mettre en évidence que les variations spatiales de la condition physiologique chez *M. norvegica* étaient similaires en termes d'intensité, aux variations observées en fonction de la saisonnalité (chapitre 1). En revanche, aucune variation spatiale de la condition physiologique a été observée pour *T. inermis*, malgré des différences environnementales marquées entre les régions de l'EGSL (chapitre 2). Cette absence de variations interrégionales, mais aussi interindividuelles tend à confirmer que *T. inermis* semble mieux adaptée pour faire face aux variations spatiales des conditions environnementales comparativement à *M. norvegica*. Ces différences de performances pouvant être liées aux stratégies énergétiques, mais aussi aux différentes capacités d'exploitation des ressources disponibles. *In situ*, les réserves énergétiques de *M. norvegica* semblaient directement reliées à la densité de copépodes présente dans le milieu, alors que pour les *Thysanoessa* spp. aucune relation n'a été retrouvée, suggérant un comportement plus généraliste (chapitre 1). L'analyse des réponses fonctionnelles a mis en évidence que *T. raschii* pouvait exploiter et s'alimenter sur de plus fortes concentrations de phytoplancton que *M. norvegica* (chapitre 3). Bien que les taux d'ingestion n'aient pas été déterminés pour *T. inermis*, cette dernière qui est parfois considérée dans la littérature comme herbivore au même titre que *T. raschii* (*p. ex.*, Falk-Petersen et al. 1981 ; Ikeda & Skjoldal 1989 ; Weslawski et al. 2000) pourrait partager les mêmes capacités de broutage lui permettant d'exploiter de fortes concentrations de phytoplancton. *T. inermis* serait, elle aussi, en mesure d'exploiter plus efficacement des milieux très hétérogènes, expliquant en partie l'absence de variations spatiales. Outre l'utilisation des réserves énergétiques et une alimentation opportuniste, le krill peut également décroître en taille, régresser sexuellement ou diminuer son métabolisme afin de limiter les coûts en période de pénurie alimentaire (*p. ex.*, Ikeda & Dixon 1982 ; Meyer 2012). En accord avec Huenerlage et al. (2015), il est peu probable que ces trois espèces aient recourt à une diminution drastique de leur métabolisme, mais privilégieraient plutôt une diminution de taille, bien que cette dernière n'ait pas été observée lors nos suivis. Aussi, il serait important de réaliser des expériences d'alimentations de type « famine/réalimentation » afin de déterminer le point de non-retour, ainsi que les différents mécanismes de survie employés par chacune de ces trois espèces. Ces expériences pourraient

être réalisées avec différentes catégories de nourriture : phytoplancton, zooplancton ou les deux lors des épisodes de réalimentation. Les informations ainsi obtenues permettraient d'identifier et de quantifier tous les processus clés employés dans les stratégies de survie, ainsi que les capacités de « récupération » en fonction du type de nourriture ce qui représente une des lacunes de notre étude.

### **Le comportement trophique**

Déterminer et quantifier les relations trophiques entre une proie et un prédateur en milieu marin représente un réel défi (Nielsen et al. 2018). Ceci est d'autant plus vrai pour des espèces omnivores comme le krill qui s'alimentent sur une multitude de proies en fonction de la disponibilité des ressources. C'est principalement pour cette raison que dans la littérature le krill a souvent été considéré comme un ensemble d'espèces généralistes opportunistes, mais présentant différents modes d'alimentations (herbivore à carnivore) (*p. ex.*, Agersted et al. 2014 ; Huenerlage et al. 2014). L'ensemble des données obtenues (chapitres 1 à 3) s'accorde pour montrer que bien que les trois espèces présentes dans l'EGSL possèdent une grande plasticité trophique, elles ont un comportement trophique sélectif et non pas opportuniste. Ce comportement est fonction d'un compromis entre les besoins énergétiques et la disponibilité des proies. L'alimentation *in situ* diffère entre les espèces et ne semble pas toujours influencée par les sources dominantes de nourriture. L'analyse du niveau trophique *via* les isotopes stables, ainsi que l'utilisation du ratio en AG  $\Sigma\text{zooplancton}/\Sigma\text{phytoplancton}$  qui s'est avéré être un excellent proxy du niveau trophique, a permis de mettre en évidence que toutes les espèces de krill ont un comportement omnivore, mais avec la présence de variations spatio-temporelles marquées. Nos résultats ont mis en évidence la présence d'une alimentation plus carnivore au printemps, malgré la dominance de phytoplancton et les faibles abondances de zooplancton observées (chapitres 1 et 2). Ce comportement trophique également présent dans des fjords situés dans les hautes latitudes (*p. ex.*, Falk-Petersen et al. 2000), suggère une adaptation afin de pallier à la présence d'une forte hétérogénéité spatiale et compenser les faibles conditions trophiques durant l'hiver

précédent. La présence d'une alimentation « carnivore » semble également logique d'un point de vue énergétique. Basé sur les estimations des rations énergétiques journalières (chapitre 3), *M. norvegica* ne semble pas capable de couvrir ses dépenses métaboliques en s'alimentant uniquement sur un assemblage naturel de phytoplancton alors que *T. raschii*, qui est l'espèce la plus « herbivore », car présentant les plus faibles niveaux trophiques, doit s'alimenter sur de fortes concentrations en phytoplancton pour couvrir ses besoins. Ces deux espèces peuvent facilement compenser et même obtenir un gain énergétique en s'alimentant sur des faibles à moyennes concentrations de mésozooplancton (chapitre 3). Ceci est d'autant plus vrai que certaines espèces de mésozooplancton riches en lipides (*p. ex.*, *Calanus hyperboreus*), donc énergiquement rentables, n'ont pas été incluses dans les expériences du fait de leur trop grande taille.

Une des stratégies de ce travail de thèse était de fournir un détail trophique suffisant pour définir et surtout pouvoir comparer les niches trophiques réalisées. Pour ce faire, un travail exhaustif a été accompli afin de déterminer la composition biochimique des différentes proies potentielles présentes dans l'estuaire du Saint-Laurent. La détermination de la composition biochimique des proies potentielles composée de plus de 27 groupes de proies allant des détritiques au macrozooplancton, tout en incluant le phytoplancton, ainsi que des larves méro- et holoplanctoniques, *en sus* du krill, nous a permis de suivre pour la première fois l'évolution des niches trophiques de ces espèces pendant une année complète. Nous avons pu démontrer la présence d'une ségrégation trophique marquée dans le temps (chapitre 1), mais aussi dans l'espace (chapitre 2), malgré de larges variations des conditions trophiques. Ceci est d'autant plus intéressant qu'*in vivo*, en absence de compétition potentielle, il est apparu que *M. norvegica* et *T. raschii* s'alimentaient sur les mêmes proies, mais avec différents degrés de sélectivité en fonction de la proie considérée et de sa disponibilité (chapitre 3). Ces résultats suggèrent ainsi un partage des ressources en milieu naturel, soulignant également que les niches trophiques réalisées observées *in situ* représentaient déjà un compromis entre les besoins et les contraintes liés à la coexistence. Ainsi, nos travaux ont permis de déterminer qu'un changement de densité dans les populations de krill (*p. ex.* diminution ou disparition d'une espèce) résulterait en une

profonde modification de la pression de prédation sur les niveaux trophiques inférieurs dans l'EGSL. L'utilisation combinée des isotopes stables et des AGs a permis de mettre en évidence que cette ségrégation se déroulait à un niveau spécifique (chapitre 1). De plus, nous avons pu définir l'utilisation d'un nouveau ratio d'acides gras afin de différencier une alimentation basée sur les *Calanus* spp. ou les *Pseudocalanus* spp..

Cette thèse a aussi permis de mieux comprendre la dynamique trophique de ces espèces durant la période hivernale. Néanmoins, le faible nombre d'individus de *Thysanoessa* spp. échantillonné en hiver limite nos possibilités pour expliquer la dynamique trophique de ces deux espèces durant cette période pourtant critique, mettant en évidence le besoin de nouvelles études avec un plus grand effort d'échantillonnage. Le catabolisme des réserves énergétiques stockées en l'hiver (stratégie de type II) rend complexe toute supposition sur la dynamique trophique entre ces espèces et les proies potentielles. Aussi, il est primordial de déterminer *in vivo* la dynamique des AGs en simulant des conditions hivernales avant toute généralisation *in situ*. Néanmoins, *M. norvegica* ne présente pas ou peu de catabolisme de ses réserves en hiver (stratégie de type III). L'augmentation du niveau trophique et du ratio  $\Sigma$ zooplancton/ $\Sigma$ phytoplancton observée durant l'hiver suggère un changement d'alimentation avec une orientation plus « carnivore » ; ou du moins sur des proies ayant un niveau trophique plus élevé (chapitre 1). Bien que la composition biochimique des proies n'ait pu être analysée durant la période hivernale, l'analyse de la composition en AGs neutres (chapitres 1 et 2) et des grandes classes de lipides (augmentation des WE) du krill, tendent également à suggérer une augmentation de la proportion de *Calanus* spp. et/ou de *Pseudocalanus* spp. dans leur alimentation au cours de cette période. De plus, l'analyse de la composition en AGs indique une augmentation de la proportion de SFA, suggérant une augmentation de proportion de « détritux » dans l'alimentation de *M. norvegica*. Nos données ne permettent pas de fournir un détail suffisant pour déterminer si durant l'hiver il y a une exploitation opportuniste d'autres sources de nourriture, comme la méiofaune benthique (*p. ex.*, Cleary et al. 2012) pour compenser les besoins métaboliques. Ces informations pourraient toutefois être déterminées *via* utilisation d'outils génétiques (voir détails dans Cleary et al. 2012) ou directement *in situ* au travers d'observation utilisant

des caméras embarquées comme sur le Sub-Atlantic SuperMohawk (R.O.V.) présent sur le NGCC Amundsen.

### **La coexistence**

La coexistence stable entre différentes espèces peut résulter d'un mélange complexe de processus permettant une ségrégation suffisante des niches écologiques (Chesson 2000 ; Gravel et al. 2006). Bien que nous ne puissions pas déterminer quels facteurs sont réellement responsables de la coexistence entre les adultes de ces trois espèces, notre étude a permis de mettre en avant certains processus pouvant limiter la compétition interspécifique. La coexistence entre les adultes des différentes espèces de krill dans l'EGSL est facilitée par une ségrégation des niches trophiques liée à un compromis saisonnier entre leurs besoins en énergie, leur préférence alimentaire, la disponibilité des proies, les capacités d'exploitation du milieu et les stratégies énergétiques, en plus de l'utilisation d'habitat thermique différent déjà proposé par Plourde et al. (2014). Par ailleurs, en absence de validation du critère d'invasibilité, cette coexistence ne peut être réellement considérée comme stable. On devrait alors plutôt la qualifier de « co-occurrence » jusqu'à ce qu'elle soit confirmée ou non expérimentalement. La présence de la coexistence entre plusieurs espèces ne dépend pas uniquement de la théorie des niches, mais pourrait résulter, ou du moins être facilité par des processus stochastiques (*p. ex.*, dispersion des individus).

### **Le krill du Saint-Laurent dans un contexte de changement global**

L'EGSL est situé dans une région expérimentant une tendance au réchauffement plus rapide que 99% de l'océan mondial (Pershing et al. 2015). Entre 1982 et 2011, la température des eaux de surface a augmenté en moyenne de 1,5°C (Galbraith et al. 2012). Cette tendance a depuis été confirmée, mais également observée dans la couche profonde du Saint-Laurent, et il est peu probable qu'elle s'atténue sous peu (Scannell et al. 2016 ; Galbraith et al. 2017). Il est cependant important de noter qu'*in situ* les individus expérimentent de larges variations de température sur une échelle hebdomadaire ou saisonnière (-1,5 à ~14 °C ; Galbraith et al.

2017), suggérant la présence de mécanismes d'acclimatation déjà présents pour pallier ces variations. Parmi ces mécanismes, on retrouve la modification des lipides membranaires qui sont principalement constitués de phospholipides. La température influençant la fluidité des membranes, certains organismes ont la capacité d'adapter le contenu lipidique en modifiant la proportion de AGS, AGMS et AGPS, comme cela a été démontré chez certains animaux poïkilothermes (Hazel & Landrey 1988 ; Parent et al. 2008). Ce phénomène appelé adaptation homéovisqueuse (Hazel 1995) permet à court terme de neutraliser l'effet de la température sur les membranes (*p. ex.*, diminution d'EPA avec l'augmentation des températures ; Pernet et al. 2008). Afin de comprendre l'effet de l'évolution saisonnière des températures sur les 3 espèces de krill, nous avons calculé durant ce projet de doctorat l'indice d'insaturation présent dans les lipides polaires pour chaque espèce de krill en fonction des saisons (chapitre 1). La fluidité de la membrane n'ait pas été directement mesurée, l'estimation de l'indice d'insaturation, qui correspond au nombre de doubles liaisons pour 100 chaînes alkyles, peut être utilisée comme un indicateur d'adaptation thermique (Logue et al. 2000). Ces résultats non publiés (Fig. 32) ont permis de mettre en évidence que la composition en AGs polaires varie en fonction des saisons pour chaque espèce de krill. Nos analyses démontrent que seul *T. inermis* montre une diminution significative de son indice d'acides gras insaturés durant l'été (-25 %), en raison d'une diminution de 20 % du niveau de 20:5n3 (EPA) (table 4 à 7 informations supplémentaires chapitre 1). Ce remodelage de la composition des lipides membranaires démontre la présence de mécanisme d'adaptation sur une échelle saisonnière face à l'augmentation des températures. Il est important de différencier les réponses physiologiques induites par des variations de température à court et à long terme. Les variations à court terme peuvent être uniquement le reflet de stratégies de survie passives des individus qui sont souvent limitées dans le temps. À l'inverse, la tolérance thermique à long terme, qui est spécifique à un organisme, résulte quant à elle de l'interaction complexe de constituants à plus fine échelle (*p. ex.*, molécules, cellules et tissus) et est souvent soumise à la sélection permettant une adaptation dans le temps des populations (*p. ex.*, Pörtner 2002 ; Pörtner & Peck 2010 ; Somero 2010). Des recherches supplémentaires sont nécessaires afin de mieux prédire les

effets possibles d'une variation de la température sur la persistance de ces différentes espèces de krill à long terme dans l'EGSL. Pour cela, il serait important de tester l'effet d'une augmentation de température sur plusieurs générations, incluant les cycles de l'ontogénie, afin de mettre l'accent sur les mécanismes d'adaptations.

