

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**IMPACTS DE L'OXYGÈNE DISSOUS SUR
LA DISTRIBUTION SPATIALE, L'ABONDANCE
ET LA CROISSANCE DU FLÉTAN DU GROENLAND
(*Reinhardtius hippoglossoides*)
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 *Philosophiæ Doctor* es océanographie

PAR

© **Wahiba AIT YOUCEF**

Novembre 2013

Composition du jury :

Philippe Archambault, président du jury, Université du Québec à Rimouski

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

Yvan Lambert, codirecteur de recherche, Ministère des Pêches et Océans Canada

Pierre Magnan, examinateur externe, Université du Québec à Trois-Rivières

Dépôt initial le 1 Novembre 2013

Dépôt final le 1 mai 2014

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.

À ma fille *Kenza* كمنزة
mon tendre trésor.

REMERCIEMENTS

Un doctorat ne se réalise pas seul. C'est pourquoi, en préambule de cette thèse, j'aimerais prendre un moment pour remercier l'ensemble des personnes et des organismes qui, par leur soutien financier, scientifique, académique, administratif et surtout moral, m'ont permis de mener à bien ce projet de recherche.

Tout d'abord, je voudrais remercier ma directrice de recherche Céline Audet, qui m'a acceptée comme étudiante sur ce projet. Merci pour ton soutien permanent, tes encouragements et ta confiance alors que, parfois, je doutais de mes capacités. Cela a été un réel plaisir de travailler avec toi car tu arrives à nous transmettre ta passion et ton bonheur de travailler dans la recherche. Je te remercie également pour m'avoir offert l'opportunité de présenter et discuter mes travaux de recherche lors de plusieurs rassemblements scientifiques, nationaux et internationaux. J'ai beaucoup appris à ton contact et pour toutes ces choses, je te dis encore un gros merci.

Merci à Yvan Lambert, mon co-directeur de recherche, qui a toujours su m'encourager et me conseiller habilement tout au long de ce projet. Avec tes compétences et tes commentaires toujours bien ciblés, tu m'as constamment poussée à me surpasser, à voir plus loin, à chercher pour mieux comprendre. Merci pour ce calme rassurant que tu manifeste à chaque fois que je viens te voir et pour cette magnifique complémentarité avec Céline.

Je tiens aussi à remercier tout spécialement Philippe Archambault et Pierre Magnan, en tant que président du jury et membre externe respectivement, pour avoir accepté d'évaluer mon travail et pour leurs précieux conseils et suggestions.

Ce projet ne se réalise pas sans les contributions financières et logistiques de plusieurs organismes partenaires. J'aimerais donc remercier à ce titre, le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie (CRSNG) du Canada, l'Institut des Sciences de la Mer de Rimouski ainsi que le Réseau Aquaculture Québec (RAQ).

Merci au personnel de l'Institut des sciences de la mer de Rimouski pour son support académique, administratif et technique. Ils sont toujours présents avec le sourire pour résoudre nos petits problèmes. Un merci tout particulier à Martine Belzile, Sylvie Fillion, Marielle Lepage et Brigitte Dubé.

Je tiens à remercier aussi mes amis (es) du Québec et ceux d'ailleurs, principalement en Algérie. Merci aux étudiants et voisins de mon bureau à l'ISMER qui ont partagé mes angoisses et mes coups de gueule: Aurélie, Sarah, Erwann, Nico, Eva, Andréanne, Jessi, JB, Renée, Mélanie, Laurence, Michèle. Un gros merci pour mes amis des lundis desserts qui n'ont pas cessé de me conseiller, changer les idées, écouter et supporter tout au long de ce projet. Merci à Marion, Souad, Nassim, Anouk, Sylvain, Amira, Amine, Jessi, Sarah-Jane, Tarik, Andréa-Anne, Guillaume, Lyria et Thomas. Merci à tous ceux que j'ai oublié de citer qui ont fait avancer mon projet, ne serait-ce que par une simple discussion autour d'un café.

D'un point de vue personnel, je tiens à remercier mon mari Nassim, qui m'a accompagnée depuis le début de mes études en océanographie et qui m'a soutenu, motivée et encouragée au quotidien en partageant les peines, les angoisses et les succès de mon projet.

Enfin, merci à mes parents, à qui je dois TOUT, à mes frères et sœurs ainsi qu'à ma belle famille. Ils n'ont eu de cesse de m'encourager et de croire en moi sans trop savoir ce que je fais exactement. Merci pour leur soutien et leur présence constante, malgré la distance.

AVANT-PROPOS

Cette thèse présente des travaux de recherche d'importance menés sur les effets de la présence de zones hypoxiques dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent sur l'abondance d'une espèce d'intérêt commercial dans cet écosystème, le flétan du Groenland. Au cours de ce doctorat, je me suis plus particulièrement intéressée à déterminer l'impact des faibles teneurs en oxygène dissous sur l'abondance, la distribution et la croissance de cette espèce dans les différentes zones de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent.

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'une subvention stratégique du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et Génie du Canada (subvention stratégique N° 365 115-08 STPGP) en partenariat avec le Ministère Pêches et Océans Canada (MPO) octroyée à Céline Audet (responsable), Réjean Tremblay, de l'Institut des sciences de la mer de Rimouski/Université du Québec à Rimouski, Yvan Lambert, Denis Gilbert et Denis Chabot, de l'Institut Maurice-Lamontagne du Ministère des Pêches et Océans à Mont-Joli. Elle fait ainsi partie d'un projet de recherche plus large mené sur les réponses à l'hypoxie de deux espèces d'intérêt commercial dans l'estuaire et le Golfe du Saint-Laurent : la crevette nordique et le flétan du Groenland.

Ce projet comprenait plusieurs volets: l'étude en laboratoire du développement des œufs de flétan du Groenland sous différentes conditions hypoxiques, l'analyse des réponses métaboliques du flétan du Groenland et de la crevette nordique par respirométrie, l'identification des réponses à l'hypoxie au niveau enzymatique chez ces deux espèces et finalement, l'étude sur le terrain de l'impact de la condition hypoxique sur la distribution, l'abondance et la croissance du flétan du Groenland.

J'ai eu la responsabilité, durant mon doctorat, de mener à terme les objectifs de ce dernier volet avec l'appui de Céline Audet, directrice de recherche sur cette thèse

et d'Yvan Lambert, co-directeur de recherche. La réalisation de cette thèse a nécessité l'utilisation de données biologiques et physiques récoltées lors des campagnes multidisciplinaires de poissons de fond et de crevettes (de 1990 à 2012) réalisées en été et des campagnes additionnelles réalisées au printemps et à l'automne (de 2006 à 2010) par des techniciens du l'Institut Maurice-Lamontagne du Ministère des Pêches et Océans.

La thèse débute par une introduction générale visant à détailler l'avancée des connaissances sur les environnements hypoxiques et leur impact sur la biologie et l'écologie des systèmes, suivie de trois chapitres. Les deux premiers sous forme d'articles scientifiques en anglais et le troisième chapitre est rédigé en français.

Le premier article s'intitule: "*Spatial distribution of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in relation to abundance and hypoxia in the estuary and Gulf of St. Lawrence*". Il est maintenant publié dans la revue *Ficheries Oceanography* (22: 41–60).

Le deuxième chapitre s'intitule : "*Variations in length and growth of Greenland halibut juveniles in relation to different levels of dissolved oxygen in the estuary and Gulf of St. Lawrence*". Cet article sera soumis sous peu dans la revue *Fisheries Research*.

Le troisième chapitre s'intitule : "Indices de condition et méthodes de mesure des réserves énergétiques chez le flétan du Groenland ". Une discussion générale et une conclusion générale complètent cette thèse.

Les résultats de ce doctorat ont fait l'objet de plusieurs présentations orales et affiches lors de congrès nationaux (réunion annuelle du Réseau Aquaculture Québec [RAQ] en 2010, le congrès annuel de la Société Canadienne d'Écologie et d'Évolution [SCEE] en 2010 et le congrès annuel de l'Association francophone pour le savoir [ACFAS] en 2013 et internationaux (Symposium international sur les poissons plats en 2011).

Je tiens à remercier le Réseau Aquaculture Québec (RAQ) et la Fondation de l'Université du Québec à Rimouski pour leurs contributions financières qui m'ont permis de participer à ces nombreux congrès au cours de mon doctorat.

RÉSUMÉ

L'estuaire et le golfe du Saint-Laurent comptent parmi les écosystèmes mondiaux touchés par la problématique de l'hypoxie (faibles niveaux d'oxygène dissous). Dans l'estuaire, une importante détérioration des conditions d'oxygène dissous dans les couches d'eaux profondes (> 200 m) est survenue entre 1930 et 1980 suite à un mélange de causes naturelles et anthropiques. Malgré cette situation, la population du flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) demeure abondante dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent, notamment au niveau des chenaux Laurentien, Esquiman et Anticosti où, paradoxalement, les conditions d'oxygène sont les plus faibles. Comme cette espèce est l'une des principales espèces de poissons exploitées par la pêche commerciale dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent, sa distribution en relation avec ces zones à faibles concentrations en oxygène dissous soulève plusieurs questions d'importance tant sur le plan biologique que sur le plan de l'exploitation de cette ressource marine.

Les travaux de recherche menés dans le cadre de cette thèse avaient pour objectif de déterminer l'impact de l'hypoxie sur la distribution spatiale, l'abondance et la croissance du flétan du Groenland dans différentes régions de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Le premier objectif était d'une part, de décrire les associations entre la distribution spatiale des poissons, leur densité et les caractéristiques physiques jugées importantes (position géographique, profondeur, température et oxygène dissous) en relation avec la taille des poissons et, d'autre part, d'évaluer l'importance de l'oxygène dissous dans la sélection de l'habitat par le flétan du Groenland. Un second objectif consistait à déterminer l'importance relative de l'oxygène dissous sur la croissance des flétans juvéniles. Plus précisément, nous avons examiné les tailles moyennes aux âges 1 et 2 chez les juvéniles et les taux de croissance dans les différentes régions de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent en relation avec l'oxygène dissous, la profondeur, la température et la densité des juvéniles. Finalement un troisième objectif était d'identifier des proxies qui permettraient d'évaluer la condition des poissons et de mieux qualifier le niveau des réserves d'énergie présentes chez le flétan du Groenland en milieu naturel.

Dans le premier chapitre, j'ai observé que les fortes densités de flétans se trouvaient dans les habitats caractérisés par de faibles teneurs en oxygène (c'est-à-dire l'estuaire du Saint-Laurent; 49 °N et à l'ouest de 64 °W). Ceci est particulièrement vrai pour les juvéniles, que l'on soit en période de faible ou de forte abondance. La forte association entre densités élevées et faibles concentrations en oxygène dissous indique une grande tolérance de l'espèce aux conditions hypoxiques et suggère également que les effets physiologiques négatifs potentiellement causés par les conditions hypoxiques pourraient

être compensés par d'autres facteurs tels la disponibilité de nourriture ou une moindre pression de prédation. Les résultats obtenus dans ce chapitre ont également permis de définir clairement l'estuaire du Saint-Laurent comme principale nourricerie pour les flétans du Groenland de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent.

Dans le deuxième chapitre, j'ai démontré que globalement les faibles niveaux d'oxygène affectent la croissance des juvéniles, mais que, les effets négatifs de ces faibles niveaux d'oxygène ne sont pas assez importants pour provoquer un déplacement des juvéniles. Les résultats de ce chapitre nous ont permis de démontrer que les tailles moyennes aux âges 1 ($17 \pm 0,83$ cm) et 2 ($27 \pm 1,08$ cm) ainsi que le taux d'accroissement entre les âges 1 et 2 dans les différentes zones de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent étaient largement supérieures à celles observées dans d'autres populations du flétan du Groenland. Le taux d'accroissement entre l'âge 1 et 2 variait entre 8 et 12 cm pour des températures comprises entre $3,7^{\circ}\text{C}$ et $5,5^{\circ}\text{C}$. Nous avons également démontré qu'il variait inversement avec le niveau d'oxygène dissous, et diminuait de façon significative à partir d'un seuil situé sous les $80 \mu\text{mol/L}$ ($\sim 25\%$ saturation). L'examen de la croissance saisonnière des juvéniles pour la période allant de 2006 à 2010 démontre une croissance continue de ceux-ci, suggérant qu'ils se concentrent dans des zones productives avec un accès permanent à la nourriture. Ces résultats suggèrent également que les caractéristiques biologiques de l'habitat occupé par les juvéniles favoriseraient leur maintien dans cette zone malgré les faibles concentrations en oxygène dissous.

Dans le troisième chapitre, j'ai observé que la teneur en eau du muscle et du foie est inversement proportionnelle à leur teneur en énergie. De ce fait, la mesure de la teneur en eau du muscle et du foie du flétan pourrait fournir un moyen précis pour estimer les réserves d'énergie disponibles chez le flétan. Les flétans juvéniles présentaient un facteur de condition variant entre 0,81 au printemps et 0,80 à la fin de l'été. L'indice de condition est similaire entre les deux saisons. Le coefficient de Fulton K et l'indice hépatosomatique IHS sont associés de façon significative au contenu énergétique spécifique du muscle et du foie. Ainsi, la mesure du facteur de condition et de l'indice hépatosomatique fournit un moyen simple et adéquat pour estimer le contenu en réserves énergétiques chez le flétan.

Au cours de cette thèse, nous avons pu démontrer que le flétan du Groenland est une espèce résistante à l'hypoxie, ce qui explique sa présence dans les habitats situés dans les zones les plus hypoxiques de l'écosystème de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Nos résultats suggèrent également que les faibles niveaux en oxygène dissous actuels n'ont pas d'impacts majeurs sur la distribution, l'abondance et la croissance de cette espèce. Cependant, une diminution future des concentrations en oxygène dissous dans un contexte de changements climatiques pourrait affecter la distribution et la survie des juvéniles. Ces travaux sont donc d'importance pour anticiper et prédire les impacts potentiels d'une détérioration supplémentaire des concentrations en oxygène dissous sur l'abondance et la pérennité de cette ressource.

Mots clés : hypoxie, flétan du Groenland, estuaire et golfe du Saint-Laurent, densité dépendance, distribution spatiale, choix de l'habitat, croissance, condition.

ABSTRACT

The estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL) is one of the world's ecosystems affected by hypoxia (low dissolved oxygen levels). In the estuary, a significant decrease in the dissolved oxygen conditions in the deepwater layers (> 200 m) occurred between 1930 and 1980 due to a combination of natural and anthropogenic causes. Despite this situation, Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) population is abundant in the EGSL, largely occupying the Laurentian, Esquiman, and Anticosti channels, where the lowest dissolved oxygen concentrations are found. Because Greenland halibut is an important commercial fish species in the EGSL, its distribution in relation to dissolved oxygen levels raises important biological issues regarding this species and its sustainable exploitation.

The aim of this Ph.D. was to determine the effects of hypoxia on the spatial distribution, abundance, and growth of Greenland halibut in different regions of the EGSL. The first objective was to describe associations that may be present between fish spatial distribution, fish density, and physical characteristics deemed important in the EGSL (spatial location, depth, temperature, and dissolved oxygen) in relation to fish size. Another objective was to assess the importance of dissolved oxygen in habitat selection by Greenland halibut and to determine the relative importance of dissolved oxygen concentrations on juvenile growth. I examined mean lengths in 1- and 2-year-old juveniles as well as growth rates in different regions of the EGSL in relation to dissolved oxygen, depth, temperature, and juvenile density. A last objective was to look at possible proxies for the determination of general condition and the level of energy reserves in individuals captured in their natural environment.

The results reported in Chapter 1 showed that high Greenland halibut densities were found in the St. Lawrence estuary habitats characterized by low oxygen levels (49°N 64°W); this was especially true for juveniles, whether periods of low or high abundance of the fish are considered. The strong association between high densities and low dissolved oxygen concentrations indicates a tolerance of this species to hypoxic conditions and suggests that if adverse physiological effects caused by hypoxic conditions are present, they are offset by other factors such as food availability or low predation pressure. The results have also clearly identified the St. Lawrence estuary as the main nursery for the EGSL Greenland halibut population.

The results reported in Chapter II indicate that low oxygen levels affect juvenile growth, but that these effects are not pronounced enough to result in the displacement of juveniles. We showed that mean lengths of 1- and 2-year-old animals (17 ± 0.83 and 27 ± 1.08 cm, respectively) as well as the length increment between ages 1 and 2 in the

different areas of the EGSL were much higher than those observed in other populations of Greenland halibut, even though oxygen levels were low and fish density was high. The length increment from ages 1 and 2 ranged between 8 and 12 cm for temperatures varying from 3.7 to 5.5°C. Growth rate varied inversely with the dissolved oxygen and significantly decreased when oxygen levels dropped below 80 $\mu\text{mol} / \text{L}$ (~ 25% saturation). Estimates of juvenile seasonal growth for the 2006 to 2010 period show continuous seasonal growth, possibly because juveniles are concentrated in highly productive areas with permanent access to food. Again, the results emphasize that the negative effects of low dissolved oxygen concentrations are offset by other physical or biological environmental characteristics, such as food abundance, food availability, and/or predator density.

In Chapter III, I demonstrated that muscle and liver water content are inversely proportional to their respective energy content. Therefore, measuring the water content of these two tissues could provide accurate tools to estimate Greenland halibut energy reserves. Condition factor ranged between 0.81 in spring and 0.80 at the end of summer. Condition factor was similar between the two seasons. Fulton's condition factor and hepatosomatic index were significantly associated with the specific energy content in both muscle and liver. Thus, Fulton's condition factor and hepatosomatic index provide simple and adequate means for estimating energy reserves in this species.

Overall, we showed that Greenland halibut is resistant to hypoxia, explaining its prominent use of habitats in the most hypoxic areas of the EGSL ecosystem. Our results also suggest that the current low levels of dissolved oxygen have no major impact on the distribution, abundance, or growth of this species. However, if oxygen levels decrease further due to global changes the distribution and survival of this species may be affected. This work is therefore important to anticipate and predict potential impacts of a further deterioration of dissolved oxygen concentrations on the abundance and sustainability of this resource.

Keywords : hypoxia, Greenland halibut, Estuary and Gulf of St. Lawrence, density dependence, spatial distribution, habitat selection, growth, condition.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
AVANT-PROPOS	xi
RÉSUMÉ	xiii
ABSTRACT	xvii
TABLE DES MATIÈRES	xix
LISTE DES TABLEAUX	xxiii
LISTE DES FIGURES	xxv
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 CONNAISSANCES GÉNÉRALES SUR L’HYPOXIE	1
1.1.1 Causes et conséquences de l’hypoxie sur les écosystèmes marins	1
a. Les causes	2
b. Les conséquences de l’hypoxie et la réponse des organismes	5
1.2 L’HYPOXIE DANS L’ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT	8
1.2.1 État des connaissances dans le Saint-Laurent	8
1.2.2 Cas du flétan du Groenland	13
a. Généralités	13
b. Biologie et écologie	15
1.3 OBJECTIFS DE LA THÈSE	17
CHAPITRE 1 La distribution spatiale du flétan du Groenland <i>Reinhardtius</i> <i>hippoglossoides</i> en relation avec l’abondance et l’hypoxie dans l’estuaire et le golfe du St-Laurent	19
1.1 RÉSUMÉ	20

1.2	ABSTRACT	21
1.3	INTRODUCTION	22
1.4	METHODS AND RESULTS	24
	1.4.1 Data collection	24
	1.4.2 Analyses.....	25
	1.4.3 Abundance	26
	1.4.4 Geographic range	26
	1.4.5 Variation in distribution and rates of local density change	28
	1.4.6 Generalized additive models (GAM).....	28
1.5	RESULTS.....	30
	1.5.1 Geographic distribution.....	32
	1.5.2 Abundance in relation to distribution	32
	1.5.3 Variation in distribution and rates of local density change	37
	1.5.4 Abundance in relation to abiotic factors	37
1.6	DISCUSSION	52
1.7	CONCLUSION	58
 CHAPITRE 2 Les variations de la taille et de la croissance des juvéniles de		
flétan du Groenland en relation avec les différents niveaux d'oxygène dissous		
dans l'estuaire et le golfe du St-Laurent.....		
		59
2.1	RÉSUMÉ.....	59
2.2	ABSTRACT	61
2.3	INTRODUCTION	62
2.4	MATERIAL AND METHODS	64
	2.4.1 Data collection	64
	2.4.2 Depth, temperature, dissolved oxygen, and fish density.....	65
	2.4.3 Length-frequency distribution.....	65
	2.4.4 Juvenile growth	68
	2.4.5 Statistical analyses.....	69
2.5	RESULTS.....	70

2.5.1	Depth, temperature, dissolved oxygen, and juvenile density	70
2.5.2	Length-frequency distributions	73
2.5.3	Mean length and growth of 1- and 2-year-old juveniles.....	73
2.5.4	Seasonal growth rate	77
2.6	DISCUSSION.....	81
2.7	CONCLUSION.....	86
CHAPITRE 3 Indices de condition et méthodes de mesure des réserves		
	énergétiques chez le flétan du Groenland	87
3.1	RÉSUMÉ	87
3.2	INTRODUCTION	88
3.3	MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	91
3.3.1	Récolte des échantillons.....	91
3.3.2	Mesures et prélèvements	92
3.3.3	Relation masse-longueur	92
3.3.4	Indices de condition	93
3.3.5	Analyses calorimétriques	93
a.	Détermination du contenu en eau	93
b.	Détermination du contenu énergétique.....	94
3.4	RÉSULTATS	95
3.4.1	Contenu en eau et contenu énergétique des tissus	95
3.4.2	Relation masse-longueur et coefficient de condition	97
3.4.3	Contenu énergétique et indice de condition	99
3.5	DISCUSSION.....	100
3.6	CONCLUSION.....	103
DISCUSSION GÉNÉRALE.....		
4.1	CONTRIBUTION DE L'ÉTUDE.....	105
4.2	CONSÉQUENCES POSSIBLES DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES	113
4.3	IMPACTS SUR LES PÊCHERIES.....	114