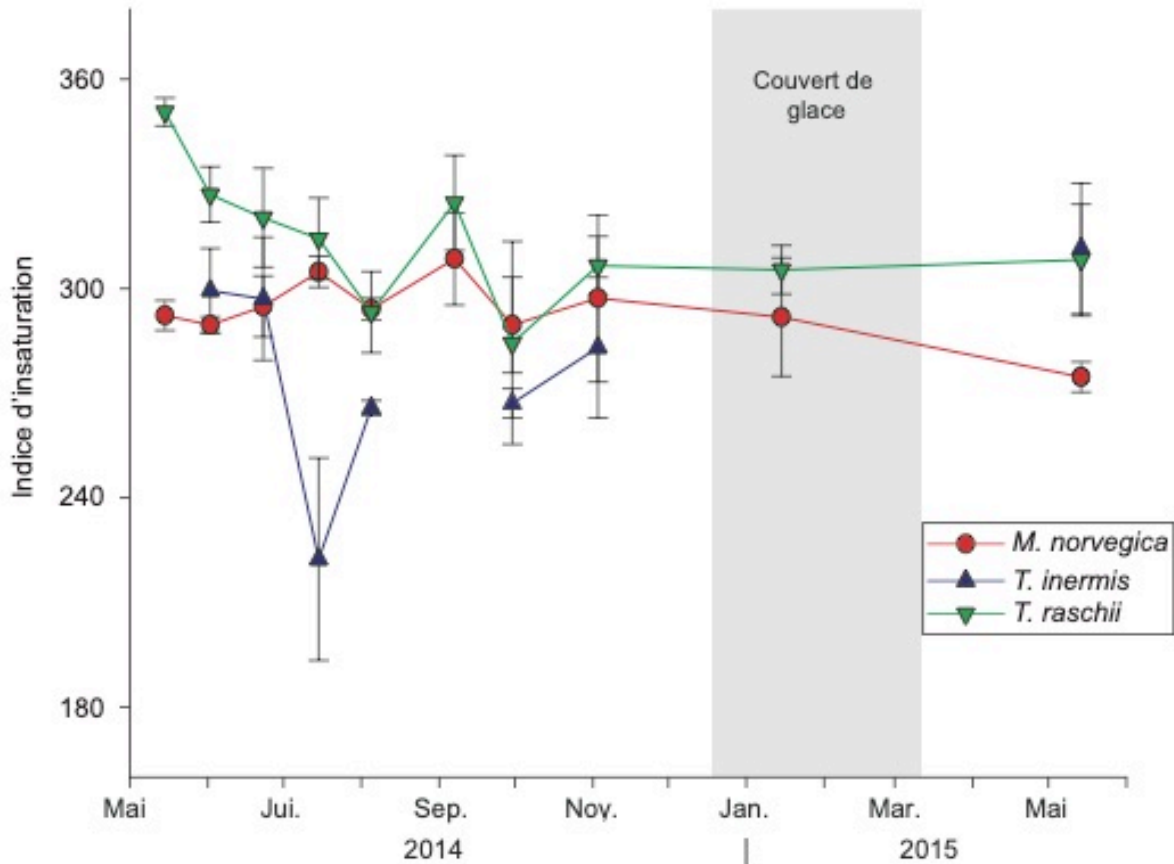


Figure 30 : Variations saisonnières des indices d'insaturation des acides gras polaires observés chez *M. norvegica* (cercle rouge), *T. inermis* (triangle bleu) et *T. raschii* (triangle inversé vert) échantillonnée entre mai 2014 et mai 2015 dans l'estuaire du Saint-Laurent.

Toutefois, il est important de noter qu'en absence de mécanisme d'adaptation à long terme aux variations de température la « coexistence stable » entre ces trois espèces de krill pourrait être remise en cause. Comme conséquence à l'augmentation des températures, on pourrait assister à une érosion de plus en plus marquée de la couche intermédiaire froide



(CIF) dans le système Saint-Laurent. La diminution de la CIF représenterait alors une perte d'habitat thermique pour *T. inermis* et *T. raschii* (Plourde et al. 2014 ; McQuinn et al. 2015), mais aussi pour plusieurs proies potentielles, tel que *Pseudocalanus* spp.. Cette modification du système pourrait alors favoriser l'espèce la plus tempérée *M. norvegica* telle que déjà observée en Atlantique Nord (*p. ex.*, Buchholz et al. 2010). De plus, *Pseudocalanus* spp apparaissant comme un des groupes taxonomiques permettant une ségrégation des niches trophiques réalisées entre les espèces de krill (chapitres 1 et 2), sa disparition pourrait favoriser l'augmentation de la compétition potentielle entre les différentes espèces de krill. Ces changements se traduiraient alors par une profonde modification de la pression de prédatons sur les niveaux trophiques inférieurs, mais aussi sur le transfert d'énergie vers les niveaux supérieurs. Considérant la différence de taille moyenne entre chaque espèce et les contenus lipidiques moyens, la rentabilité énergétique des individus adultes de krill de chaque espèce pour un prédateur peut être hiérarchisée tel que :  $T. inermis > M. norvegica > T. raschii$  (Chapitre 1). Une modification de la communauté de krill se traduira nécessairement par une modification significative de la quantité, mais aussi de la qualité d'énergie transmise aux niveaux trophiques supérieurs. Les prédateurs qui utilisent *T. inermis* en tant que source de nourriture seront donc exposés à un nouveau régime alimentaire probablement suboptimal, soit un rendement énergétique moindre.

## **Perspectives**

Ce travail de thèse portait à la fois sur des enjeux de conservation (définir le rôle d'une espèce en vue d'une exploitation humaine « potentielle »), et sur de nombreux concepts d'écologie théorique dont les prémisses et les applications ont pu être confrontées et pour certaines validées. Beaucoup d'autres thèmes et concepts théoriques restent néanmoins à aborder, tester et approfondir. Ainsi, en supplément aux propositions d'expériences mentionnées préalablement, je suggère ci-après deux grands thèmes et questions de recherche futurs ayant cours sur deux échelles différentes, que sont : i) la structure des populations ; et ii) la variabilité interindividuelle. Ces thèmes soulèvent des questions importantes pour comprendre la dynamique du krill dans l'EGSL, la coexistence et leur capacité potentielle de résilience, venant par là même compléter l'acquisition de connaissances obtenues au cours de ce projet.

## **Structure des populations**

L'un des aspects importants du fonctionnement des écosystèmes repose sur la dynamique des populations et leur structure. Le krill étant porté par les courants, la dispersion passive des individus est un mécanisme important pour expliquer la formation des communautés. La dispersion va permettre à une espèce de s'organiser selon une échelle régionale sous forme de réseaux appelés « métapopulations » et dont l'organisation va être fonction de sa niche écologique, de procédés stochastiques et de la disponibilité d'habitat (Hanski & Gilpin 1997 ; Hanski et al. 2004). Une métapopulation peut être définie comme un groupe composé de « sous-populations » d'un même organisme qui sont séparées géographiquement, mais interconnectées entre eux *via* des échanges génétiques (*c.f.*, individus) (Levins 1969). L'intensité des échanges entre ces sous-populations est dépendante de la distance géographique, mais aussi environnementale (Hanski et al. 2004 et références incluses ; Leibold et al. 2004). La distance environnementale tient compte des gradients des paramètres environnementaux et la présence d'obstacles potentiels limitant la dispersion

d'une population à une autre (Hanski et al. 2004). On appellera « sources » les populations qui ont une croissance positive et vont exporter des individus, et « puits » les populations ayant une croissance négative, mais qui vont recevoir des individus (Holyoak et al. 2005). La dispersion d'individus des sources vers les puits peut ainsi permettre à une espèce d'être présente, voir se maintenir au sein d'une communauté donnée, et ce, malgré la présence de conditions biotiques et/ou abiotiques défavorables (Mouquet & Loreau 2003 ; Leibold et al. 2004 ; Holyoak et al. 2005). Au sein d'une même communauté, on peut ainsi retrouver des espèces sources et des espèces puits, pouvant ainsi mener à la coexistence d'espèces qui perdurent dans le temps même si cette dernière est instable (Mouquet & Loreau 2003 ; Chasse & Leibold 2003 ; Leibold et al. 2004). Chez le krill, la compréhension des processus affectant les structures des populations et leur connectivité, donc les facteurs influençant leur abondance respective, est encore rudimentaire et a été largement ignorée. Pourtant leur compréhension est essentielle pour appréhender et modéliser les dynamiques de populations des différentes espèces de krill présentes dans l'EGSL. Elle permettrait en outre de révéler les liens démographiques entre les populations, de mieux comprendre les mécanismes de coexistence et de mieux comprendre les variations de taille des populations. Les rares études actuellement disponibles montrent qu'à l'échelle de l'Atlantique Nord, *M. norvegica* présente différentes populations qui sont peu connectées entre elles (*p. ex.* Bucklin et al. 1997, 2007 ; Zane & Partarnello 2000; Zane et al. 2000 ; Papetti et al. 2005). Dans l'EGSL, l'analyse via la modélisation de la dispersion du zooplancton qui par définition est porté par les courants a permis de mettre en évidence la présence de mélange à l'échelle de l'EGSL (*p. ex.*, Maps et al. 2011), laissant suggérer la présence de populations panmictiques. Or les rares analyses génétiques réalisées sur l'ADN mitochondrial de krill nordique dans l'EGSL ont révélé la présence d'une grande diversité d'haplotypes différents, suggérant la présence d'une métapopulation (Bucklin et al. 1997; Radulovici et al. 2009). Il est donc crucial de se demander si les populations des différentes espèces de krill présentes dans le Saint-Laurent sont autosuffisantes pour se maintenir et combien il en existe. Pour répondre à cette question, il serait important de réaliser une étude pour définir la structure génétique des populations des trois espèces de krill dans l'EGSL et leur interconnectivité avec d'autres systèmes. Le

but de ce travail serait de définir si le système Saint-Laurent, ou du moins certaines des régions qui le composent représentent un puits ou une source pour chacune des trois espèces, et ainsi si la coexistence résulte principalement d'une ségrégation de leur niche écologique ou alors est due aux processus stochastiques de dispersion. Ces connaissances sont cruciales pour identifier les changements de variabilité naturelle, sachant que les populations de krill dans l'EGSL fluctuent au fil des années sans pour autant montrer de tendance à long terme (Savenkoff et al. 2017). Pour ce faire, il faudrait mettre en place un échantillonnage à deux échelles spatiales distinctes. Une première échelle locale doit être mise en place afin de définir la structure au sein des différentes régions de l'EGSL. Cette dernière pourrait se baser sur les nombreux échantillonnages réalisés annuellement lors du programme de monitoring de la zone Atlantique pour tenir compte de l'hétérogénéité spatio-temporelle du système Saint-Laurent. Une deuxième échelle régionale, plus large, incluant les régions de l'océan Atlantique Nord devrait permettre quant à elle de déduire la connectivité entre les systèmes. Par ailleurs, il serait également important d'utiliser simultanément des marqueurs présentant différentes vitesses de mutations (*p. ex.*, ADNmt COI et microsatellites) pour détecter d'éventuelles lignées profondes au sein de chaque espèce et définir les différentes populations et leurs interconnectivités (*p. ex.*, Hanski et al. 2004 ; Hui et al. 2017 ; Jackson 2017). Ces informations sur le paysage génétique des différentes espèces de krill pourraient être couplées avec les principales caractéristiques environnementales afin d'identifier les mécanismes responsables de possibles zones « sources » ou « puits » (*p. ex.*, patron global de circulation ; Foll & Gaggiotti 2006).