PERSPECTIVES.....	117
CONCLUSION GÉNÉRALE	119
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	121

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Les différents types d'hypoxie et les réponses générales de la faune sessile et des poissons (tiré et traduit de Diaz et Breitburg, 2009)	4
Tableau 2 : Correlation coefficients and significance values of the relationships between indices of distributional area (D95, D75, and D50) of the three size classes and abundance indices.	34
Tableau 3 : Distributional area (km ²) occupied by 95% (D95), 75% (D75), and 50% (D50) of the Greenland halibut from the three size classes during periods of low and high abundance.	36
Tableau 4 : Results from the generalized additive models (GAM) for the three size classes of Greenland halibut during the 1990–2010 period.....	39
Tableau 5 : Results from the generalized additive models (GAM) for the three size classes of Greenland halibut during the 2004–2010 period with DO concentration included as an additional environmental variable.....	40
Tableau 6 : Relative contribution of the different variables to the total deviance (%) explained by the final model for each size class of Greenland halibut during the 1990–2010 period	45
Tableau 7 : Relative contribution of the different variables to the total deviance (%) explained by the final model for each size class of Greenland halibut during the 2004–2010 period with DO concentration included as an additional environmental variable.....	50
Tableau 8 : Mean annual depth (m), bottom temperature (°C) and oxygen concentration ($\mu\text{mol L}^{-1}$) conditions experienced by Greenland halibut juveniles in the St. Lawrence Estuary (SLE), Laurentian Channel (LC), and northeast of Anticosti Island (NEA) areas.....	72

Tableau 9 : Average length (cm) at ages 1 and 2 and average length increment (cm) between ages 1 and 2 in successive years for juvenile Greenland halibut in the St. Lawrence estuary (SLE), Laurentian Channel (LC), and northeast of Anticosti Island (NEA) areas.....	76
Tableau 10 : Mean length increment (cm/day) for the different cohorts of juvenile Greenland halibut at ages 1 and 2 in the St. Lawrence Estuary during summer and winter for the 2006–2010 period.....	80
Tableau 11 : Mean total lengths (cm) of 1- and 2-year-old juveniles and length increment between ages 1 and 2 for different populations of Greenland halibut from published studies.....	82
Tableau 12 : Périodes échantillonnées, gammes de taille utilisées et les nombres d'échantillons analysés pour les contenus en eau et en énergie ainsi que le coefficient de condition et l'indice hépato-somatique.....	95
Tableau 13 : Indices de condition de juvéniles capturés au printemps et en été.....	98

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Distribution globale des principales zones à minimum d'oxygène (OMZ) (cercles noirs), des systèmes menacés par l'hypoxie (cercles bleus), des systèmes où l'hypoxie est documentée (cercles rouges), et des régions où l'hypoxie est bien développée (cercles jaunes)	3
Figure 2 : Profil vertical des concentrations moyennes en oxygène (mg L^{-1}) dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent en 2004.	10
Figure 3 : Pourcentage de saturation en oxygène mesuré près du fond lors de mission d'évaluation des poissons de fond en 2004 et 2005 (tiré de Gilbert <i>et al.</i> , 2005).	11
Figure 4 : Illustration de l'aire de répartition du flétan du Groenland (<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>) le long de l'Atlantique nord-est et de l'océan Arctique (tirée de Aquamaps, 2013).	14
Figure 5 : Annual variations in the abundance (mean catches in numbers per standard tow) of Greenland halibut (<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>) in the estuary and Gulf of St. Lawrence over the DFO and sentinel fishery surveys time series (1990–2010).	31
Figure 6 : Variations in spatial distribution of Greenland halibut in the estuary and Gulf of St. Lawrence during periods of low (a, c, e) and high (b, d, f) abundance for fish sizes of 15–31 cm (a, b), 32–43 cm (c, d), and ≥ 44 cm (e, f)	33
Figure 7 : Relationships between indices of distributional area occupied by 95(a), 75(b), and 50% (c) of the fish and relative abundance (Y_t : mean number of fish per tow) for the different size classes of Greenland halibut for the period between 1990 and 2010.	35
Figure 8 : Relationship between index of habitat quality and rate of local density change (b) for juveniles (a), sub immature adult females and adult males (b) and large adults (≥ 44 cm) (c).	38

- Figure 9** : Results of GAM regressions of the effects of spatial location (latitude and longitude) (a), environmental variables (depth (b) and temperature (c)) and mean annual abundance (d) of Greenland halibut on the catches (number of fish per standard tow) of juvenile fish (15–31 cm) in the estuary and Gulf of St. Lawrence for the 1990–2010 period..... 42
- Figure 10** : Results of GAM regressions of the effects of spatial location (latitude and longitude (a)), environmental variables (depth (b) and temperature (c)) and mean annual abundance (d) of Greenland halibut on the catches (number of fish per standard tow) of fish in the 32–43 cm size range in the estuary and Gulf of St. Lawrence for the 1990–2010 period.. 43
- Figure 11** : Results of GAM regressions of the effects of spatial location (latitude and longitude (a)), environmental variables (depth (b) and temperature (c)), and mean annual abundance (d) of Greenland halibut on the catches (number of fish per standard tow) of large fish (≥ 44 cm) in the estuary and Gulf of St. Lawrence for the 1990–2010 period..... 44
- Figure 12** : Results of GAM regressions of the effects of geographic location (latitude and longitude (a)) and environmental variables (depth (b), temperature (c) and dissolved oxygen (d)) on the catches of juvenile Greenland halibut (15–31 cm) in the estuary and Gulf of St. Lawrence during the 2004–2010 period.. 47
- Figure 13** : Results of GAM regressions of the effects of geographic location (latitude and longitude (a)) and environmental variables (depth (b), temperature (c) and dissolved oxygen (d)) on the catches of fish in the 32–43 cm Greenland halibut in the estuary and Gulf of St. Lawrence during the 2004–2010 period 48
- Figure 14** : Results of GAM regressions of the effects of geographic location (latitude and longitude (a)) and environmental variables (depth (b), temperature (c) and dissolved oxygen (d)) on the catches of large Greenland halibut (≥ 44 cm) in the estuary and Gulf of St. Lawrence during the 2004–2010 period. 49
- Figure 15** : Contour plot of GAM predictions of dissolved oxygen levels ($\mu\text{mol L}^{-1}$) from 2004 to 2010 in the estuary and Gulf of St. Lawrence in relation to longitude and depth. 51
- Figure 16** : Bathymetry of the estuary and Gulf of St. Lawrence with delineations showing the different areas discussed in this study: St. Lawrence estuary (SLE), Laurentian Channel (LC), and the area northeast of Anticosti Island (NEA). 66

Figure 17 : Mean annual fish density of juvenile Greenland halibut in the St. Lawrence Estuary (SLE), Laurentian Channel (LC), and northeast of Anticosti Island (NEA) areas for the 1990–2012 period.....	71
Figure 18 : Examples of length-frequency analysis generated by fitting mixtures of distributions.	74
Figure 19 : Mean lengths of age 1 (a) and age 2 (b) Greenland halibut juveniles in the St. Lawrence Estuary (SLE), Laurentian Channel (LC), and northeast of Anticosti Island (NEA) areas in August for the 1990–2012 period.	75
Figure 20 : Results of GAM regressions for the effects of depth (a), temperature (b), and juvenile fish density (c) on length increments between ages 1 and 2 for the 1990–2012 period	78
Figure 21 : Results of GAM regressions for the effects of dissolved oxygen (a) and temperature (b) on length increments between ages 1 and 2 for the 2004–2012 period	79
Figure 22 : Changes in the mean length of Greenland halibut from different cohorts hatched between 2004 and 2008 (C-2004 to C-2008)	80
Figure 23 : Relation entre le contenu spécifique en énergie (kJ/g de masse sèche) et le contenu en eau (%) du muscle chez des juvéniles récoltés lors de la campagne printanière en 2009 (a), le contenu en énergie (kJ/g de masse sèche) et le contenu en eau (%) du foie chez des juvéniles récoltés lors de la campagne estivale (b).	96
Figure 24 : Régression entre la masse totale (exprimée en log) et la longueur à la fourche (exprimée en log) pour les juvéniles récoltés lors de la campagne printanière en 2009 et les juvéniles récoltés lors de la campagne estivale en 2009.	98
Figure 25 : Relation entre le contenu spécifique en énergie du muscle (kJ/g de masse fraîche) et le coefficient de condition pour les juvéniles récoltés lors de la campagne printanière en 2009 (a) et entre le contenu en énergie du foie (kJ/g de masse fraîche) et l'indice hépato-somatique pour les juvéniles récoltés lors de la campagne estivale en 2009 (b).	99

INTRODUCTION GÉNÉRALE

En milieu aquatique, l'oxygène dissous (OD) provient essentiellement des apports atmosphériques par diffusion et de la production par la photosynthèse phytoplanctonique. Il se dissout dans l'eau et contribue à satisfaire les besoins de la respiration des animaux. Les teneurs en OD jouent ainsi un rôle important sur les organismes et sur les communautés aquatiques (Gilbert *et al.*, 2007). De toutes les variables environnementales, seul l'OD a connu d'importants changements dans les eaux mondiales au cours des 50 dernières années (Diaz et Rosenberg, 1995, 2009). Les zones hypoxiques apparaissent plus fréquemment, de façon plus intense et durent plus longtemps, entraînant un fort déclin de la qualité des habitats estuariens et côtiers (Diaz et Rosenberg, 1995 ; Brouwer *et al.*, 2004). La diminution des teneurs en oxygène crée des milieux hypoxiques (golfe de Mexique, baie de Chesapeake, mer Baltique centrale, détroit de Géorgie, estuaire maritime du Saint-Laurent) et dans certains cas des milieux anoxiques (mer Noire, Nord de la mer Adriatique, Bassin de Cariaco) défavorables pour le maintien et la survie des organismes (revu par Diaz, 2001).

1.1 CONNAISSANCES GÉNÉRALES SUR L'HYPOXIE

1.1.1 CAUSES ET CONSÉQUENCES DE L'HYPOXIE SUR LES ÉCOSYSTÈMES MARINS

La condition d'hypoxie est une situation qui se produit dans la colonne d'eau et dans le sédiment lorsque la concentration en OD diminue pour atteindre des valeurs de 2 à 3 mg O₂ L⁻¹ (environ 30% du taux de saturation en oxygène), dans les environnements marins et côtiers (Diaz et Rosenberg, 1995; Diaz, 2001; Richmond *et al.*, 2006, Diaz et Breitburg, 2009) et de 5 à 6 mg O₂ L⁻¹ dans certains habitats d'eau douce (Diaz et Breitburg, 2009). Elle apparaît généralement au niveau des eaux profondes et dans

certaines zones à minimum d'oxygène (ZMO) au niveau de la couche intermédiaire (généralement dans l'océan ouvert de 400 à 1000 m ou le long des côtes) (Diaz et Breitburg, 2009) (Figure 1).

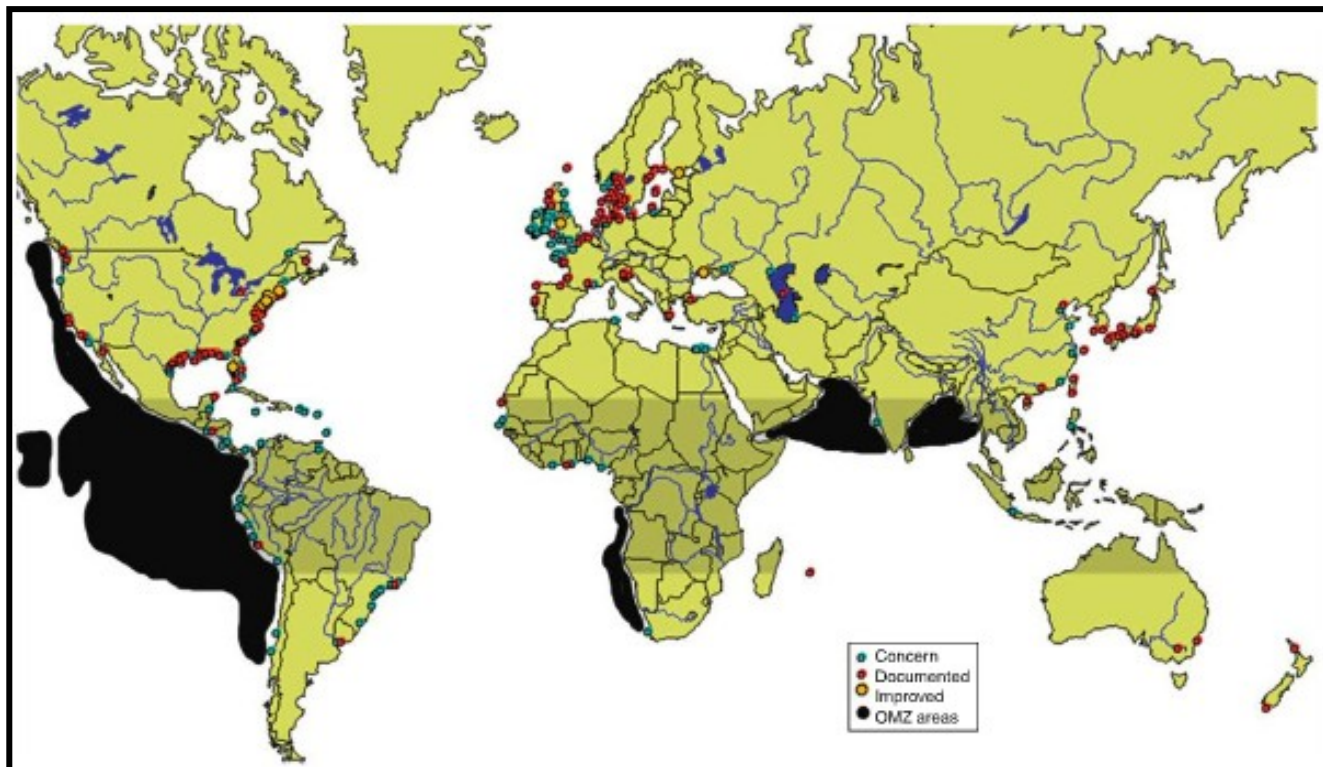
La mesure chimique d'OD est basée sur la méthode de Winkler, mais les sondes d'oxygène automatiques qui donnent des réponses immédiates, sont de plus en plus utilisées. La quantité d'OD dans l'eau de mer peut être exprimée dans plusieurs unités différentes (mg L^{-1} , mL L^{-1} , $\mu\text{mol kg}^{-1}$, % saturation). Les unités les plus utilisées sont le mL L^{-1} et le pourcentage (taux) de saturation dont le 100% réfère à la saturation de l'air (Diaz et Rosenberg, 1995). Ce taux dépend essentiellement des conditions de température, de salinité et de pression du milieu. La solubilité de l'oxygène dans l'eau augmente lorsque la température et la salinité décroissent.

a. Les causes

L'apparition d'environnements hypoxiques n'est pas un phénomène récent. Ils ont toujours existé (océans Pacifique et Indien) (Figure 1) et sont principalement d'origine naturelle. Les événements hypoxiques semblent se produire plus souvent depuis les 50 dernières années suite à l'influence des activités humaines (Diaz et Rosenberg, 1995). Ils seraient dus en grande partie à l'eutrophisation qu'on peut définir comme un excès de production et d'apport de matière organique (MO) à un écosystème en état d'équilibre (Kramer, 1987; Nixon, 1995; Diaz, 2001). Cette eutrophisation est déclenchée en grande partie par le lessivage des terres agricoles riches en nutriments (principalement les nitrates et les phosphates) (Helly et Levin, 2004; Richmond *et al.*, 2006).

Le scénario reliant les additions d'éléments nutritifs et la formation d'environnements hypoxiques *via* le phénomène d'eutrophisation pourrait être résumé comme suit: l'augmentation des apports en éléments nutritifs entraîne une prolifération excessive d'espèces phytoplanctoniques et par conséquent une augmentation de la production de la MO.

Figure 1 : Distribution globale des principales zones à minimum d'oxygène (OMZ) (cercles noirs), des systèmes menacés par l'hypoxie (cercles bleus), des systèmes où l'hypoxie est documentée (cercles rouges), et des régions où l'hypoxie est bien développée (cercles jaunes). Les zones ombrées indiquent les régions tropicales qui peuvent avoir naturellement des conditions de faibles concentrations en oxygène (tirée de Diaz et Breitburg, 2009)



Cette MO est reminéralisée par la respiration bactérienne au fur et à mesure qu'elle chute dans la colonne d'eau jusqu'aux couches de surface du fond. Une augmentation du flux de MO, suite à l'eutrophisation, induirait une augmentation de la consommation d'oxygène (Sarmiento et Gruber, 2006), créant ainsi des environnements hypoxiques de divers types: périodique (un événement par année), apériodique (pluriannuel), journalier, saisonnier ou bien permanent (Diaz et Breitburg, 2009). L'effet de ces derniers sur les communautés aquatiques varie d'un type d'environnement à un autre (Storey, 1996; Brown-Peterson *et al.*, 2008) (Tableau 1). L'eutrophisation a lieu principalement dans les eaux stagnantes ou à faible circulation (bassins semi fermés). Elle est également observée dans les eaux côtières à travers l'accroissement des activités anthropiques (Kamykowski et Zentara, 1990; Helly et Levin, 2004; Richmond *et al.*, 2006).

Tableau 1 : Les différents types d'hypoxie et les réponses générales de la faune sessile et des poissons (tiré et traduit de Diaz et Breitburg, 2009)

Type d'hypoxie	Description	Faune sessile	Poissons	Période de rétablissement des systèmes
Apériodique	< 1 Événement / année, parfois plusieurs années entre les événements	Mortalité massive	↑ Augmentation de la mortalité ↓ Augmentation de l'évitement ↑ Augmentation de l'affaiblissement de la croissance et de la productivité ↓ Alimentation opportuniste	Plusieurs années
Périodique	> 1 Événement / année	Mortalité faible		Quelques heures à quelques jours
Journalier	1 Événement par jour	Stress		Quelques heures
Saisonnier	1 Événement par année	Mortalité		Une année
Permanent	Événement persiste sur la plus grande partie ou la totalité de l'année	Peu ou pas de macrofaune		Plusieurs années ou jamais

Dans la plupart des systèmes marins, côtiers et dans les habitats d'eaux douces, l'hypoxie semble être la conséquence de l'eutrophisation des écosystèmes. Par conséquent, il est toujours difficile de séparer les effets directs de l'hypoxie des autres impacts induits par l'eutrophisation ou d'autres facteurs de stress présents simultanément dans le milieu (par exemple la surpêche, la présence de contaminants) (Cloern, 2001; Breitburg, 2002).

Outre l'eutrophisation, les changements climatiques globaux peuvent notamment créer des systèmes plus sensibles au développement de l'hypoxie (Justic *et al.*, 1996; Diaz et Breitburg, 2009). Ceci peut se produire suite au réchauffement global qui va entraîner une augmentation de la température des eaux, renfoncer la stratification, diminuer la solubilité de l'oxygène, augmenter le métabolisme des organismes et le taux de reminéralisation (Diaz et Breitburg, 2009).

Les apports massifs en éléments nutritifs ainsi que les changements climatiques globaux amplifient ainsi la fréquence et l'étendue des environnements hypoxiques (Justic *et al.*, 1996, Diaz, 2001; Richmond *et al.*, 2006; Diaz et Breitburg, 2009). Cela pourrait avoir de sérieuses conséquences puisque ces environnements sont le lieu d'importantes activités économiques incluant la pêche (Richmond *et al.*, 2006).

b. Les conséquences de l'hypoxie et la réponse des organismes

L'hypoxie peut entraîner des conséquences considérables sur la biologie et l'écologie des espèces aquatiques en limitant la capacité de nage, la reproduction et la croissance via le ralentissement de leur métabolisme (Dutil *et al.*, 1999; Wu, 2002; Wu *et al.*, 2003; Gilbert *et al.*, 2007). Dans les zones à hypoxie sévère (moins de 30% du taux de saturation en OD), de fortes diminutions de la biodiversité ont été observées, suite aux mortalités massives et/ou aux migrations de certains poissons et invertébrés (Diaz et Rosenberg, 1995). Tous ces effets vont entraîner une baisse de la productivité de ces eaux (Gilbert *et al.*, 2007; Diaz et Breitburg, 2009).

Certaines espèces peuvent éviter les zones hypoxiques (espèces mobiles), si des milieux favorables en OD sont disponibles à distance raisonnable. Lorsque la diminution des teneurs en OD rend le milieu inutilisable, ceci résulte en une perte d'habitat (Eby et Crowder, 2002). Dans certains cas, cela peut induire des changements d'habitats préférentiels de certaines espèces et favoriser les espèces les plus résistantes au détriment d'autres dans un large éventail d'habitats. Lorsque l'évitement est impossible (espèces sessiles), les espèces résistantes subissent le stress hypoxique qui se traduit par une diminution des dépenses énergétiques (activité locomotrice, digestion) et une mise en place de plusieurs adaptations (physiologiques, métaboliques et comportementales) pour maintenir l'apport en oxygène qui leur est nécessaire.