### **Variabilité interindividuelle et résilience**

En écologie des communautés, la notion de variabilité interindividuelle est une thématique de recherche dont la popularité n'a cessé de croître ces dernières années (*p. ex.*, Clutton-Brock & Albon 1982 ; Feder et al. 1987 ; Forsman & Wennersten 2016 ; Lesmerises & St. Laurent 2017). Cette thématique reste majoritairement cantonnée à l'écologie terrestre. Peu d'études à ce jour se sont intéressées à cette variabilité en milieu marin, et plus

particulièrement aux communautés zooplanctoniques (*p. ex.*, Hairston et al. 2001 ; Reed et al. 2011 ; Pond et al. 2012 ; Yampolsky et al. 2014 ; Senior et al. 2015). La variabilité interindividuelle peut être définie comme la persistance au sein d'une même population de réponses biologiques distinctes face à une perturbation donnée, et est souvent assimilée à de la plasticité phénotypique (West-Eberhard 1989). En accord avec l'hypothèse de la variation de la niche (lib. de « niche variation hypothesis » ; Bolnick et al. 2007), le maintien d'une variabilité interindividuelle dépendrait du niveau de compétition intraspécifique pour les ressources clés. Plus cette dernière serait forte, plus l'on assisterait à l'émergence de comportements individuels différents (Dewitt et al. 1998 ; Padilla & Savedo 2013), voir « marginaux » (c.-à-d., en dehors de la plage comportementale de la population ; Bolnick et al. 2007). À l'intérieur d'une population « généraliste », les individus vont avoir tendance à montrer des comportements « spécialistes » pour limiter la compétition interindividuelle (ou intraspécifique), tout en maintenant leurs valeurs adaptatives (Swanson et al. 2003 ; Svanbäck & Bolnick 2007). Tel que mentionné précédemment, pour qu'il y ait coexistence stable entre plusieurs espèces, il faut que la compétition intraspécifique soit supérieure à la compétition interspécifique pour les ressources clés (Chesson 2000 ; Chase & Leibold 2003). La coexistence favoriserait la compétition intraspécifique, donc le maintien d'une large plage de variabilité interindividuelle au sein d'une population donnée. Ceci étant d'autant plus vrai chez les espèces qui présentent des comportements agrégatifs et chez qui la compétition intraspécifique est souvent très marquée (*p. ex.*, Ward et al. 2006). Néanmoins, le maintien de la variabilité interindividuelle suggère que différentes stratégies permettent un succès reproducteur suffisant dans des conditions environnementales similaires (Dall et al. 2004 ; Smith et Blumstein 2008 ; Reed et al. 2010). Ce faisant, la présence d'une large plage de variabilité permet une meilleure résistance et résilience de la population face aux perturbations (Reed et al. 2010 ; Merilä & Henry 2014), et peut donc, s'avérer cruciale dans un contexte de changements environnementaux, tant spatialement que temporellement (Reed et al. 2011 ; Oney et al. 2013 ; Bestion et al. 2015). Chez le krill, il a été montré *via* l'utilisation de modèles numériques que l'ajout de variabilité interindividuelle conduisait à une augmentation des performances globales de la population, et ce indépendamment des

conditions environnementales (Benkort et al. in prep.). Bien que cela n'ait pas été beaucoup discuté dans les chapitres 1 à 3, l'analyse des comportements trophiques a permis de mettre en évidence la présence d'une large variabilité interindividuelle chez les trois espèces de krill présentes dans l'EGSL. De plus, l'analyse de la dispersion des réponses trophiques lors du suivi spatial (chapitre 2) a révélé que les individus de *M. norvegica* présentaient une plus faible gamme de comportements que *T. inermis*, lorsque ces derniers étaient soumis à des variations des conditions environnementales. De même, les fortes variations observées entre les différents réplicas dans les expériences des réponses fonctionnelles des taux d'ingestions suggèrent que les individus d'une même espèce ont la capacité d'exploiter différemment un même environnement trophique. L'existence d'une large plage de variabilité interindividuelle pourrait ainsi être l'un des mécanismes clés permettant le succès du krill dans des environnements très hétérogènes. Il est crucial dans le contexte actuel de changements globaux de quantifier et de tester le rôle de l'hétérogénéité spatio-temporelle des habitats, mais aussi l'effet de la coexistence sur la variabilité interindividuelle. D'un autre côté, les diminutions de tailles des niches isotopiques observées en fonction des saisons (chapitre 1) indiquent quant à eux une spécialisation du comportement de l'ensemble de la population. Bien qu'une large gamme de réponses persiste dans une population, les individus sont susceptibles d'adapter leur réponse comportementale en fonction des conditions environnementales. Il serait également important de déterminer le temps de latence suite à la présence d'une perturbation pour induire une diversification ou une spécialisation du comportement des individus et voir si cette dernière permet la présence de comportements dit « marginaux » (c.a.d., en dehors de la plage comportementale de la population. Ces informations permettraient de mieux appréhender la résilience des communautés de krill face à une possible modification de leur environnement que ce soit *via* des perturbations anthropiques ou les forçages naturels.

Finalement, on pourrait conclure ce travail en disant que le krill représente un modèle d'étude idéal non pas seulement pour tester des concepts et autres hypothèses théoriques vis-à-vis de l'écologie des communautés, mais aussi pour permettre d'entre voir les potentiels futurs dans le contexte actuel des changements globaux.







## ANNEXES 1

Table 9 : Liste non exhaustive d'acides gras marqueurs trophiques. EPA = acide eicosapentanoïque; ARA = acide arachidonique; DHA = acide docosahexaénoïque. AGS = acide gras saturé. Modifié de Cabrol (2013).

Acides gras marqueurs trophiques		Références
Diatomés	16:1n7	Volkman et al. (1989); Viso & Marty (1993); Napolitano et al. (1997); Budge & Parrish (1998); Kharlamenko et al. (1995); Biandolino et al. (2008)
	16:1n7+18:1n7	Graeve et al. (2001); Nelson et al. (2001); Auel et al. (2002)
	16:4n1	Napolitano et al. (1997)
	20:5n3 (EPA)	Kharlamenko et al. (1995); Napolitano et al. (1997); Pond et al. (1998); Jaschinski et al. (2011)
Dinnoflagellés	18:4n3	Napolitano et al. (1997); Budge & Parrish (1998); Dalsgaard et al. (2003); Biandolino et al. (2008)
	20:4n6 (ARA)	Wilson et al. (2010)
	22:6n3 (DHA)	Budge & Parrish (1998); Dalsgaard et al. (2003); Wilson et al. (2010)
Diatomés vs Dinnoflagellés	16:1 / 16:0	Cripps et al. (1999); Nelson et al. (2001); Auel et al. (2002); Wilson et al. (2010)
	20:5n3/22:6n3	Nelson et al. (2001); Phleger et al. (2002); Auel et al. (2002); Richoux & Froneman (2008)
Protistes	18:1n9	Chu et al. 2008
Copépodes	18:1n9	Cabrol et al. 2018
	20:1	Sargent & Henderson (1986); Fraser et al. 1989; Kattner et al. (2003); Alfaro et al. (2006); Wilson et al. (2010)
	22:1	Wilson et al. (2010)
<i>Calanus</i> spp. vs <i>Pseudocalanus</i> spp.	18:1n9 / $\Sigma$ 20:1+ $\Sigma$ 22:1	Cabrol et al. 2018
Bactérie	acides gras branchés	Budge & Parrish (1998); Budge et al. (2001); Meziane et al. (1997, 2006); Richoux & Froneman (2008)
	16:1n7	Wakeham (1995); Desvillettes et al. (1997)
	18:1n7	Kharlamenko et al. (1995); Budge & Parrish (1998); Meziane & Tsuchiya, (2000); Meziane et al. (2006); Jaschinski et al. (2011)
Matières terrigènes	18:2n6	Napolitano et al. (1997)
	18:2n6 +18:3n3 (> 2.5)	Budge & Parrish (1998); Budge et al. (2001)
Détritrus	14:0, 14:1, 18:0 et 18:1	Freites et al. (2002)
	14:0, 16:0 et 18:0	Perry et al. (1979); Galap et al. (1999)
Plantes vasculaires	> 24:0	Desvillettes et al. (1997); Meziane & Tsuchiya (2000); Meziane et al. (2006); Perez et al. 2013
	18:3n3	Desvillettes et al. (1997); Richoux & Froneman (2008)
	18:1n9	Richoux & Froneman (2008); Kelly et al. (2012)
Régime alimentaire carnivore	18:1n9	Falk-Petersen et al. (1998, 2002); Cripps & Atkinson (2000); Nelson et al. (2001); Phleger et al. (2002)
	18:1n9/18:1n7	Graeve et al. (1997); Auel et al. (2002)
	20:01 ( $\Sigma$ 20:1+ $\Sigma$ 22:1) / (EPA+DHA)	Falk-Petersen et al. (1998, 2002) Cabrol et al. 2018



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abrams P.A. 1982. Functional response of optimal foragers. *Am. Nat.*, 120:382-390.  
doi:10.2307/2678832
- Adler P.B., J. Hillerislambers, and J.M. Levine. 2007. A niche for neutrality. *Ecol. lett.*, 10:95-104.
- Agersted M.D., A. Bode, and T.G. Nielsen. 2014. Trophic position of coexisting krill species: a stable isotope approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 516:139-151.  
doi:10.3354/meps11055
- Agersted M.D., and T.G. Nielsen. 2014. Krill diversity and population structure along the sub-Arctic Godthåbsfjord, S.W. Greenland. *J. Plankton Res.*, 36:800-815.  
doi:10.1093/plankt/fbt139
- Agersted M.D., and T.G. Nielsen. 2016. Functional biology of sympatric krill species. *J. Plankton Res.*, 38:575-588. doi:10.1093/plankt/fbw017
- Agersted M.D., T.G. Nielsen, P. Munk, B. Vismann, and K.E. Arendt. 2011. The functional biology and trophic role of krill (*Thysanoessa raschii*) in a Greenlandic fjord. *Mar. biol.*, 158:1387-1402.
- Agostoni C., and M.G. Bruzzese. 1992. Fatty acids: their biochemical and functional classification. *Pediatr. Med. Chir.*, 14:473-479.
- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE. Trans. Automat. Contr.*, 19:716-723.
- Albessard E., and P. Mayzaud. 2003. Influence of Tropho-Climatic Environment and Reproduction on Lipid Composition of the Euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* in the Ligurian Sea, the Clyde. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 253:217-32.
- Albessard E., P. Mayzaud, and J. Cuzin-Roudy. 2001. Variation of Lipid Classes among Organs of the Northern Krill *Meganyctiphanes norvegica*, with Respect to Reproduction. *Comp. Bioch. Physio.*, 129:373-90.

- Alfaro A.C., F. Thomas F., L. Sergent, and M. Duxbury. 2006. Identification of trophic interactions within an estuarine food web northern New Zealand. using fatty acid biomarkers and stable isotopes. *Estuar. Coast. Shel. Sci.*, 70 :271–286.
- Anderson M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variances. *Aust. Ecol.* 26: 32-46.
- Anderson M.J., and J. Robinson. 2003. Generalized discriminant analysis based on distances. *Aust. New Zealand J. Stat.*, 45: 301-318. doi:10.1111/1467-842X.00285
- Anderson M.J., R.N. Gorley, and K.R. Clarke. 2008. PERMANOVA for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E, Plymouth.
- Anderson, M. J., and D. C. Walsh. 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing? *Ecological monographs*, 83:557-574.
- Antonio E.S., and N.B. Richoux. 2014. Trophodynamics of three decapod crustaceans in a temperate estuary using stable isotope and fatty acid analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 504:193-205. doi:10.3354/meps10761
- Araújo M.S., D.I. Bolnick, and C.A. Layman. 2011. The ecological causes of individual specialization. *Ecol. Lett.* 14:948-958.
- Arrigo K.R., D.K. Perovich, P.S. Pickart, Z.W. Brown, G.L. Van Dijken, K.E. Lowry, and N.R. Bates. 2012. Massive phytoplankton blooms under Arctic sea ice. *Science*, 1215065. doi:10.1126/science.1215065
- Artiges J., Pagano M., and A. Thiriot. 1978. Morphologie fonctionnelle des appendices nutritionnels de *Meganycrhiphanes norvegica* (M. Sars, 1856) et *Euphardsia krohnii* (Brand, 1851). *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 119:95-106.
- Arts M.T., M.T. Brett, and M. Kainz (eds.). 2009. Lipids in aquatic ecosystems. Springer Science & Business Media.
- Astthorsson O.S., and A. Gislason. 1990. Biology of euphausiids in the subarctic waters north of Iceland. *Mar. Biol.*, 129:319-330.
- Atkinson A., and R. Snýder. 1997. Krill-copepod interactions at South Georgia, Antarctica, I. omnivory by *Euphausia superba*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 160:63-76.