Les environnements hypoxiques peuvent induire, dans certains cas, une perte des ressources en proies benthiques si ces dernières ne supportent pas les faibles teneurs en OD des eaux profondes. Cette situation affectera directement les poissons qui se nourrissent de ces proies benthiques (Diaz et Breitburg, 2009). Ainsi, l'hypoxie pourrait provoquer un déséquilibre dans les relations prédateurs-proies en altérant soit le taux de réussite des prédateurs et/ou la vulnérabilité des proies (Chapman et McKenzie, 2009).

Les faibles teneurs en OD altèrent ainsi l'équilibre des interactions en faveur des prédateurs ou des proies, ce qui peut entraîner une influence sur d'autres composantes de la chaîne trophique (Domenici *et al.*, 2007). Ceci pourrait affecter l'équilibre de cette chaîne, la structure des communautés, l'abondance et la diversité des espèces (Pihl, 1994; Diaz et Rosenberg, 1995; Wu, 2002; Chapman et McKenzie, 2009).

D'une manière générale, les poissons d'eau douce et d'eau marine peuvent éviter les eaux à faibles teneurs en OD (Schurmann et Steffensen, 1992; Schurmann *et al.*, 1998; Breitburg, 2002). Lorsque ces organismes se retrouvent dans une zone où les conditions d'oxygène sont défavorables pour leur survie, leur première réaction sera la fuite. Cette option nécessite cependant la disponibilité d'un milieu à conditions de saturation en oxygène favorables (Wu, 2002; Chabot et Claireaux, 2008). Néanmoins, dans certaines situations, il est parfois plus avantageux, au niveau énergétique, de demeurer dans le milieu

hypoxique si les autres conditions biotiques comme la prédation et la compétition, et abiotiques comme la température et la salinité sont favorables. Lorsque l'évitement et/ou la fuite sont impossibles ou désavantageux, les espèces subissent alors le stress oxydatif.

Pour faire face à ce stress, les organismes mettent en place des adaptations physiologiques, métaboliques et comportementales afin d'augmenter leurs chances de survie (Pihl *et al.*, 1991; Plante *et al.*, 1998; Wu, 2002; Brown-Peterson *et al.*, 2005). Ces adaptations varient d'une espèce à une autre et d'un milieu à l'autre. Elles permettent d'améliorer le transport d'oxygène en augmentant les rythmes cardiaque et ventilatoire, la perfusion des branchies et la capacité de transport du sang (augmentation de l'hématocrite et de l'affinité du sang pour l'oxygène) (McMahon, 2001; Wu, 2002). Ceci permettrait de diminuer la demande énergétique en régulant le métabolisme.

Cette diminution de la demande énergétique aura évidemment des répercussions sur l'ensemble des traits de performance des organismes (Chabot et Claireaux, 2008). La diminution de la croissance induite par la baisse de la prise alimentaire pourrait augmenter le risque de mortalité et entraîner à long terme des effets sur les populations (Brouwer *et al.*, 2004).

Dans le contexte des changements climatiques globaux et suite à la pression et la croissance démographique humaine, le risque de la fréquence d'apparition, de la durée et de l'étendue des événements hypoxiques devient très important (Diaz, 2001; Wu, 2002; Gewin, 2010; Rabalais *et al.*, 2010). En effet, un accroissement de la densité humaine induit une augmentation des rejets d'eaux usées industrielles, d'utilisation des fertilisants et par conséquent une augmentation du flux vertical de matière organique qui caractérise le processus d'eutrophisation (Gilbert *et al.*, 2007).

Dans ce contexte, une connaissance approfondie du phénomène d'hypoxie, faisant intervenir ses impacts sur l'alimentation (qualité et quantité), la croissance et la distribution des espèces est nécessaire afin d'assurer une gestion éclairée et une exploitation soutenable des ressources halieutiques.

1.2 L'HYPOXIE DANS L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT

1.2.1 ÉTAT DES CONNAISSANCES DANS LE SAINT-LAURENT

L'eutrophisation est considérée comme la cause principale de l'apparition d'environnements hypoxiques dans les écosystèmes marins et côtiers à travers le monde. Pour le système du Saint-Laurent, l'eutrophisation a favorisé le phénomène de l'hypoxie depuis l'augmentation récente (début des années 1930) des activités anthropiques, telles que l'intensification de l'agriculture et de l'urbanisation autour des bassins versants (Thibodeau *et al.*, 2006; Gilbert *et al.*, 2007). Cependant le phénomène d'hypoxie dans le Saint-Laurent est d'abord relié aux caractéristiques physico-chimiques de cet écosystème.

L'estuaire et le golfe du Saint-Laurent forment un grand système estuarien d'environ 230 000 km² caractérisé par la présence de trois principaux chenaux profonds (300-540 m); le chenal Laurentien, Esquiman et Anticosti. Il reçoit la grande partie de sa masse d'eau de l'océan Atlantique, par le détroit de Cabot et de Belle-Isle et dans une moindre mesure des bassins versants des grands lacs et du fleuve Saint-Laurent (Koutitonsky et Bugden, 1991). Ces diverses masses d'eau entraînent des différences de densité entre les couches d'eau (couche de surface, intermédiaire et profonde) et par conséquent une stratification de la colonne d'eau en trois couches en été et deux en hiver (mélange des deux couches de surface) (Dickie et Trites, 1983). La couche de surface et la couche intermédiaire froide sont saturées en oxygène. La couche d'eau profonde ne peut pas se mélanger aux deux couches supérieures plus oxygénées (Chabot, 2004) en raison de la présence d'une barrière physico-chimique créée par la présence d'une halocline et d'une thermocline.

Au fur et à mesure que les eaux profondes progressent du détroit de Cabot vers la tête du chenal Laurentien, l'oxygène dissous qu'elles contiennent est progressivement consommé par la décomposition bactérienne de la matière organique issue de la couche de surface et du fond ainsi que par la respiration des organismes marins (Gilbert *et al.*, 2007). Les faibles concentrations en OD sont donc rencontrées au niveau des eaux

profondes (à 300 m de profondeur) des chenaux (Laurentien, Esquiman et Anticosti). L'amplitude de ces diminutions diffère dans les trois chenaux avec une forte diminution au niveau de la tête du chenal laurentien.

Entre les années 1930 et 1980, le niveau d'oxygène dans les eaux de l'estuaire a diminué de moitié (passant d'environ 38 % de saturation dans les années 1930 à environ 21 % de saturation entre 1984 et 2003). Cette diminution serait due à la stratification permanente de la colonne d'eau qui diminue les échanges entre la couche profonde et la surface, au ralentissement de la circulation estuarienne qui augmente le temps de résidence des eaux profondes dans la tête du chenal et également à l'augmentation du flux de matière organique marine ou terrigène transportée par les rivières (Gilbert, 2004; Thibodeau *et al.*, 2006; Gilbert *et al.*, 2007).

Le taux de saturation en OD diminue avec la profondeur dans le Saint-Laurent et à partir de 150 m de profondeur, l'oxygène devient très faible (Thibodeau *et al.*, 2006, Gilbert *et al.*, 2007) (Figure 2). Ces taux de saturation varient d'une zone à une autre, ils sont compris entre 50 à 60 % de saturation dans le détroit de Cabot et environ 20 à 30 % dans l'estuaire (Chabot, 2004) (Figure 3).

Malgré l'ampleur du phénomène de l'hypoxie dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL), ses impacts n'ont été étudiés que pour la morue (*Gadus morhua*) (Plante *et al.*, 1998; Chabot, 2004). Peu de recherches ont ciblé les autres espèces de poissons du Saint-Laurent.

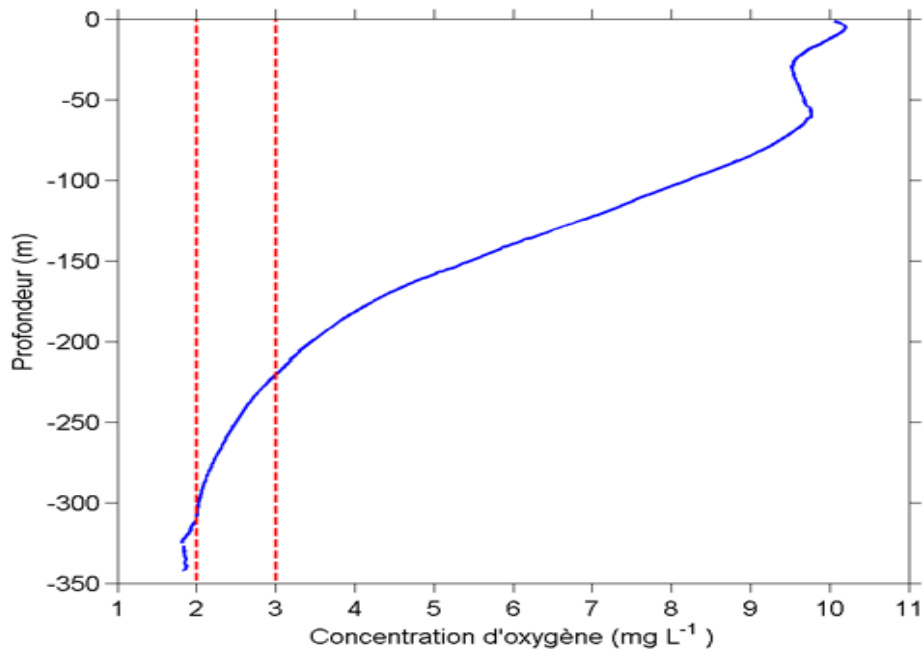


Figure 2 : Profil vertical des concentrations moyennes en oxygène (mg L^{-1}) dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent en 2004. Les lignes pointillées en rouge délimitent la zone hypoxique (tiré de Gilbert *et al.*, 2005).

Les études effectuées sur la morue ont montré que cette espèce est très sensible aux faibles teneurs en OD. Son seuil létal (CL05, niveau d'OD correspondant à 5 % de mortalité sur quatre jours) est de 28 % de saturation en oxygène (Plante *et al.*, 1998). Une réduction du taux de croissance de la morue est observée lorsque la teneur en OD est inférieure à 70 % (Chabot et Dutil, 1999; Olsvik *et al.*, 2006), alors que la locomotion et le mécanisme de digestion deviennent limités à 50% du niveau de saturation en oxygène (Chabot et Claireaux, 2008).

Ces résultats indiquent que cette espèce devrait partiellement éviter les zones du Saint-Laurent à moins de 70 % de saturation en OD et être absente des zones à moins de 30% de saturation (D'Amours, 1993; Chabot, 2004). Cela a été confirmé par une étude

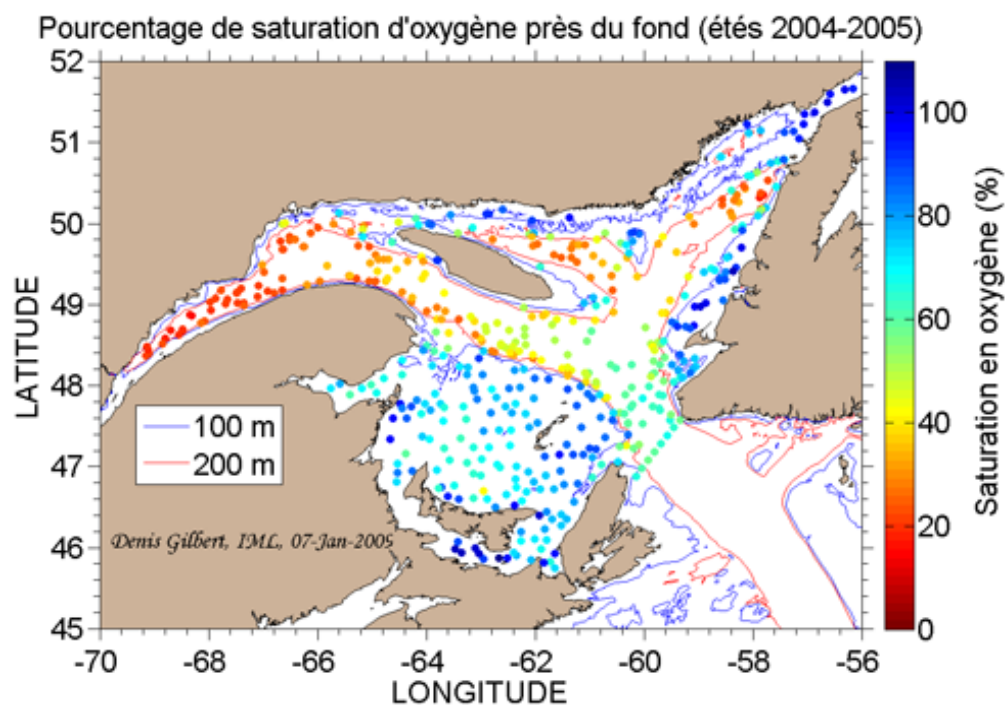


Figure 3 : Pourcentage de saturation en oxygène mesuré près du fond lors de mission d'évaluation des poissons de fond en 2004 et 2005 (tiré de Gilbert *et al.*, 2005).

de distribution effectuée par Perry et Smith (1994) dans le nord du golfe Saint-Laurent. Ces auteurs ont développé une approche permettant d'identifier les associations entre les conditions environnementales (habitat) et les distributions de poissons marins pour tester l'hypothèse nulle selon laquelle il existe une association aléatoire entre la distribution des poissons et les conditions d'habitat. Les résultats de cette étude ont montré une absence de la morue dans les zones à moins de 30 % de saturation en OD et indiquent une augmentation d'abondance dans des zones à plus de 65 % de saturation en OD.

Contrairement à la morue, d'autres espèces comme le flétan du Groenland et la crevette nordique semblent plus tolérantes à l'hypoxie, car elles sont présentes

en grand nombre dans les chenaux profonds (estuaire et les têtes du chenal Esquiman et Anticosti) (Gilbert *et al.*, 2007). Leurs densités et biomasses moyennes par trait de chalut indiquent que non seulement ces espèces n'évitent pas les zones hypoxiques, mais que plus de 80 % de leur biomasse se trouve dans les zones à moins de 40 % de saturation en OD (Gilbert *et al.*, 2007).

De plus, les relevés scientifiques réalisés chaque année par le MPO depuis 1990 sur les poissons de fond ont montré que ces deux espèces ont une tendance à la hausse dans leur abondance. Il est peu probable que les faibles teneurs en OD soient favorables à ces espèces même si une réduction de la prédation par des espèces moins tolérantes (comme la morue) pourrait constituer un avantage (Gilbert *et al.*, 2007). La forte abondance de ces espèces pourrait être expliquée par la disponibilité de la nourriture et la circulation profonde vers la tête des chenaux qui favorisent l'accumulation des proies (Simard *et al.*, 1986).

Des corrélations positives entre l'abondance des populations et les indices représentant les aires de distribution (zones occupées) ont été mises en évidence pour plusieurs stocks de poissons marins (Marshall et Frank, 1995; Blanchard *et al.*, 2005; Shepherd et Litvak, 2004; Shackell *et al.*, 2005). Ces corrélations sont généralement interprétées comme une sélection d'habitat en fonction de la densité de la population (Fretwell et Lucas, 1970). Cette théorie prédit une distribution des individus entre les habitats en supposant une distribution idéale libre (DIL) (i.e. les individus ont une connaissance idéale de leur environnement et sont libres de se déplacer entre les habitats). La densité est élevée là où les ressources sont abondantes et/ou les conditions physiques (température, salinité, OD) et/ou biologiques (prédation, compétition) sont favorables (habitat optimal). Par contre, la densité est faible là où les ressources sont rares et/ou les conditions environnementales sont défavorables (habitat marginal). À faible abondance, seuls les meilleurs habitats devraient être occupés. Lorsque l'abondance augmente, la compétition inter et intra-spécifique et la prédation augmentent et les individus commencent à occuper les habitats les plus marginaux où les

ressources sont moins abondantes et les conditions physiques et biologiques sont moins favorables.

L'utilisation du modèle DIL avec l'incorporation, d'une part des conditions différentes d'abondance, de densités et d'interactions entre espèces (abondance de la nourriture, relation prédateur-proie) et d'autre part des caractéristiques physiques de l'environnement (température, salinité, profondeur, oxygène dissous) pourrait permettre de déterminer l'importance de ces facteurs dans le choix de l'habitat et d'évaluer d'éventuels effets opposés de ces facteurs sur les différents traits de performance de ces espèces (survie, condition physiologique et productivité des poissons).

1.2.2 CAS DU FLÉTAN DU GROENLAND

a. Généralités

Le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) (Walbaum, 1792) (ou flétan noir, communément appelé turbot) est un poisson plat marin de la famille des Pleuronectidés (CL: Actinoptérygiens, O: Pleuronectiformes) qui vit exclusivement dans les eaux froides et profondes, à des températures variant entre -0,5 et 6 °C et entre 90 et 1 600 m de fond (Scott et Scott, 1988). Malgré sa morphologie de poisson plat, le flétan quitte régulièrement le fond pour s'alimenter et présente alors un comportement pélagique (Scott et Scott, 1988). Les individus peuvent atteindre une longueur maximale de 120 cm et une masse de 25 kg (Scott et Scott, 1988). On le retrouve le long de l'Atlantique nord-est et de l'océan Arctique; de l'Angleterre au nord de la Norvège et de l'Islande et l'est de Groenland. Il est présent dans l'Atlantique nord-ouest, soit du golfe du Saint-Laurent vers les eaux profondes au large des Grands Bancs de Terre-Neuve et au nord du détroit de Davis et la dans la baie de Baffin. On le trouve également dans la partie nord du Pacifique dans la baie de Sagami, dans la mer du Japon, la mer d'Okhotsk, la mer de Béring et au large de la côte du Pacifique nord et sud américaine (Dyck et al., 2007) (Figure 4).

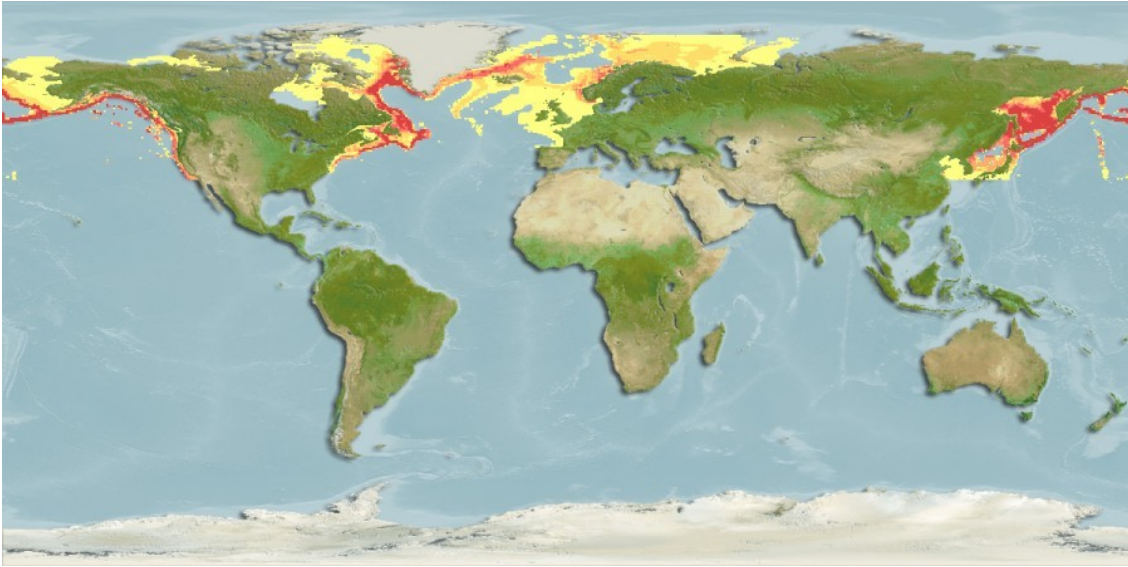


Figure 4 : Illustration de l'aire de répartition du flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) le long de l'Atlantique nord-est et de l'océan Arctique (tirée de Aquamaps, 2013).

La population du flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent est considérée comme un stock isolé de la population principale du nord-ouest Atlantique qui se trouve à l'est et au nord des Grands Bancs de Terre-Neuve (MPO, 2007). Les individus de cette population complèteraient tout leur cycle vital à l'intérieur du golfe.

Le flétan du Groenland se retrouve communément dans les chenaux du golfe du Saint-Laurent à des profondeurs allant de 130 à 500 m (couche profonde). La distribution des fréquences de taille indique la présence de trois modes: un premier entre 15 et 20 cm, un second entre 25 et 30 cm et un troisième beaucoup plus étendu pour les poissons de plus de 33 cm (Bourdages *et al.*, 2008). Bien qu'aucune détermination de l'âge ne soit effectuée pour cette population, il est fort probable que les deux premiers modes représentent des poissons juvéniles de 1 et 2 ans, respectivement.