- Atkinson A., Meyer B., Stübing D., Hagen W., Schmidt K., and Bathmann U. V. (2002). Feeding and energy budgets of Antarctic krill *Euphausia superba* at the onset of winter - II. Juveniles and adults. *Limnol. Oceanogr.* 47:953-966.
- Auel A., M. Harges, R. Da Rocha, D. Stübing, and W. Hagen. 2002. Lipid biomarkers indicate different ecological niches and trophic relationships of the Arctic hyperiid amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula*. *Polar Biology*, 25: 374-383. doi:10.1007/s00300-001-0354-7
- Auerswald L., C. Pape, D. Stübing, A. Lopota, and B. Meyer. 2009. Effect of short-term starvation of adult Antarctic krill, *Euphausia superba*, at the onset of summer. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 318: 47-56.
- Båmstedt U., and K. Karlson. 1998. Euphausiid predation on copepods in coastal waters of the Northeast Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 172:149-168.
- Båmstedt U., D.J. Gifford, X. Irigoien, A. Atkinson, M. Roman. 2000. Feeding. In Harris R.P., P.H. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal and M. Huntley. (eds). ICES Zooplankton methodology manual. Elsevier.
- Barange M. 1990. Vertical migration and habitat partitioning of six euphausiid species in the northern Benguela upwelling system. *J. Plankton Res.*, 12:1223-1237.
- Barange M., M.J. Gibbons, and M. Carola. 1991. Diet and feeding of *Euphausia hanseni* and *Nematoscelis megalops* in the northern Benguela Current: ecological significance of vertical space partitioning. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 73:173-181.
- Basille M., C. Calenge, E. Marboutin, R. Andersen, and J.M. Gaillard. 2008. Assessing habitat selection using multivariate statistics: Some refinements of the ecological-niche factor analysis. *Ecol. Model.*, 211:233-240.
- Belcher A., G.A. Tarling, C. Manno, A. Atkinson, P. Ward, G. Skaret, and R. Sanders. 2017. The potential role of Antarctic krill faecal pellets in efficient carbon export at the marginal ice zone of the South Orkney Islands in spring. *Polar Biol.*, 40:2001-2013.
- Benkort D., S. Plourde, and F. Maps. In prep. Relative contribution of interannual environmental variability and inter-individual variability to the production dynamics of Arctic krill (*Tysanoessa raschii*) in the subArctic Gulf of St. Lawrence, eastern Canada: insights from a numerical modelling experiment. *Ecol. model.*

- Benkort, D., S. Plourde, G. Winkler, J. Cabrol, A. Ollier, L. E. Cope, and F. Maps. 2019. Individual-based modelling explains the contrasted seasonality in size, growth and reproduction of the sympatric Arctic (*Thysanoessa raschii*) and Nordic krill (*Meganyctiphanes norvegica*) in the St. Lawrence estuary, eastern Canada. . *Limnol. Oceanogr.* 64:217-237. DOI:10.1002/lno.11032
- Bergé J.P., and G. Barnathan. 2005. Fatty acids from lipids of marine organisms: molecular biodiversity, roles as biomarkers, biologically active compounds, and economical aspects. In: Ulber I.R., and Y. Le Gal (eds). *Marine Biotechnology*. Springer Berlin.
- Berkes F. 1973. Production and comparative ecology of euphausiids in the Gulf of St. Lawrence. Dissertation, McGill University, Montreal.
- Berkes F. 1976. Ecology of euphausiids in the Gulf of St. Lawrence. *J. Fish. Res. Board Can.* 33:1894-1905.
- Bestion E., J. Clobert, and J. Cote. 2015. Dispersal response to climate change: scaling down to intraspecific variation. *Ecol. Lett.*, 18:1226-1233.
- Beyer F. 1992. *Meganyctiphanes norvegica* (M. SARS) (Euphausiacea) a voracious predator on *Calanus*, other copepods and ctenophores in Oslofjorden, southern Norway. *Sarsia*, 77:189-206.
- Biandolino F., E. Prato E., and C. Caroppo. 2008. Preliminary investigation on the phytoplankton contribution to the mussel diet on the basis of fatty acids analysis. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 88:1009-1017.
- Blais M., L. Devine, C. Lehoux, P.S. Galbraith, S. Michaud, S. Plourde, and M. Scarratt. 2018. Chemical and biological oceanographic conditions in the estuary and Gulf of St. Lawrence during 2016. *Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.*, 2018/037.
- Boden B. 1950. The post naupliar stages of the crustacean *Euphausia pacifica*. *T. Am. Microsc. Soc.*, 69:373-386.
- Bolnick D.I., R. Svanbäck, M.S. Araújo, and L. Persson. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 104:10075-10079.
- Brett M.T., and D.C. Muller-Navarra. 1997. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. *Fresh. Biol.*, 38:483-499.

- Brett M.T., M.E. Eisenlord, and A.W.E. Galloway. 2016. Using multiple tracers and directly accounting for trophic modification improves dietary mixing-model performance. *Ecosphere*, 7:e01440.
- Buchholz C.M., F. Buchholz, and G.A. Tarling. 2006. On the timing of moulting processes in reproductively active Northern krill *Meganyctiphanes norvegica*. *Mar. Biol.*, 149:1443-1452.
- Buchholz F, C.M. Buchholz, and J.M. Weslawski. 2010. Ten years after: krill as indicator of changes in the macro-zooplankton communities of two Arctic fjords. *Polar Biol.*, 33:101-113.
- Buchholz F, T. Werner, and C.M. Buchholz. 2012. First observation of krill spawning in the high Arctic Kongsfjorden, west Spitsbergen. *Polar biol.*, 35:1273-1279.
- Bucklin A., P.H. Wiebe, S.B. Smolenack, N.J. Copley, J.G. Beaudet, K.G. Bonner, and J.J. Pierson. 2007. DNA barcodes for species identification of euphausiids (*Euphausiacea*, Crustacea). *J. Plankton Res.*, 29:483-493.
- Bucklin A., S.B. Smolenack, A.M. Bentley, and P.H. Wiebe. 1997. Gene flow patterns of the euphausiid, *Meganyctiphanes norvegica*, in the N Atlantic based on DNA sequences for mitochondrial cytochrome oxidase I and cytochrome b. *J. Plankton Res.*, 19:1763-1781.
- Budge S.M., and C.C. Parrish. 1998. Lipid biogeochemistry of plankton, settling matter and sediments in Trinity Bay, Newfoundland. *Org. Geochem.*, 29:1547-1559. doi:10.1016/S0146-6380(98)00177-6
- Budge S.M., C.C. Parrish, and C.H. Mckenzie. 2001. Fatty acid composition of phytoplankton, settling particulate matter and sediments at a sheltered bivalve aquaculture site. *Mar. Chem.*, 76:285-303.
- Budge S.M., S.J. Iverson, and H.N. Koopman. 2006. Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids: a primer on analysis and interpretation. *Mar. Mam. Sci.*, 22:759-801. doi:10.1111/j.1748-7692.2006.00079.x
- Budge S.M., S.N. Penney, and S.P. Lall. 2011. Response of tissue lipids to diet variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*): implications for estimating diets with fatty acid analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 409:267-274. doi:10.1016/j.jembe.2011.09.002

- Cabrol J. 2013. Étude de l'alimentation et de la condition physiologique du complexe d'espèces cryptiques d'*Eurytemora affinis* dans la zone de transition estuarienne du Saint-Laurent. Mémoire de Maîtrise. Rimouski, QC: Université du Québec à Rimouski.
- Cabrol J., G. Winkler, and R. Tremblay. 2015. Physiological condition and differential feeding behaviour in the cryptic species complex *Eurytemora affinis* in the St. Lawrence estuary. *J. Plankton Res.*, 37:372-387. doi:10.1093/plankt/fbu111
- Cabrol J., Nadalini J.-B., Galbraith P. S., Tremblay R., Nozais C., Starr M., Plourde S., and Winkler G. (submitted). Seasonal and large-scale spatial variability of the energy reserves and the feeding selectivity of *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa inermis* in a subarctic environment. *Prog. Oceanogr.* (31 octobre 2018).
- Cabrol, J., T. Trombetta, S. Amaudrut, F. Aulanier, R. Sage, R. Tremblay, C. Nozais, M. Starr, S. Plourde, and G. Winkler. 2019. Trophic niche partitioning of dominant North-Atlantic krill species, *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa inermis* and *T. raschii*. *Limnol. Oceanogr.* 64:165-181. DOI: 10.1002/lno.11027
- Carrasco N.K., Perissinotto R., and N.A. Miranda. 2007. Effects of silt loading on the feeding and mortality of the mysid *Mesopodopsis africana* in the St. Lucia Estuary, South Africa. *J. of Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 352:152-164.
- Caut S. 2009. Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *J. Applied Ecol.*, 46:443-453.
- Caut S., E. Angulo, and F. Courchamp. 2008. Caution on isotopic model use for analyses of consumer diet. *Can. J. Zool.*, 86:438-445.
- Cavender-Bares J., K.H. Kozak, P.V. Fine, and S.W. Kembel. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol. lett.*, 12:693-715.
- Charnov E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theo. pop. biol.*, 9:129-136.
- Chase J.M., and M. Leibold. 2003. Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press.
- Chen I.S., C.S.J. Shen, and A.J. Sheppard. 1981. Comparison of methylene chloride and chloroform for the extraction of fats from food products. *J. Am. Oil Chemist. Soc.*, 58:599-601. doi:10.1007/BF02672373



- Chesson J. 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecology*, 59:211-215.
- Chesson J. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Sys.*, 31:343-366.
- Chew L.W., V.C. Chong, K. Tanaka, and A. Sasekumar. 2012. Phytoplankton fuel the energy flow from zooplankton to small nekton in turbid mangrove waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 469: 7-24.
- Chu F.L.E., E.D. Lund, and J.A. Podbesek. 2008. Quantitative significance of n3 essential fatty acid contribution by heterotrophic protists in marine pelagic food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 354:85-95.
- Clarke A., and Morris D.J. (1983). Towards an energy budget for krill: The physiology and biochemistry of *Euphausia superba*. *Polar Biol.*, 2:69-86.
- Clarke K.R. and R.N. Gorley. 2015. *PRIMER v7: User Manual/ Tutorial*, PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke K.R., R.N. Gorley, P.J. Somerfield, and R.M. Warwick. 2015. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 3rd edition, PRIMER-E, Plymouth.
- Cleary A.C., E.G. Durbin, and T.A. Rynearson. 2012. Krill Feeding on Sediment in the Gulf of Maine (North Atlantic). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 455:157-72.
- Clutton-Brock T.H., F.E. Guinness, and S.D. Albon. 1982. *Red deer: behaviour and ecology of two sexes*. University of Chicago press.
- Cody M.L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*, 20:174-184.
- Cody M.L. 1974. *Competition and the Structure of Bird Communities*, Princeton University Press, UK.
- Cohen J.H., and R.B. Forward. 2016. *Zooplankton diel vertical migration-a review of proximate control*. Oceanogr. Mar. Biol., CRC press.
- Connell J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecol.*, 42:710-723.
- Cotté C., and Y. Simard. 2005. Formation of dense krill patches under tidal forcing at whale feeding hot spots in the St. Lawrence Estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 288:199-210.

- Cripps G.C., J.L. Watkins, H.J. Hill, and A. Atkinson. 1999. Fatty acid content of Antarctic krill *Euphausia superba* at South Georgia related to regional populations and variations in diet. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 181:177-188.
- Dall S.R., A.I. Houston, and J.M. McNamara. 2004. The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecol. Lett.*, 7:734-739.
- Dalpadado P. 2006. Distribution and reproduction strategies of krill (Euphausiacea) on the Norwegian shelf. *Polar Biol.*, 29:849-859
- Dalsgaard J., M. St-John, G. Kattner, D. Muller-Navarra, and W. Hagen. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Adv. Mar. Biol.*, 46:225-340. doi:10.1016/S0065-2881(03)46005-7
- De Niro M.J. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 45:341-351.
- De Niro M.J., and S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 42:495-506.
- Desvillettes C.H., G. Bourdier, C.H. Amblard, and B. Barth. 1997. Use of fatty acids for the assessment of zooplankton grazing on bacteria, protozoans and microalgae. *Freshwater Biol.* 38:629-637.
- Devine L., M. Scarratt, S. Plourde, P.S. Galbraith, S. Michaud, and C. Lehoux. 2017. Chemical and Biological Oceanographic Conditions in the Estuary and Gulf of St. Lawrence during 2015. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2017:034.
- DeWitt T.J., A. Sih, and D.S. Wilson. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.*, 13:77-81.
- Dionne K., F. Dufresne and C. Nozais. 2017. Overlapping trophic niches among co-occurring amphipods from a cryptic species complex. *Freshwater Biol.* 62:1052-1062.
- Donaghay P.L., and L.F. Small. 1979. Food selection capabilities of the estuarine copepod *Acartia clausi*. *Mar. Biol.*, 52:137-146.
- Du X., and Peterson W. (2014) Feeding rates of adult *Euphausia pacifica* on natural microplankton assemblages in the coastal upwelling zone off Oregon, USA, 2010. *J. Plankton Res.*, 36:1031-1046. doi:10.1093/plankt/fbu027.

- Dunson W.A., and J. Travis. 1991. The role of abiotic factors in community organization. *Am. Nat.*, 138:1067-1091.
- Einarsson H. 1945. Euphausiacea I. Northern Atlantic species. *Dana Rep.*, 27:1-184.
- Eriksen E., and P. Dalpadado. 2011. Long-term changes in krill biomass and distribution in the Barents Sea: are the changes mainly related to capelin stock size and temperature conditions? *Polar Biol.* 34:1399-1409
- Everson I. 2008. Krill: biology, ecology and fisheries. Blackwell Science Ltd. United Kingdom.
- Falk-Petersen S. 1981. Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, Northern Norway: seasonal changes in body weight and the main biochemical composition of *Thysanoessa inermis* (Krøyer), *Thysanoessa raschii* (M. Sars) and *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) in relation to environmental factors. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 49:103-120.
- Falk-Petersen S., and C.C.E. Hopkins. 1981. Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: population dynamics of the euphausiids *Thysanoessa inermis* (Krøyer), *Thysanoessa raschii* (M. Sars) and *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) in 1976 and 1977. *J. Plankton Res.*, 3:177-192.
- Falk-Petersen S., J.R. Sargent, C.C.E. Hopkins, and B. Vaja. 1982. Ecological investigations on the zooplankton community in Balsfjorden, northern Norway: lipids in the euphausiids *Thysanoessa raschii* and *T. inermis* during spring. *Mar. Biol.*, 68:97-102.
- Falk-Petersen S., J.R. Sargent, I. Henderson, E.N. Hegseth, H. Hop, and Y.B. Okolodkov. 1998. Lipids and fatty acids in ice algae and phytoplankton from the Marginal Ice Zone in the Barents Sea. *Polar Biol.*, 20:41-47.
- Falk-Petersen S., Mayzaud, P., Kattner, G., and Sargent, J. R. (2009). Lipids and life strategy of Arctic Calanus. *Mar. Biol. Res.*, 5:18-39. doi:10.1080/17451000802512267
- Falk-Petersen S., R.R. Gatten, J.R. Sargent, and C.C.E. Hopkins. 1981. Ecological investigations on the zooplankton community in Balsfjorden, Northern Norway: seasonal changes in the lipid class composition of *Meganyctiphanes norvegica*(M. Sars), *Thysanoessa raschii* (M. Sars), and *T. inermis* (Krøyer). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 54:209-224.