Pendant la saison estivale, ces juvéniles sont rencontrés principalement dans l'estuaire et le nord de l'île Anticosti alors que les poissons de taille supérieure à 33 cm semblent distribués de façon plus homogène dans les différentes régions de l'estuaire et du golfe (MPO, 2007).

b. Biologie et écologie

La période de reproduction se déroule principalement en hiver entre les mois de janvier et mars. Bien qu'il y ait certaines indications d'activités de reproduction dans le chenal laurentien dans la partie sud-ouest de Terre-Neuve, l'aire de reproduction de cette population n'est pas connue de façon précise. Les données sur la maturité sexuelle des mâles et des femelles sont récoltées depuis 1996 lors des missions du Ministère des Pêches et Océans Canada (MPO) en août, soit plusieurs mois avant la période de frai. La maturité sexuelle est évaluée selon des critères morphologiques pour tous les poissons mesurés lors des missions du MPO (de 1990 à 2012). La longueur à laquelle 50 % des individus atteignaient la maturité sexuelle était d'environ 40 cm pour les mâles et 50 cm pour les femelles au début de cette série (Morin *et al.*, 1995). Une diminution graduelle de ces tailles a été observée au cours des années si bien que maintenant 50% des mâles et des femelles sont matures à des tailles de 35 et 45 cm, respectivement.

Le flétan du Groenland est un poisson très vorace. Les turbots juvéniles (mesurant moins de 20 cm) se nourrissent de plancton et de crustacés comme la crevette, alors que les plus gros individus (jusqu'à 80 cm) se nourrissent principalement de capelan et de crevette. Le régime des très gros poissons se compose essentiellement d'espèces de plus grande taille comme le calmar, la morue, le sébaste et même d'autres turbots (Scott et Scott, 1988).

Le flétan du Groenland est une des principales espèces de poissons de fond exploitées commercialement dans l'estuaire le golfe du St-Laurent. Le taux de capture annuel des dernières années se situe aux environs de 3500 t ce qui représente environ 52 % des captures totales de poissons en termes de biomasse (MPO, 2013).

La taille des poissons capturés est généralement comprise entre 41-51 cm. Plus de 70 % des captures sont des femelles et une forte proportion des captures se compose de poissons immatures (MPO, 2008).

La structure de taille des captures montre une importante hétérogénéité dans la taille et l'abondance de l'espèce. Les juvéniles se concentrent dans l'estuaire suggérant ainsi la tête du chenal laurentien comme principale pouponnière du stock (MPO, 2007). De plus, une analyse de la distribution des fréquences cumulées montre un lien entre l'abondance de l'espèce et les zones hypoxiques de l'EGSL (Gilbert *et al.*, 2007). Au cours des dernières années, près de 80% des captures de flétan du Groenland, en terme de biomasse, ont été effectuées à des niveaux de saturation en oxygène inférieurs à 35%. Ces observations suggèrent une tolérance importante de cette espèce à l'hypoxie. Cependant, le seuil létal en OD ainsi que l'impact de l'hypoxie sur la sélection de l'habitat, l'alimentation (qualité et quantité de nourriture), la condition physiologique et la croissance n'ont jamais été déterminés jusqu'ici. De plus, aucune étude n'a fait l'objet d'une analyse détaillée de la distribution de cette espèce en fonction de la densité des individus et en fonction des conditions environnementales tel l'oxygène dissous, la profondeur et la température dans l'EGSL.

Afin de permettre une meilleure exploitation et une pérennité de cette pêche, il devient nécessaire de connaître la distribution géographique de cette espèce et les facteurs responsables de cette distribution. Une compréhension de l'utilisation de l'habitat en fonction de la taille, du sexe et de la maturité sexuelle est primordiale puisqu'elle peut fournir d'importantes indications sur l'habitat optimal qui pourrait être différent entre les juvéniles et les adultes, et entre les mâles et les femelles en raison du dimorphisme observé dans la croissance.

1.3 OBJECTIFS DE LA THÈSE

L'objectif général de cette thèse consistait à déterminer les impacts des niveaux actuels et futurs en OD sur la productivité du flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) dans l'EGSL. Le choix de cette espèce est basé sur deux critères à savoir sa forte exploitation commerciale d'une part, et sa forte abondance dans les chenaux profonds du Saint-Laurent.

Une approche de terrain et de laboratoire ont été utilisées combinant ainsi l'étude à fine résolution spatiale sur le terrain et l'exploitation des bases de données historiques du MPO sur la distribution du flétan du Groenland en fonction des variables environnementales, dont l'oxygène, à l'étude des indicateurs de croissance et de réserves énergétiques chez le flétan du Groenland. Une comparaison des taux de croissance entre les individus de l'estuaire, qui sont exposés à de l'hypoxie sévère, à ceux du golfe du Saint-Laurent ou de l'extérieur du EGSL où les niveaux d'hypoxie sont les moins sévères a également été effectuée.

Notre premier objectif de recherche était de déterminer l'influence de la concentration en OD sur la distribution et l'abondance du flétan du Groenland dans l'EGSL. Considérant l'abondance importante du flétan du Groenland dans les chenaux profonds de l'estuaire et du golfe, notre hypothèse était que les faibles niveaux en OD seraient déterminants dans le choix de l'habitat de cette espèce. Afin de répondre à cette hypothèse, l'aire de distribution et l'abondance du flétan du Groenland ont été analysées en se basant sur la théorie de la distribution idéale libre (« IFD ») (Fretwell et Lucas, 1970). Selon cette théorie les individus sont libres de se déplacer entre les habitats. Il est attendu que ceux-ci vont se concentrer dans les habitats optimaux dans les périodes de faible abondance du stock. Avec une augmentation de l'abondance, les individus vont occuper des habitats sous optimaux.

Le second objectif consistait à déterminer l'importance relative de l'OD sur la croissance des juvéniles du flétan du Groenland. Les analyses ont été effectuées

sur des poissons juvéniles (i.e. < 30 cm) en raison de l'apparente sédentarité de ceux-ci et de la possibilité de déterminer la taille moyenne à l'âge pour les poissons de 1 et 2 ans à partir de l'analyse des fréquences de taille. Notre hypothèse de départ était que la croissance des juvéniles serait différente entre les régions géographiques de l'estuaire et du golfe du St-Laurent caractérisées par des concentrations en OD différentes.

Notre troisième objectif était d'examiner le niveau des réserves énergétiques des juvéniles du flétan du Groenland capturés dans l'estuaire du Saint-Laurent (secteur de Rimouski et Matane) et où les niveaux d'oxygène dissous sont les plus sévères. Nous voulions également vérifier la possibilité d'utiliser les indices simples de la condition (coefficient de condition de Fulton et l'indice hépato-somatique) comme indicateurs des réserves d'énergie chez les juvéniles. Notre hypothèse de départ était que les faibles niveaux d'oxygène dissous affecteraient la condition des juvéniles et que ceux-ci réussiraient à maintenir un niveau de réserves énergétiques et une condition constante tout au long de l'année.

CHAPITRE 1

**LA DISTRIBUTION SPATIALE DU FLÉTAN DU GROENLAND
REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES EN RELATION AVEC L'ABONDANCE
ET L'HYPOXIE DANS L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU ST-LAURENT**

**SPATIAL DISTRIBUTION OF GREENLAND HALIBUT *REINHARDTIUS
HIPPOGLOSSOIDES* IN RELATION TO ABUNDANCE AND HYPOXIA IN THE
ESTUARY AND GULF OF ST. LAWRENCE**

Article Publié dans *Fisheries Oceanography* (22(1): 41–60. doi:10.1111/fog.12004.)

Wahiba Ait Youcef¹, Yvan Lambert², and Céline Audet¹

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

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

1.1 RÉSUMÉ

Les relevés annuels au chalut de fond de 1990 à 2010 ont été utilisés afin d'examiner les associations entre les paramètres environnementaux, la distribution spatiale et l'abondance de tailles spécifiques du flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL) et de tester l'influence de la condition hypoxique sur la sélection de l'habitat. Pour réaliser ces analyses nous avons utilisé trois classes de taille représentant les juvéniles, les poissons immatures et les adultes. Une forte concentration des poissons a été retrouvée dans l'estuaire du Saint-Laurent durant les périodes de faible et forte abondances du stock, les aires occupées par 50, 75 et 95% des poissons juvéniles étant plus vastes avec l'augmentation de l'abondance de la population. Cependant, contrairement aux prédictions, la densité dans les habitats marginaux n'a pas augmenté de façon plus rapide que dans les habitats optimaux. Les poissons de taille supérieure à 32 cm étaient distribués sur une zone plus vaste que les poissons juvéniles, leur abondance n'expliquant qu'une faible proportion de la variabilité observée dans la distribution spatiale. La dynamique spatiale du flétan du Groenland dans l'EGSL est mieux décrite par un modèle de densité proportionnelle où le taux d'augmentation de la densité locale est associé à l'abondance de la population. Les habitats sélectionnés par le flétan du Groenland sont caractérisés par de faibles niveaux d'oxygène dissous (OD). La forte association entre les densités élevées et les faibles concentrations en OD indique une tolérance élevée de flétan du Groenland à l'hypoxie. Elle indique également que les effets négatifs de l'hypoxie, s'ils existent, pourraient être compensés par d'autres facteurs tels que la disponibilité de la nourriture ou le refuge contre les prédateurs. Les résultats de cette étude indiquent clairement que l'estuaire du Saint-Laurent constitue la zone de nourricerie la plus importante pour la population de l'EGSL.

Mots Clés: densité dépendance, estuaire et golfe du St- Laurent, distribution spatiale, sélection d'habitat, flétan du Groenland, hypoxie.

1.2 ABSTRACT

Annual bottom-trawl surveys (1990–2010) were used to examine associations between environmental conditions, spatial distribution, and size-specific abundance of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in the estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL), and to test the influence of hypoxic conditions on habitat selection. Size classes representing juvenile, immature and adult fish were used for the analyses. The highest concentrations of fish were found in the St. Lawrence estuary at both high and low levels of stock abundance. The areas occupied by 50, 75, and 95% of juvenile fish expanded with higher population abundance. However, contrary to our predictions, densities in marginal habitats did not increase at a higher rate than in optimal habitats. Fish longer than 32 cm were distributed over a broader area than juvenile fish. Their abundance explained a limited proportion of the variability in spatial distribution. The spatial dynamics of Greenland halibut in the EGSL is best described by a proportional density model where the rate of increase in local density is associated with population abundance. Habitats selected by Greenland halibut were characterized by low dissolved oxygen (DO) levels. The strong association between high fish densities and low DO concentrations indicates a high tolerance of Greenland halibut to hypoxia. It also indicates that negative effects, if present, could be compensated by other factors such as food availability and/or refuge from predation. The results of this study also clearly define the St. Lawrence estuary as the major nursery area for the EGSL population.

Key words: density dependence, estuary and Gulf of St. Lawrence, spatial distribution, habitat selection, Greenland halibut, hypoxia.

1.3 INTRODUCTION

Understanding patterns in the spatial distribution of marine fish populations in relation to habitat availability is an important consideration in the management of exploited resources (Kruse *et al.*, 2001). The distribution and abundance of marine species in relation to environmental variables have been the subjects of many ecological studies, and it has been suggested that the relationship between geographic distribution and population abundance is the result of density-dependent habitat selection (MacCall, 1990). Based on the ideal free distribution (IFD) theory, if individuals have a perfect knowledge of their environment and are free to move among available habitats, they will select habitats maximizing their fitness (Fretwell and Lucas, 1970): during periods of low abundance, only the best habitats should be occupied, whereas individuals would occupy less optimal habitats as abundance increases. In conditions of high abundance, the best habitats based on abiotic factors would be less attractive and profitable due to increased intraspecific competition for food and space.