- Falk-Petersen S., T.M. Dahl, C.L. Scott, B. Gulliksen, S. Kwasniewski, H. Haakon, and R.M. Millar. 2002. Lipid biomarkers and trophic linkages between ctenophores and copepods in Svalbard waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 227:187-194.
- Falk-Petersen S., W. Hagen, G. Kattner, A. Clarke, and J.R. Sargent. 2000. Lipids, trophic relationships, and biodiversity in Arctic and Antarctic krill. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57:178-191. doi:10.1016/0022-0981(81)90158-1
- Fanelli E., J.E. Cartes, P. Rumolo, and M. Sprovieri. 2009. Food web structure and trophodynamics of mesopelagic-supra benthic deep sea macrofauna of the Algerian basin (Western Mediterranean) based on stable isotopes of carbon and nitrogen. *Deep Sea Res. I.* 56:1504-1520.
- Fauth J.E., J. Bernardo, M. Camara, W.J. Resetarits Jr, J. Van Buskirk, and S.A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *Am. Nat.*, 147:282-286.
- Feder M.E., A.F. Bennett, and W.W. Burggren (Eds.). 1987. *New directions in ecological physiology*. Cambridge University Press.
- Foll M., and O.E. Gaggiotti. 2006. Identifying the environmental factors that determine the genetic structure of populations. *Genetics*, 174:875-891.
- Forsman A., and L. Wennersten. 2016. Inter-individual variation promotes ecological success of populations and species: evidence from experimental and comparative studies. *Ecography*, 39:630-648.
- Fraser A.J., J.R. Sargent, and J.C. Gamble. 1989. Lipid class and fatty acid composition of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), *Pseudocalanus* sp. and *Temora longicornis* (Müller) from a nutrient enriched seawater enclosure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 130:81-92. doi:10.3354/meps314111
- Freites L., U. Labarta, and M.J. Fernandez-Reiriz. 2002. Evolution of fatty acid profiles of subtidal and rocky shore mussel seed *Mytilus galloprovincialis*, influence of environmental parameters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 268:185-204.
- Frost B.W. 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.* 17:805-815.
- Frost B.W. 1975. A threshold feeding behaviour in *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, 20:263-266.

- Fry B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N and S isotopic compositions. *Limnol. Oceanogr.*, 33:1182-1190.
- Fry B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer, New-York.
- Fuentes V., G. Alurralde, B. Meyer, G.E. Aguirre, A. Canepa, A.C. Wölfl, H. Christian, G.N. Williams, and I.R. Schloss. 2016. Glacial melting: an overlooked threat to Antarctic krill. *Sci. Rep.*, 6:27234.
- Gaillard B., T. Meziane, R. Tremblay, P. Archambault, M.E. Blicher, L. Chauvaud, S. Rysgaard, and F. Olivier. 2017. Food resources of the bivalve *Astarte elliptica* in a subArctic fjord: a multi-biomarker approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 567:139-156.
- Galap C., P. Netchitailo, F. Leboulenger, and J.P Grillot. 1999. Variations of fatty acid contents in selected tissues of the female dog cockle *Glycymeris glycymeris*, Mollusca, Bivalvia, during the annual cycle. *Comp. Biochem. Physiol.*, 122:241-254.
- Galbraith P.S., J. Chassé, D. Gilbert, C. Caverhill, P. Larouche, D. Lefaivre, D. Brickman, B. Pettigrew, L. Devine, and C. Lafleur. 2015. Physical Oceanographic Conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2014. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2015/3048.
- Galbraith P.S., J. Chassé, D. Gilbert, P. Larouche, D. Brickman, B. Pettigrew, L. Devine, and C. Lafleur. 2017. Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2016, *Can. Sci. Adv. Sec.* 2017/056.
- Galbraith P.S., P. Larouche, J. Chassé and, B. Petrie. 2012. Sea-surface temperature in relation to air temperature in the Gulf of St. Lawrence: Interdecadal variability and long-term trends. *Deep-Sea Res. Part II.* 80:10-20. doi:10.1016/j.dsr2.2012.04.001.
- Gause G.F. 1934. *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gavrilchuk K., V. Lesage, C. Ramp, R. Sears, M. Bérubé, S. Bearhop, and G. Beuplet. 2014. Trophic niche partitioning among sympatric baleen whale species following the collapse of groundfish stocks in the Northwest Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 497:285-301.
- Gentleman W., A. Leising, B. Frost, S. Strom, and J. Murray. 2003. Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics. *Deep Sea Res. Part II*, 50:2847-2875.

- Gilbert D., and B. Pettigrew. 1997. Interannual variability (1948-1994) of the CIL core temperature in the Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54:57-67. doi:10.1139/cjfas-54-S1-57
- Giller P.S. 1984. Community structure and the niche, Outline studies in ecology. Chapman and Hall, London.
- Gorokhova E., and S. Hansson. 1999. An experimental study on variations in stable carbon and nitrogen isotope fractionation during growth of *Mysis mixta* and *Neomysis integer*. *Can. J. of Fish. Aquat. Sci.*, 56:2203-2210.
- Graeve M., G. Kattner, and W. Hagen. 1994. Diet-induced changes in the fatty acid composition of Arctic herbivorous copepods: experimental evidence of trophic markers. *J. Exp. Biol.* 182: 97-110. doi:10.1016/0022-0981(94)90213-5
- Graeve M., Kattner G., and W. Hagen. 2001. Diet-induced changes in the fatty acid composition of the Arctic herbivorous copepods: experimental evidence of trophic markers. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 182:97-110.
- Granéli E., W. Granéli, M.M. Rabbani, N. Daugbjerg, G. Fransz, J.C. Roudy, and V.A. Alder 1993. The influence of copepod and krill grazing on the species composition of phytoplankton communities from the Scotia Weddell Sea. *Polar Biol.*, 13:201-213
- Gravel D., D.C. Charles, M. Beaudet, and C. Messier. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecol. Lett.*, 9:399-409.
- Grinnell, J. 1917. The niche relationships of the California Thrasher. *The Auk.* 34:427-433.
- Grothendieck G. (2013). nls2: Non-linear regression with brute force. R package version 0.2. <https://CRAN.R-project.org/package=nls2>
- Guschina I.A., and J.L. Harwood. 2009. Algal lipids and effect of the environment on their biochemistry. In Arts M.T., M.T. Brett, and M.J. Kainz (eds). *Lipids in aquatic ecosystems*. Springer, New York.
- Hagen W. 1999. Reproductive strategies and energetic adaptations of polar zooplankton. *Invertebr. Repro. Dev.*, 36:25-34.
- Hagen W., E.S. Van Vleet, and G. Kattner. 1996. Seasonal lipid storage as overwintering strategy of Antarctic krill. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 134:85-89.

- Hagen W., G. Kattner, A. Terbrüggen, and E.S. Van Vleet. 2001. Lipid metabolism of the Antarctic krill *Euphausia superba* and its ecological implications. *Mar. Biol.*, 139:95-104.
- Hairston N.G., C.L. Holtmeier, W. Lampert, L.J. Weider, D.M. Post, J.M. Fischer, and U. Gaedke. 2001. Natural selection for grazer resistance to toxic cyanobacteria: evolution of phenotypic plasticity? *Evol.*, 55:2203-2214.
- Hambäck P.A., E. Weingartner, L. Dalén, H. Wirta, and T. Roslin. 2016. Spatial subsidies in spider diets vary with shoreline structure: Complementary evidence from molecular diet analysis and stable isotopes. *Ecol. Evol.* 6:8431-8439.
- Hansen P.J. (1989). The red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarense*: effects on behaviour and growth of a tintinnid ciliate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 53:105-116.
- Hanski I.A., M.E. Gilpin, and D.E. McCauley (Eds.). 1997. Metapopulation biology. San Diego Academic press.
- Hanski I.A., O.E. Gaggiotti, and O.F. Gaggiotti (Eds.). 2004. Ecology, genetics and evolution of metapopulations. San Diego Academic Press.
- Hardin G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science*, 131:1292-1297.
- Harwood J.L., and I.A. Guschina. 2009. The versatility of algae and their lipid metabolism. *Biochimie*, 91:679-684.
- Haywood G.J., and C.W. Burns. 2003. Feeding response of *Nyctiphanes australis* (Euphausiacea) to various nanoplankton sizes and taxa. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 253:209-216.
- Hazel J.R. 1995. Thermal adaptation in biological membranes: is homeoviscous adaptation the explanation? *Ann. rev. physiol.*, 57:19-42.
- Hazel J.R., and S.R. Landrey. 1988. Time course of thermal adaptation in plasma membranes of trout kidney. *Am. J. Physiol. Reg. Integr. Comp. Physiol.*, 255:622-627.
- Healy K., T. Guillerme, S.B. Kelly, R. Inger, S. Bearhop, and A.L. Jackson. 2018. SIDER: An R package for predicting trophic discrimination factors of consumers based on their ecology and phylogenetic relatedness. *Ecography*, 41:1393-1400.

- Hellessey N., J.A. Ericson, P.D. Nichols, S. Kawaguchi, S. Nicol, N. Hoem, and P. Virtue 2018. Seasonal and interannual variation in the lipid content and composition of *Euphausia superba* Dana, 1850 (*Euphausiacea*) samples derived from the Scotia Sea fishery. *J. Crust. Biol.*, 38:673-681.
- Henderson, R.J., J.R. Sargent, and S. Falk-Petersen. 1981. Lipogenesis in the Arctic euphausiid *Thysanoessa inermis*. *Mar. Biol.* 63:235-240.
- Hirche H.J., and Mumm N. (1992). Distribution of dominant copepods in the Nansen Basin, Arctic Ocean, in summer. *Deep-Sea Res. Part A.* 39:485-505.
- Holling C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.*, 91:293-320.
- Holling C.S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Can. Entomol.*, 45:3-60.
- Holyoak M., M.A. Leibold, and R.D. Holt (Eds.). 2005. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press.
- Hopkins C.C.E., K.S. Tande, S. Grønvik, and J.R. Sargent. 1984. Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, Northern Norway: an analysis of growth and overwintering tactics in relation to niche and environment in *Metridia longa* (Lubbock), *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), *Thysanoessa inermis* (Krøyer) and *T. raschi* (M. Sars). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 82:77-99. doi:10.1016/0022-0981(84)90140-0
- Hubbell S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press. New Jersey.
- Huenerlage K., M. Graeve, C. Buchholz, and F. Buchholz. 2015. The other krill: overwintering physiology of adult *Thysanoessa inermis* (Euphausiacea) from the high-Arctic Kongsfjord. *J. Aquat. Biol.* 23:225-235. doi:10.3354/ab00622
- Huenerlage L.K., and F. Buchholz. 2013. Krill of the northern Benguela current and the Angola-Benguela frontal zone compared: physiological performance and short-term starvation in *Euphausia Hanseni*. *J. Plankton Res.*, 35:337-51.
- Huenerlage L.K., M. Graeve, C.M. Buchholz, and F. Buchholz. 2014. Lipid Composition and trophic relationships of krill species in a high arctic fjord. *Polar Biol.*, 39:1-15. doi:10.1007/s00300-014-1607-6
- Hughes R.N. 1980. Optimal foraging theory in the marine context. *Mar. Biol.*, 18:423-438.



- Hui M., A. Nuryanto, and M. Kochzius. 2017. Concordance of microsatellite and mitochondrial DNA markers in detecting genetic population structure in the boring giant clam *Tridacna crocea* across the Indo-Malay Archipelago. *Mar. Ecol.*, 38(1)e12389.
- Huntley M.E., M.D. Lopez, and D.M. Karl. 1991. Top predators in the Southern Ocean: a major leak in the biological carbon pump. *Science*, 253:64-66.
- Huntley M.E., W. Nordhausen, and M.D. Lopez. 1994. Elemental composition, metabolic activity and growth of Antarctic krill *Euphausia superba* during winter. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 107:23-40.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22:415-427.
- Hutchinson G.E. 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat.*, 95:137-145.
- Ichii T. 2008. Krill Harvesting. In Everson I. (Ed.). *Krill: biology, ecology and fisheries*. John Wiley & Sons.
- Ikeda T. 1985. Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.*, 85:1-11.
- Ikeda T., and H.R. Skjoldal. 1989. Metabolism and elemental composition of zooplankton from the Barents Sea during early Arctic summer. *Mar. Biol.*, 100:173-183.
- Ikeda T., and P. Dixon. 1982. Body shrinkage as a possible over-wintering mechanism of the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 62:143-151.
- Iverson S.J., C. Field, W. Don Bowen, and W. Blanchard. 2004. Quantitative Fatty Acid Signature Analysis: A new method of estimating predator diets. *Ecol. Monographs*, 74:211-35.
- Iverson, S.J., K.J. Frost, and L.F. Lowry. 1997. Fatty acid signatures reveal fine scale structure of foraging distribution of harbor seals and their prey in Prince William Sound, Alaska. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 151:255-271.
- Jackson A.L., R. Inger, A.C. Parnell, and S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER-Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Animal Ecol.*, 80:595-602.
- Jackson L.J. 2017. Molecular tools provide a range of powerful options for the conservationist's toolbox. *Aquat. Cons. Mar. Fresh. Ecosyst.*, 27:296-302.

- Jackson M.C., L. Donohue, A.L. Jackson, J.R. Britton, D.M. Harper, and J. Grey. 2012. Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology. *PLoS One*, 7(2): e31757.
- Jaeger A., M. Connan, P. Richard, and Y. Cherel. 2010. Use of stable isotopes to quantify seasonal changes of trophic niche and levels of population and individual specialization in seabirds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 401:269-277.
- Jaschinski S., D.C. Brepohl, and U. Sommer. 2011. Seasonal variation in carbon sources of mesograzers and small predators in an eelgrass community: stable isotope and fatty acid analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 431:69-82.
- Jeffs A.G., P.D. Nichols, B.D. Mooney, K.L. Phillips, and C.F. Phleger. 2004. Identifying potential prey of the pelagic larvae of the spiny lobster *Jasus edwardsii* using signature lipids. *Comp. Biochem. Physiol. B: Biochem. Mol. Biol.* 137:487-507.
- Jeschke J.M., M. Kopp, and R. Tollrian. 2002. Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecol. Monographs*, 72:95-112.
- Ju S.J., and H.R. Harvey. 2004. Lipids as markers of nutritional condition and diet in the Antarctic krill *Euphausia superba* and *Euphausia crystallorophias* during austral winter. *Deep-Sea Res. Pt. II*. 51: 2199-2214.
- Juul-Pedersen T., T.G. Nielsen, C. Miche, E.F. Møller, P. Tiselius, P. Thor, M. Olesen. E. Selander, and S. Gooding. 2006. Sedimentation following the spring bloom in Disko Bay, West Greenland, with special emphasis on the role of copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 314:239-255.
- Kaartvedt S., T. Larsen, K. Hjelmseth, and M.S.R. Onsrud. 2002. Is the omnivorous krill *Meganyctiphanes norvegica* primarily a selectively feeding carnivore? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 228:193-204.
- Kattner G., C. Albers, M. Graeve, and SB Schnack-Schiel. 2003. Fatty acid and alcohol composition of the small polar copepods, *Oithona* spp. and *Oncaea* spp.: indication on feeding modes. *Polar Biol.*, 26:666-671.
- Kawaguchi S., K. Ishikawa, and O. Matsuda. 1986. The overwintering strategy of Antarctic krill (*Euphausia superba*) under the coastal fast ice on the Ongul Islands in Lützow-Holm Bay, Antarctica. *Memoirs of the National Institute of Polar Research*, 44:67-85.

- Kelly J.R., and R.E. Scheibling. 2012. Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 446:1-22.
- Kharlamenko V.I., N.V. Zhukova, S.V. Khotimchenko, V.I. Svetashev, and G .M. Kamenev. 1995. Fatty-acids as markers of food sources in a shallow-water hydrothermal ecosystem Kraternaya Bight, Yankich Island, Kurile Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 120:231-241.
- Kharlamenko V.I., S.I. Kiyashko, A.B. Imbs, and D.I. Vyshkvartze. 2001. Identification of food sources of invertebrates from the seagrass *Zostera marina* community using carbon and sulfur stable isotope ratio and fatty acid analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 220: 103-117. doi:10.3354/meps220103
- Kjørboe T. 2008. A mechanistic approach to plankton ecology. Princeton University Press. New-jersey.
- Kjørboe T., E. Saiz, and M. Viitasalo. 1996. Prey switching behaviour in the planktonic copepod *Acartia tonsa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 143:65-75.
- Kjørboe T., E. Saiz, P. Tiselius, and K.H. Andersen. 2018. Adaptive feeding behaviour and functional responses in zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 63:308-321.
- Kleiber M. 1965. Respiratory exchange and metabolic rate. In, McClatchie S. (1985) Feeding behaviour in *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) (Crustacea, Euphausiacea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 86:271-284.
- Kwantes J.M., and O. Grundmann. 2015. A brief review of krill oil history, research, and the commercial market. *J. diet. supp.*, 12:23-35.
- Lam R. K., and Frost B.W. 1976. Model of copepod filtering response to changes in size and concentration of food. *Limnol. Oceanogr.*, 21:490-500.
- Langdon C.J., and M.I. Waldoc. 1981. The effect of algal and artificial diets on the growth and fatty acid composition of *Crassostrea gigasspat*. *J. Mar. Biol.*, 61:431-440.
- Lass S., G.A. Tarling, P. Virtue, J.B.L. Matthews, P. Mayzaud, and F. Buchholz. 2001. On the food of northern krill *Meganyctiphanes norvegica* in relation to its vertical distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 214:177-200.
- Lavoie D., J. Chassé, Y. Simard, N. Lambert, P. S. Galbraith, N. Roy, and D. Brickman. 2017. Large-scale atmospheric and oceanic control on krill transport into the St. Lawrence estuary evidenced with three-dimensional numerical modelling. *Atmosphere-Ocean.* 54: 299-325. doi:10.1080/07055900.2015.1082965.

- Lavoie D., Y. Simard, and J.F. Saucier. 2000. Aggregation and Dispersion of Krill at Channel Heads and Shelf Edges: The Dynamics in the Saguenay-St. Lawrence Marine Park. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 57:1853-69.
- Layman C.A., D.A. Arrington, C.G. Montana, and D.M. Post. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecol.*, 88:42-48.
- Le Coz M., S. Chambord, S. Souissi, P. Meire, J. Ovaert, E. Buffan-Dubau, and F. Julien. 2018. Are zooplankton communities structured by taxa ecological niches or by hydrological features? *Ecohydrol.*, e1956.
- Le Fouest V., B. Zakardjian, F.J. Saucier, and M. Starr. 2005. Seasonal versus synoptic variability in planktonic production in a high-latitude marginal sea: The Gulf of St. Lawrence (Canada). *J. Geophysical Res.*, 110(C9). doi:10.1029/2004jc002423.
- Lee R.F., and J.S. Patton. 1989. Alcohol and waxes. In Ackman R.G. (ed), *Marine biogenic lipids, fats, and oils*. Boca Raton CRC Press.
- Lee R.F., J.C. Nevenzel, and G.A. Paffenhöfer. 1971. Importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: phytoplankton and copepods. *Mar. Biol.*, 9:99-108.
- Lee, R.F. 1974. Lipid composition of the copepod *Calanus hyperboreus* from the Arctic Ocean. Changes with depth and season. *Mar. Biol.* 26: 313-318.
- Lee, R.F., W. Hagen, and G. Kattner. 2006. Lipid storage in marine zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 307: 273-306. doi:10.3354/meps307273
- Legendre P., and L. Legendre. 2012. *Numerical ecology*, 3rd English edn. Amsterdam.
- Leibold M.A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76:371-1382.
- Leibold M.A., 1998. Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evol. Ecol.*, 12:95-110.
- Leibold M.A., and M.A. McPeck. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 87:1399-1410.
- Leibold M.A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J.M. Chase, M.F. Hoopes, and M. Loreau. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. lett.*, 7:601-613

- Lepage G., and C.C. Roy. 1984. Improved recovery of fatty acid through direct transesterification without prior extraction or purification. *J. Lipid Resear.*, 25:1391-1396.
- Lesmerise F. 2018. Effet de l'hétérogénéité du paysage et des perturbations anthropiques sur l'écologie du caribou de la Gaspésie. Thèse de doctorat. Rimouski, QC: Université du Québec à Rimouski.
- Lesmerises R., and M.H. St-Laurent. 2017. Not accounting for inter-individual variability can mask habitat selection patterns: a case study on black bears. *Oecol.*, 185:415-425.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Am. Entomol.*, 15:237-240.
- Logan J.M., T.D. Jardine, T.J. Miller, S.E. Bunn, R.A. Cunjak, and M.E. Lutcavage. 2008. Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: comparison of chemical extraction and modelling methods. *J. Anim. Ecol.*, 77: 838-846.
- Logue J.A., A.L. De Vries, E.L. Fodor, and A.R. Cossins. 2000. Lipid compositional correlates of temperature-adaptive interspecific differences in membrane physical structure. *J. Exp. Biol.*, 203:2105-2115.
- Longhurst A.R., A.W. Bedo, W.G. Harrison, E.J.H. Head, and D.D. Sameoto. 1990. Vertical flux of respiratory carbon by oceanic diel migrant biota. *Deep-Sea Res. Part a.* 37:685-694.
- MacArthur R.H., and E.R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.*, 100:603-609.
- MacArthur R.H., and R. Levins. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 51:1207-1210.
- Madurell T., E. Fanelli, and J.E. Cartes. 2008. Isotopic composition of carbon and nitrogen of suprabenthos fauna in the NW Balearic Islands (western Mediterranean). *J. Mar. Syst.*, 71:336-345.
- Maps F., B.A. Zakardjian, S. Plourde, and F.J. Saucier. 2011. Modeling the interactions between the seasonal and diel migration behaviors of *Calanus finmarchicus* and the circulation in the Gulf of St. Lawrence (Canada). *J. Mar. Sys.*, 88:83-202. doi:10.1016/j.jmarsys.2011.04.004.

- Maps F., S. Plourde, D. Lavoie, I. McQuinn, and J. Chassé. 2014. Modelling the influence of daytime distribution on the transport of two sympatric krill species (*Thysanoessa raschii* and *Meganyctiphanes norvegica*) in the Gulf of St Lawrence, eastern Canada. ICES: J. Mar. Sci. 71:282-292. doi:10.1093/icesjms/fst021.
- Maps F., S. Plourde, I. McQuinn, S. St-Onge-Drouin, D. Lavoie, J. Chassé, and V. Lesage. 2015. Linking acoustics and finite-time Lyapunov exponents reveals areas and mechanisms of krill aggregation within the Gulf of St. Lawrence, eastern Canada. Limnol. Oceanogr., 60:1965-1975.
- Marty Y., F. Delaunay, J. Moal, and J.F. Samain. 1992. Changes in the fatty acid composition of *Pecten maximus* during larval development. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 163: 221-234. doi:10.1016/0022-0981(92)90051-B
- Mauchline J. 1980. The biology of mysids and euphausiids. Part 2. The biology of euphausiids. Adv. Mar. Biol. 18:372-623.
- Mauchline J., and L.R. Fisher. 1969. The biology of euphausiids. Adv. Mar. Biol., 7:1-421.
- Mayzaud P., E. Albessard, P. Virtue, and M. Boutoute. 2000. Environmental Constraints on the Lipid composition and metabolism of euphausiids : The case of *Euphausia superba* and *Meganyctiphanes norvegica*. Can. J. Fish. Aqua. Sci., 57:91-103.
- Mayzaud P., P. Virtue, and E. Albessard. 1999. Seasonal variations in the lipid and fatty acid composition of the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* from the ligurian sea. Mar. Ecol. Prog. Ser., 186:199-210.
- McClatchie S. 1985. Feeding behaviour in *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) (Crustacea, Euphausiacea). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 86:271-284.
- McClatchie S. 1986. Time-series feeding rates of the euphausiid *Thysanoessa raschii* in a temporally patchy food environment1. Limnol. Oceanogr., 31:469-477.
- McClatchie S. 1988. Functional response of the euphausiid *Thysanoessa raschii* grazing on small diatoms and toxic dinoflagellates. J. Mar. Res., 46:631-646.
- McClatchie S., and C.M. Boyd. 1983. Morphological study of sieve efficiencies and mandibular surfaces in the Antarctic krill *Euphausia superba*. Can. J. Fish. Aqua. Sci. 40:955-967
- McCutchan J.H., W.M. Lewis, C. Kendall, and C.C. McGrath. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*. 102:378-390.

- McInerny G.J., and R.S. Etienne. 2012. Stich the niche: a practical philosophy and visual schematic for the niche concept. *J. Biol.*, 39:2103-2111.
- McQuinn I.H., J.F. Gosselin, M.N. Bourassa, A. Mosnier, A., J.-F. St-Pierre, S. Plourde, and A. Raymond. 2016. The spatial association of blue whales (*Balaenoptera musculus*) with krill patches (*Thysanoessa* spp. and *Meganyctiphanes norvegica*) in the estuary and northwestern Gulf of St. Lawrence. *Can. Sci. Adv. Sec.*, 2016:104.
- McQuinn I.H., M. Dion, and J.-F. St. Pierre. 2013. The acoustic multifrequency classification of two sympatric euphausiid species (*Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa raschii*), with empirical and SDWBA model validation. *ICES: J. Mar. Sci.*, 70:636-649. doi:10.1093/icesjms/fst004.
- McQuinn I.H., S. Plourde, J.-F. St. Pierre, and M. Dion. 2015. Spatial and temporal variations in the abundance, distribution, and aggregation of krill (*Thysanoessa raschii* and *Meganyctiphanes norvegica*) in the lower estuary and Gulf of St. Lawrence. *Progr. Oceanogr.* 131:159-176. doi:10.1016/j.pocean.2014.12.014.
- Merilä J., and A.P. Hendry. 2014. Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evol. appl.*, 7:1-14.
- Meyer B. 2012. The overwintering of Antarctic krill, *Euphausia superba*, from an ecophysiological perspective. *Polar Biol.* 35:15-37.
- Meyer B., L. Auerswald, V. Siegel, S. Spahic, C. Pape, B.A. Fach, M. Teschke, A.L. Lopata, and V. Fuentes. 2010. Seasonal variation in body composition, metabolic activity, feeding, and growth of adult krill *Euphausia superba* in the Lazarev Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 398:1-18. doi:10.3354/meps08371
- Meziane T., and M. Tsuchiya. 2000. Fatty acids as tracers of organic matter in the sediment and food web of a mangrove/intertidal flat ecosystem, Okinawa, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 200:49-57.
- Meziane T., F. D'Agata, and S.Y. Lee. 2006. Fate of mangrove organic matter along a subtropical estuary: small-scale exportation and contribution to the food of crab communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 312:15-27.
- Meziane T., L. Bodineau, C. Retière, G. Thoumelin. 1997. The use of lipid markers to examine sources of organic matter and its incorporation into food web of the intertidal salt marsh-flat ecosystem, Mont Saint Michel Bay, France. *J. Sea. Res.*, 38:47-58.

- Mintenbeck K., T. Brey, U. Jacob, R. Knust, and U. Struck. 2008. How to account for the lipid effect on carbon stable-isotope ratio ( $\delta^{13}\text{C}$ ): sample treatment effects. *J. Fish. Biol.* 72:815-830.
- Motulsky H.J., and L.A. Ransnas. 1987. Fitting curves to data using nonlinear regression: a practical and nonmathematical review. *The FASEB journal*, 1:365-374.
- Mouquet N., and M. Loreau. 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *The am. nat.*, 162:544-557.
- Muller-Navarra D.C., M.T. Brett, A.M. Liston, and C. Goldman. 2000. A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers. *Nat.*, 403:74-77.
- Mundy C.J., M. Gosselin, F. Ehn, C. Belzile, M. Poulin, E. Alou, S. Roy, H. Hop, S. Lessard, T.N. Papakyriakou, D.G. Barber, and J. Stewart. 2011. Characteristics of two distinct high-light acclimated algal communities during advanced stages of sea ice melt. *Polar Biol.*, 34:1869-1886.
- Napolitano G.E., R.J. Pollero, A.M. Gayoso, B.A. Macdonald, and R.J. Thompson. 1997. Fatty acids as trophic markers of phytoplankton blooms in the Bahia Blanca estuary, Buenos Aires, Argentina, and in Trinity Bay, Newfoundland, Canada. *Biochem. Syst. Ecol.* 25:739-755.
- Nelson D.L., and M.M. Cox. 2005. *Principles of Biochemistry*, Omega, Barcelona.
- Nelson M.M., B.D. Mooney, P.D. Nichols, and C.F. Phleger. 2001. Lipids of Antarctic Ocean amphipods: food chain interactions and the occurrence of novel biomarkers. *Mar. Chem.*, 73:53-64.
- Newsome S.D., P. Sabat, N. Wolf, J.A. Rader, and C. Martinez-Del-Rio. 2015. Multi-tissue  $\text{d}_2\text{H}$  analysis reveals altitudinal migration and tissue specific discrimination patterns in Cinclodes. *Ecosphere*. 6:art213.
- Nicol S. 2018. Bringing Krill to Life. In Nicol S. (ed) *The Curious Life of Krill*. Island Press, Washington.
- Nicol S., and J. Foster. 2016. The fishery for Antarctic krill: its current status and management regime. In Siegel V. (ed.) *Biology and ecology of Antarctic krill*. Springer, Cham.
- Nicol S., and Y. Endo. 1997. Krill Fisheries of the world. *FAO Fish. Tech. Paperl.*, 367:100.



- Nicol S., I. Forster, and J. Spence. 2000. Products Derived from Krill. In Everson I. (ed). Krill: biology, ecology and fisheries. Blackwell Science Ltd. United Kingdom.
- Nicol S., J. Foster, and S. Kawaguchi. 2012. The fishery for Antarctic krill - recent developments. *Fish Fisheries*, 13:30-40. doi:10.1111/j.1467-2979.2011.00406.x.
- Nielsen J.M., E.L. Clare, B. Hayden, M.T. Brett, and P. Kratina. 2018. Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. *Methods Ecol. Evol.*, 9:278-291.
- Norrbin M.F., R.E. Olsen, and K.S. Tande. 1990. Seasonal variation in lipid class and fatty acid composition of two small copepods in Balsfjorden, northern Norway. *Marine Biology*, 105:205-211. doi:10.1007/BF01344288
- Noyon M., Gasparini S., and Mayzaud P. (2009). Feeding of *Themisto libellula* (Amphipoda Crustacea) on natural copepods assemblages in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). *Polar biol.*, 32:1559-1570.
- O'Leary W.M. 1962. The fatty acids of bacteria. *Bact. Rev.*, 26:421-447.
- Ohman M.D. 1984. Omnivory by *Euphausia pacifica*: The role of copepod prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 19:125-131.
- Ollier A., D. Chabot, C. Audet, and G. Winkler. 2018. Metabolic rates and spontaneous swimming activity of two krill species (Euphausiacea) under different temperature regimes in the St. Lawrence Estuary, Canada. *J. Crust. Biol.*, RUI028. doi:10.1093/jcbiol/ruy028
- Oney B., B. Reineking, G. O'Neill, and J. Kreyling. 2013. Intraspecific variation buffers projected climate change impacts on *Pinus contorta*. *Ecol. Evol.*, 3:437-449.
- Padilla D.K., and M.M. Savedo (eds). 2013. A systematic review of phenotypic plasticity in marine invertebrate and plant systems. *Adv. mar. biol.*, 65:1:453.
- Papetti C., L. Zane, E. Bortolotto, A. Bucklin, and T. Patarnello. 2005. Genetic differentiation and local temporal stability of population structure in the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 289:225-235.
- Parent G.J., F. Pernet, R. Tremblay, J.M. Sévigny, and M. Ouellette. 2008. Remodeling of membrane lipids in gills of adult hard clam *Mercenaria mercenaria* during declining temperature. *Aquat. Biol.*, 3:101-109.

- Parnell A.C., D.L. Phillips, S. Bearhop, B.X. Semmens, E.J. Ward, J.W. Moore, A.L. Jackson, J. Grey, D.J. Kelly, and R. Inger. 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*. 24:387-399.
- Parnell A.C., R. Inger, S. Bearhop, and A. Jackson. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS One*, 5:e9672
- Parrish C.C. 1987. Separation of aquatic lipid classes by chromarod thin-layer chromatography with measurement by Iatroscan flame ionization detection. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 44: 722-731.
- Parrish C.C. 1999. Determination of total lipid, lipid classes, and fatty acids in aquatic samples, In: Arts M.T., and B. C. Wainman, (eds.) *Lipids in Freshwater Ecosystems*. Springer-Verlag.
- Parrish C.C. 2013. Lipids in marine ecosystems. *ISRN Oceanogr.* 2013:1-16.
- Perez V., F. Olivier, R. Tremblay, U. Neumeier, J. Thébault, L. Chauvaud and T. Meziane. 2013. Trophic resources of the bivalve, *Venus verrucosa*, in the Chausey archipelago (Normandy, France) determined by stable isotopes and fatty acids. *Aquat. Living. Resour.* 26:229-239.
- Pernet F., R. Tremblay, I. Redjah, J.M. Sévigny, and C. Gionet. 2008. Physiological and biochemical traits correlate with differences in growth rate and temperature adaptation among groups of the eastern oyster *Crassostrea virginica*. *J. Exp. Biol.*, 211:969-977.
- Perry G.J., J.K. Volkman, R.B. Johns, and H.J. Bavor. 1979. Fatty acids of bacterial origin in contemporary marine sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 43:1715-1725.
- Pershing A.J., K.E. Mills, N.R. Record, K. Stamieszkin, K.V. Wurtzell, C.J. Byron, D. Fitzpatrick, W.J. Golet, and E. Koob. 2015. Evaluating trophic cascades as drivers of regime shifts in different ocean ecosystems. *Philos. Trans. Royal Soc. B*, 370(1659).
- Petursdottir H., A. Gislason, S. Falk-Petersen. H. Hop, and J. Svavarsson. 2008. Trophic interactions of the pelagic ecosystem over the Reykjanes Ridge as evaluated by fatty acid and stable isotope analyses. *Deep-Sea Res. Part II*, 55:3-93.
- Petursdottir H., S. Falk-Petersen, and A. Gislason. 2012. Trophic interactions of meso- and macrozooplankton and fish in the Iceland Sea as evaluated by fatty acid and stable isotope analysis. *ICES: J. Mar. Sci.*, 69:1277-1288.

- Phillips D.L., and J.W. Gregg. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecol.*, 127:171-179.
- Phillips D.L., and J.W. Gregg. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecol.*, 136:261-269.
- Phillips D.L., and P. Koch. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*. 130:114-125.
- Phillips D.L., R. Inger, S. Bearhop, A.L. Jackson, J.W. Moore, A.C. Parnell, B.X. Semmens, and E.J. Ward. 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in foodweb studies. *Can. J. Zool.* 92:823-835. doi:10.1139/cjz-2014-0127
- Phillips D.L., S. Newsome, and J. Gregg. 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecol.*, 144:520-527.
- Phleger C.F., M.M. Nelson, B.D. Mooney, and P.D. Nicol. 2002. Interannual and between species comparison of the lipids, fatty acids and sterols of Antarctic krill from the US AMLR Elephant Island survey area. *Comp. Biochem. Physiol.*, 131:733-747.
- Pianka E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 71:2141-2145.
- Pierce G.J., and J.G. Ollason. 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos*, 88:111-118.
- Pilditch C.A, and S. McClatchie. 1994. Quantitative analysis of carnivory in the krill *Nyctiphanes australis*, with an examination of the effect of non-preferred phytoplankton alternative prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 107:41-54. doi:10.3354/meps107041
- Plourde S., G. Winkler, P. Joly, J.-F. St. Pierre, and M. Starr. 2011. Long-term seasonal and interannual variations of krill spawning in the lower St Lawrence estuary, Canada, 1979-2009. *J. Plankton Res.*, 33:703-714.
- Plourde S., I. McQuinn, F. Maps, J.-F. St-Pierre, D. Lavoie, and P. Joly. 2014. Daytime depth and thermal habitat of two sympatric krill species in response to surface salinity variability in the Gulf of St Lawrence, eastern Canada. *ICES: J. Mar. Sci.*, 71:272-281. doi:10.1093/icesjms/fst023
- Plourde S., J.J. Dodson, J.A. Runge, and J.-C. Therriault. 2002. Spatial and temporal variations in copepod community structure in the lower St. Lawrence Estuary, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 230:221-224. doi:10.3354/meps230211

- Plourde S., P. Joly, J.A. Runge, B. Zakardjian, and J.J. Dodson. 2001. Life cycle of *Calanus finmarchicus* in the lower St. Lawrence Estuary: The imprint of circulation and late timing of the spring phytoplankton bloom. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58:647-658. doi:10.1139/cjfas-58-4-647
- Pocklington R., and F.C. Tan. 1987. Seasonal and annual variations in the organic matter contributed by the St. Lawrence River to the Gulf of St. Lawrence. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 51:2579-2586. doi:10.1016/0016-7037(87)90308-5
- Polito M.J., C.S. Reiss, W.Z. Trivelpiece, W.P. Patterson, and S.D. Emslie. 2013. Stable isotopes identify an ontogenetic niche expansion in Antarctic krill (*Euphausia superba*) from the South Shetland Islands, Antarctica. *Mar. Biol.*, 160:1311-1323.
- Pond C.M. 1998. *The Fats of Life*. Cambridge University Press.
- Pond D.W., G.A. Tarling, K. Schmidt, and I. Everson. 2012. Diet and growth rates of *Meganyctiphanes norvegica* in autumn. *Mar. Biol. Res.*, 8:615-623.
- Pörtner H.O. 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comp. Bioch. Physio.*, 132:739-761.
- Pörtner H.O., and M.A. Peck. 2010. Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause and effect understanding. *J. Fish Biol.*, 77:1745-1779.
- Post D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecol.*, 83:703-718.
- Price H.J. 1989. Swimming behaviour of krill in response to algal patches: a mesocosm study. *Limnol. Oceanogr.* 34:649-659.
- Pyke G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. rev. ecol. sys.*, 15:523-575.
- Pyke G.H., H.R. Pulliam, and E.L Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.* 52:137-154.
- R Core Team (2017). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>

- Radulovici A.E., B. St-Marie, and F. Dufresne. 2009. DNA barcoding of marine crustaceans from the Estuary and Gulf of St Lawrence: a regional-scale approach. *Mol. Ecol.* 9:181-187.
- Raubenheimer D., and S.J. Simpson. 2018. Nutritional ecology and foraging theory. *Cur. Opin. insect sci.*,
- Ravet J.L., M.T. Brett, and D.C. Muller-Navarra. 2003. A test of the role of polyunsaturated fatty acids in phytoplankton food quality for daphnia using liposome supplementation. *Limnol. Oceanogr.*, 48:1938-1947.
- Reed T.E., D.E. Schindler, and R.S. Waples. 2011. Interacting effects of phenotypic plasticity and evolution on population persistence in a changing climate. *Cons. Biol.*, 25:56-63.
- Reed T.E., R.S. Waples, D.E. Schindler, J.J. Hard, and M.T. Kinnison. 2010. Phenotypic plasticity and population viability: the importance of environmental predictability. *Proc. R. Soc. B*, 277(1699):3391.
- Richoux N.B., and P.W. Froneman. 2008. Trophic ecology of dominant zooplankton and macrofauna in a temperate, oligotrophic South African estuary: a fatty acid approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 357:121-137.
- Rothhaupt K.O. 1988. Mechanistic resource competition theory applied to laboratory experiments with zooplankton. *Nature*, 333:660.
- Runge J., and P. Joly, 1995. Zooplancton (euphausiacés et Calanus) de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. In Rapport sur l'état des invertébrés en 1994: crustacés et mollusques des côtes du Québec, crevette nordique et zooplancton de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Edited by L. Savard. *Rapp. Manusrit Can. Sci. Halieut. Aquat.* 2323:124-132.
- Ryabov A.B., A.M. De Roos, B. Meyer, S. Kawaguchi, and B. Blasius 2017. Competition-induced starvation drives large-scale population cycles in Antarctic krill. *Nat. ecol. evol.*, 1(7),0177.
- Saborowski R., and F. Buchholz. 2002. Metabolic properties of Northern krill, *Meganyctiphanes norvegica*, from different climatic zones. II. Enzyme characteristics and activities. *Mar. Biol.*, 140:557-565. doi:10.1007/s00227-001-0730-4
- Saether O., T.E. Ellingsen, and V. Mohr. 1986. Lipids of North Atlantic krill. *J. Lipid Res.* 27:274-285.

- Sameoto D.D. 1980. Relationships between stomach contents and vertical migration in *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa raschii* and *T. inermis* (Crustacea Euphausiacea). *J. Plankton Res.*, 2:129-143.
- Sameoto D.D., J. Neilson, and D. Waldron. 1994. Zooplankton prey selection by juvenile fish in Nova Scotian shelf basins. *J. Plankton Res.*, 16:1003-1019.
- Sameoto D.D., N. Cochrane, and A. Herman. 1993. Convergence of acoustic, optical, and NetCatch estimates of euphausiid abundance: use of artificial light to reduce net avoidance. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* 50:334-346.
- Sargent J.R., and R.J. Henderson. 1986. Lipids. In Corner, E.D., and S.C. O'Hara (eds). *The biological chemistry of marine copepods*. Clarendon, Oxford.
- Sargent J.R., and S. Falk-Petersen. 1981. Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: lipids and fatty acids in *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa raschii* and *T. inermis* during mid-winter. *Mar. Biol.* 62:131-137.
- Satapoomin S. 1999. Carbon content of some common tropical Andaman Sea copepods. *J. Plankton Res.*, 21:2117-2123.
- Saucier F.J., F. Roy, D. Gilbert, P. Pellerin, and H. Ritchie. 2003. Modeling the formation and circulation processes of water masses and sea ice in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *J. Geophys. Res.*, 108(C8).
- Savenkoff C., J.A. Gagné, M. Gilbert, M. Castonguay, D. Chabot, J. Chassé, S. Comtois, J.-D. Dutil, P.S. Galbraith, J.-F. Gosselin, F. Grégoire, R. Larocque, P. Larouche, D. Lavoie, M. Lebeuf, V. Lesage, F. Maps, I. H. McQuinn, A. Mosnier, C. Nozères, P. Ouellet, S. Plourde, B. Sainte-Marie, L. Savard, M. Scarratt, and M. Starr. 2017. Le concept d'approche écosystémique appliqué à l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Canada). *Env. Rev.*, 25:26-96. doi:10.1139er-2015-0083
- Savenkoff C., S. Comtois, and D. Chabot. 2013. Trophic interactions in the St. Lawrence Estuary (Canada): Must the blue whale compete for krill? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 129:136-151. Ddi:10.1016/j.ecss.2013.05.033
- Scannell H.A., A.J. Pershing, M.A. Alexander, A.C. Thomas, and K.E. Mills. 2016. Frequency of marine heatwaves in the North Atlantic and North Pacific since 1950. *Geophys. Res. Lett.*, 43:2069-2076. doi:10.1002/2015GL067308

- Schmidt K., A. Atkinson, D.W. Pond, and L.C. Reland. 2014. Feeding and overwintering of Antarctic krill across its major habitats: The role of sea ice cover, water depth and phytoplankton abundance. *Limnol. Oceanogr.* 59:17-36.
- Schmidt K., A. Atkinson, S. Steigenberger, S. Fielding, M. Lindsay, D.W. Pond, G.A. Tarling, T.A. Klevjer, C.S. Allen, and S. Nicol. 2011. Seabed foraging by Antarctic krill: Implications for stock assessment, benthic-pelagic coupling, and the vertical transfer of iron. *Limnol. Oceanogr.*, 56:1411-1428.
- Schmidt K., and A. Atkinson. 2016. Feeding and food processing in Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). In Siegel V. (ed). *Biology and ecology of antarctic krill*. Springer, Cham.
- Schultz M., and Kiørboe T. (2009). Active prey selection in two pelagic copepods feeding on potentially toxic and non-toxic dinoflagellates. *J. Plankton Res.* 31:553-561.
- Senior A.M., S. Nakagawa, M. Lihoreau, S.J. Simpson, and D. Raubenheimer. 2015. An overlooked consequence of dietary mixing: a varied diet reduces interindividual variance in fitness. *Am. nat.*, 186:649-659.
- Shaw C.T., W.T. Peterson, and L.R. Feinberg. 2010. Growth of *Euphausia pacifica* in the upwelling zone off the Oregon coast. *Deep Sea Res. Part II*, 57:584-593.
- Sih A., and B. Christensen. 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Anim. behav.*, 61:379-390.
- Silva T., A. Gislason, O.S. Astthorsson, and G. Marteinsdottir. 2017. Distribution, maturity and population structure of *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa inermis* around Iceland in spring. *PLoS ONE* 12:e0187360. doi:10.1371/journal.pone.0187360
- 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. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 56:1182-1197.
- Simard Y., and M. Harvey. 2010. Predation on northern krill (*Meganyctiphanes Norvegica* Sars). In Tarling G.A. (ed) *The biology of northern krill species*. *Adv. Mar. Biol.* 52:1-459.
- Simard Y., D. Marcotte, and K. Naraghi. 2003. Three-dimensional acoustic mapping and simulation of krill distribution in the Saguenay-St. Lawrence marine park whale feeding Ground. *Aqua. Liv. Res.*, 16:137-44.

- Simard Y., G. Lacroix, and L. Legendre. 1986a. Diel vertical migrations and nocturnal feeding of a dense coastal krill scattering layer (*Thysanoessa raschii* and *Meganyctiphanes norvegica*) in stratified surface waters. *Mar. Biol.*, 91:93-105.
- Simard Y., R. Ladurantaye, and J.C. Therriault. 1986b. Aggregation of euphausiids along a coastal shelf in an upwelling environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 32:203-215.
- Smith B.R., and D.T. Blumstein. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behav. Ecol.*, 19:448-455.
- Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Lett.*, 10:1115-1123.
- Solomon M.E. 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 25:1-35.
- Somero G.N. 2010. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers'. *J. Exp. Biol.*, 213:912-920.
- Søreide J.E., M.L. Carroll, H. Hop, W.G. Ambrose, E.N. Hegseth, and S. Falk-Petersen. 2013. Sympagic-pelagic-benthic coupling in Arctic and Atlantic waters around Svalbard revealed by stable isotopic and fatty acid tracers. *Mar. Biol. Res.*, 9:831-850.
- Sourisseau M., Y. Simard, and J.F. Saucier. 2006. Krill aggregation in the St. Lawrence system, and supply of krill to the whale feeding grounds in the estuary from the gulf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 314:257-270.
- Sourisseau M., Y. Simard, and J.F. Saucier. 2008. Krill diel vertical migration fine dynamics, nocturnal overturns, and their roles for aggregation in stratified flows. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 65:574-587.
- Spiess A.N., and N. Neumeier. 2010. An evaluation of  $R^2$  as an inadequate measure for nonlinear models in pharmacological and biochemical research: a Monte Carlo approach. *BMC pharmacol.*, 10:6. doi:10.1007/s00227-014-2573-9
- Stephens D.W., and J.R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, New-Jersey.
- Stock B., and B.X. Semmens. 2016. *MixSIAR GUI User Manual*. Version 3.1. <https://github.com/brianstock/MixSIAR>. doi:10.5281/zenodo.1209993.



- Svanbäck R., and D.I Bolnick. 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proc. R. Soc. B*, 274(1701)839844.
- Swanson B.O., A.C. Gibb, J.C. Marks, and D.A. Hendrickson. 2003. Trophipolymorphism and behavioral differences decrease intraspecific competition in a cichlid, *Herichthys minckleyi*. *Ecol.*, 84:1441-1446.
- Tarling G., and J. Cuzin-Roudy 2003. Synchronization in the moulting and spawning activity of northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) and its effect on recruitment. *Limnol. Oceanogr.*, 48:2020-2033
- Tarling G.A., J. Cuzin-Roudy, and F. Buchholz. 1999. Vertical migration behaviour in the northern krill *Meganyctiphanes norvegica* is influenced by moult and reproductive processes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 190:253-262
- Tarling G.A., N.S. Ensor, T. Fregin, W.P. Goodall-Copestake, and P. Fretwell. 2010. An Introduction to the Biology of Northern Krill (*Meganyctiphanes norvegica* Sars). In Tarling G.A. (ed). The biology of northern krill species. *Adv. Mar. Biol.* 52:1-459.
- Tarling G.A., S. Hill, H. Peat, S. Fielding, C. Reiss, and A. Atkinson. 2016. Growth and shrinkage in Antarctic krill *Euphausia superba* is sex-dependent. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 547:61-78.
- Tegllhus F.W., M.D. Agersted, K.E. Arendt, and T.G. Nielsen. 2015. Gut evacuation rate and grazing impact of the krill *Thysanoessa raschii* and *T. inermis*. *Mar. biol.*, 162:169-180. doi10.1007/s00227-014-2573-9
- Tilman D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, New Jersey.
- Tönnesson K., T.G. Nielsen, and P. Tiselius. 2006. Feeding and production of the carnivorous copepod *Pareuchaeta norvegica* in the Skagerrak. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 314:213-225.
- Torres J.J., J. Donnelly, T.L. Hopkins, T.M. Lancraft, A.V. Aarset, and D.G. Ainley. 1994. Proximate composition and overwintering strategies of Antarctic micronektonic Crustacea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 113:221-232.
- Turchin P. 1991. Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial-distribution of foragers. *Ecology*, 72:1253-1266.

- Van-Noordwijk A.J., and G. De Jong. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *Am. Nat.*, 128:137-142.
- Vance D.E., and J.E. Vance. 1996. *Biochemistry of lipids, lipoproteins and membranes*. Elsevier science, Amsterdam.
- Virtue P., P. Mayzaud, E. Albessard, and P. Nichols. 2000. Use of fatty acids as dietary indicators in northern krill, *Meganyctiphanes norvegica*, from northeastern Atlantic, Kattegat, and Mediterranean waters. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 57:104-114.
- Viso A.C., and J.C. Marty. 1993. Fatty acid from 28 marine microalgae. *Phytochem.*, 34:1521-1533.
- Visser A.W. 2007. Motility of zooplankton: Fitness, foraging and predation. *J. Plankton Res.* 29:447-461. doi:10.1093/plankt/fbm029
- Visser A.W., and Ø. Fiksen. 2013. Optimal foraging in marine ecosystem models: Selectivity, profitability and switching. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 473:91-101. doi:10.3354/meps10079
- Volkman J.K., S.W. Jeffrey, P.D. Nichols, G.I Rogers, and C.D. Garland. 1989. Fatty-acid and lipid-Composition of 10 species of microalgae used in mariculture. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 128:219-240.
- Wakeham S.G. 1995. Lipid biomarkers for heterotrophic alteration of suspended particulate organic matter in oxygenated and anoxic water columns of the ocean. *Deep-Sea Res.*, 42:1749-1771.
- Ward A.J., M.M. Webster, and P.J. Hart. 2006. Intraspecific food competition in fishes. *Fish Fish.*, 7:231-261.
- Weslawski J.M., G. Pedersen, S.F. Petersen, and K. Porazinski. 2000. Entrapment of macroplankton in an Arctic fjord basin, Kongsfjorden, Svalbard. *Oceanologia* 42:57-69.
- West-Eberhard M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 20:249-278.
- Wilson S.E., D.K. Steinberg, F.L.E. Chu, and J.K.B. Bishop. 2010. Feeding ecology of mesopelagic zooplankton of the subtropical and subarctic North Pacific Ocean determined with fatty acid biomarkers. *Deep Sea Res.*, 57:1278-1294.

- Winkler G., C. Martineau, J.J. Dodson, W.F. Vincent, and L.E. Johnson. 2007. Trophic dynamics of two sympatric mysid species in an estuarine transition zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 332:171-187.
- Yampolsky L.Y., T.M. Schaer, and D. Ebert. 2014. Adaptive phenotypic plasticity and local adaptation for temperature tolerance in freshwater zooplankton. *Proc. R. Soc. B*, 281(1776),2013744.
- Zabel R.W., C.J. Harvey, S. Katz, T.P. Good, and P.S. Levin. 2003. Ecologically sustainable yield: marine conservation requires a new ecosystem-based concept for fisheries management that looks beyond sustainable yield for individual fish species. *Am. Sci.*, 91:150-157.
- Zakardjian B.A., Y. Gratton, and A.F. Vézina. 2000. Late spring phytoplankton bloom in the lower St. Lawrence Estuary: The flushing hypothesis revisited, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 192:31-48. doi:10.3354/meps192031
- Zane L., and T. Patarnello. 2000a. Krill: a possible model for investigating the effects of ocean currents on the genetic structure of a pelagic invertebrate. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 57:1-8.
- Zane L., L. Ostellari, L. Maccatrozzo, L. Bargelloni, J. Cuzin- Roudy, F. Buchholz, and T. Patarnello. 2000b Genetic differentiation in a pelagic crustacean (*Meganyctiphanes norvegica Euphausiacea*) from the North east Atlantic and the Mediterranean Sea. *Mar. Biol.*, 136:191-199.