Density-dependent spatial distributions have been described for a variety of pelagic species such as California sardine *Sardinops sagax caerulea* (MacCall, 1976), northern anchovy *Engraulis mordax* (Radovich, 1976), Peruvian anchovy *Engraulis ringens* (Csirke, 1980), Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* (Schaaf, 1980), Atlantic herring *Clupea harengus* (Winters and Wheeler, 1985), and longfin squid *Loligos pealei* (Lange, 1991). For demersal species, evidence for density-dependent spatial distributions is less conclusive (Craig *et al.*, 2005). Positive correlations between abundance and occupied area have been reported for Atlantic cod *Gadus morhua* (Rose and Leggett, 1991; Swain and Wade, 1993; Swain and Sinclair, 1994; Atkinson *et al.*, 1997) and haddock *Melanogrammus aeglefinus* (Crecco and Overholtz, 1990; Marshall and Frank, 1995). However, other studies on various populations of silver hake, *Merluccius bilinearis*, haddock, *Melanogrammus aeglefinus*, pollock, *Pollachius virens*, red hake, *Urophycis chuss*, yellowtail flounder, *Limanda ferruginea*, winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, American plaice

Hippoglossoides platessoides, Atlantic cod and a Clupeoidea, *Sardinella* sp., did not provide support for density-dependent habitat selection (Murawski and Finn, 1988; Swain and Morin, 1996; Schneider *et al.*, 1997; Petitgas, 1998).

Habitat selection by marine fishes depends on a variety of biotic factors, such as prey and predator abundances, and on abiotic factors (Swain *et al.*, 1998; Swain and Benoît, 2006). Depth, water temperature, salinity, and dissolved oxygen (DO) are among the common physical factors that have been related to the distribution of demersal fish (D'Amours, 1993; Castonguay *et al.*, 1999; Mueter and Norcross, 1999; Neuenfeldt and Beyer, 2003; Cote *et al.*, 2004; Craig *et al.*, 2005; Swain and Benoît, 2006).

Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) is widely distributed in the estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL). It constitutes a significant component of the groundfish fishery resource in this region (Bowering, 1982), with a mean annual catch (~ 3500 t) representing about 52% of the total biomass of fish catches in recent years (2005–2010). Greenland halibut is generally found in the channels of the EGSL at depths ranging between 130 and 500 m. These bottom waters are characterized by relatively stable water temperature (4–6° C) and salinity (~ 34) conditions and low concentrations of DO. Between 1930 and the mid-1980s, oxygen concentrations in the bottom waters of the lower St. Lawrence estuary decreased by 48%, i.e., from 125 $\mu\text{mol L}^{-1}$ (37.7% saturation) to an average of 65 $\mu\text{mol L}^{-1}$ (20.7% saturation) (Gilbert *et al.*, 2005). The current DO concentrations in the estuary are close to levels that have caused either significant mortalities or changes in migration patterns, trophic relationships, community structure, productivity or biodiversity in other ecosystems (Diaz and Rosenberg, 1995; Wu, 2002). Despite the importance of this phenomenon in the St. Lawrence ecosystem, its effect has only been studied on one fish species, Atlantic cod, which was shown to be sensitive to hypoxia (D'Amours, 1993; Chabot, 2004). Greenland halibut appears to be more tolerant of hypoxia than cod given its presence and its high abundance in deep waters reported to have low DO levels. However, the impact of hypoxia on habitat selection by Greenland halibut has never been assessed. Furthermore, no detailed analysis of the distribution of this

species in relation to fish density, development stage and / or environmental conditions has been conducted in our area of interest (i.e., the EGSL).

The aims of the present study were (i) to describe associations among fish distribution, fish density, and physical characteristics considered to be important in the EGSL (spatial location, depth, temperature, and DO) in relation to fish size; (ii) to assess the importance of DO in habitat selection by Greenland halibut; and (iii) to determine whether Greenland halibut distribution in this area follows the ideal free distribution (IFD) theory. Generalized additive model (GAM) techniques were used to study the effects of environmental variables on fish distribution. To assess whether the IFD theory may apply to Greenland halibut distribution, we examined relationships between abundance and spatial distribution of both juvenile and adult fish in periods of low and high abundance.

1.4 METHODS AND RESULTS

1.4.1 DATA COLLECTION

Data used in the present study were obtained from the summer multidisciplinary bottom-trawl surveys conducted annually from 1990 to 2010 by Fisheries and Oceans, Canada (DFO) and yearly sentinel fishery surveys conducted in collaboration with the industry from 1995 to 2010. These surveys use a stratified random sampling strategy with predetermined strata based on geographic region and depth. The number of stations sampled per stratum is proportional to the surface area, with a minimum of three stations per stratum for the smaller strata (Bourdages *et al.*, 2008, 2010). Between 163 and 238 fishing stations were sampled each year over 32 strata in the DFO survey. From 1990 to 2003, the DFO surveys were conducted on board the RV "*Alfred Needler*" using a URI bottom trawl with a 19-mm liner in the codend (24-min tows). Since 2004, surveys have been conducted on the RV "*Teleost*", which is equipped with a Campelen 1800 trawl with a 13-mm liner (15-min tows). The URI trawl data were converted to Campelen trawl data based on comparative fishing experiments held in 2004 and 2005 (Bourdages *et al.*, 2007).

Between 261 and 311 fishing stations were sampled each year in the sentinel fishery survey. This survey, conducted by nine otter trawlers, does not cover four of the strata located in the St. Lawrence estuary and covered by the other surveys.

During the DFO surveys, conductivity, temperature, and depth (CTD) profiles were obtained at each trawl station, allowing measurements of temperature, salinity, and water density. Since 2004, CTD profilers have been equipped with Sea-Bird SBE43 oxygen sensors to measure DO levels at each sampling station. An Aanderaa 3930 oxygen optode/temperature sensor was also attached to the trawl from 2006 to 2010. Only temperature data were collected for each trawl station in the sentinel fishery surveys.

Greenland halibut caught in each tow were measured until a maximal sample of 175 fish per tow was analyzed. Sex and sexual maturity of each fish were noted.

1.4.2 ANALYSES

To determine whether the distribution of Greenland halibut was heterogeneous according to fish size, we examined variations in abundance and spatial distribution and relationships with abiotic factors for juveniles and adults, males and females, grouped in different size classes. Four size classes were used for the analyses: 13–22, 23–31, 32–43, and ≥ 44 cm. The first two size classes are largely represented by juvenile fish classified as 1- and 2-yr-olds, respectively, with no distinction between sexes, and are grouped as one size class, 15–31 cm, for the analyses. In the absence of age determination, peaks in size frequency distributions and distinct hiatus in the frequencies were used to determine the size ranges and to classify fish as age 1 or 2 (Morin and Bernier, 2003; DFO, 2011). The 32–43 cm size class was largely represented by mature males, whereas most females in the same size class were immature. The largest size class included a high proportion of mature females; few males reached lengths ≥ 44 cm (DFO, 2006, 2010, 2011).

1.4.3 ABUNDANCE

Stratified mean catch per standard tow \bar{Y}_t in both surveys was used as an index of Greenland halibut abundance (Smith, 1990):

$$\bar{Y}_t = \sum_{h=1}^K \frac{A_h}{A_T} \bar{y}_{ht} \quad \text{Equation 1}$$

where A_h is the area of stratum h , A_T is the total area surveyed, K is the number of strata, and \bar{y}_{ht} is the mean catch rate of Greenland halibut of a particular size class in stratum h and year t . The spatial distribution of Greenland halibut abundance was mapped using the ACON data visualization software (<http://www.mar.dfo-mpo.gc.ca/science/acon>; last accessed 13 November 2007). Interpolation between data points to draw contours was done using Delaunay triangles. The logarithm of catch numbers per standard tow from the DFO surveys was used to represent changes in spatial distribution for each size class. Spatial distribution was mapped for periods of low and high abundance of Greenland halibut that were determined using blocks of successive years represented by distinct levels of population abundance.

1.4.4 GEOGRAPHIC RANGE

Density-dependent spatial distributions of Greenland halibut were examined using methods presented in Swain and Sinclair (1994), Marshall and Frank (1995), Swain and Morin (1996), and Craig *et al.* (2005).

The geographic range was estimated as the minimum area over which a specified percentage of Greenland halibut was distributed. The minimum area over which 95 % of Greenland halibut were distributed was used as the measure of geographic range and an index of distribution, which was calculated for the four size classes. This index depends only on spatial spread, which is independent of the estimate of abundance (Swain and Sinclair, 1994). Cumulative distribution functions weighted by catch $F(c)$ of Greenland halibut were calculated as:

$$F(c) = 100 \frac{\sum_{h=1}^K \sum_{i=1}^{n_h} \frac{A_h}{A_T} X_{hi} I}{\sum_{h=1}^K \sum_{i=1}^{n_h} \frac{A_h}{A_T} X_{hi}} \quad \text{Where } I = \begin{cases} 1 & \text{if } X_{hi} \leq c \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad \text{Equation 2}$$

where n_h is the number of trawl tows in stratum h , X_{hi} is the number of Greenland halibut caught in tow i in stratum h , and c is a level of Greenland halibut density (i.e., number per standard tow); the other symbols are as described for Eqn (1). $F(c)$ provides an estimate of the percentage of Greenland halibut (for a given sex and size class in a given year) occurring at a local density of c or less. The cumulative area $G(c)$ in relation to Greenland halibut catch was calculated as:

$$G(c) = 100 \sum_{h=1}^K \sum_{i=1}^{n_h} \frac{A_h}{A_T} I \quad \text{Where } I = \begin{cases} 1 & \text{if } X_{hi} \leq c \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad \text{Equation 3}$$

F was evaluated at intervals of 0.1, and the density c_{05} corresponding to $F = 5$ was calculated. $G(c_{05})$ is the estimated area containing the most sparsely distributed 5% of the catch (including areas where no fish were caught). Thus, the minimum area containing 95% of Greenland halibut (D_{95}) is given by:

$$D_{95} = A_T - G(c_{05}) \quad \text{Equation 4}$$

The minimum areas over which 75% (area 75) and 50% (area 50) of Greenland halibut were spread were also estimated. Relationships between indices of distribution area of a size class and indices of abundance of that size class were examined to take into account the difference in spatial distribution between size groups. The distribution area of each size class was also examined in relation to the index of total population abundance.

Mean distributional areas occupied by the different size classes of Greenland halibut for periods of low and high abundance levels were also compared. In the absence of homogeneity in variances, a non-parametric Friedman test was used to compare occupied areas in relation to size class and abundance level (i.e., low and high).

1.4.5 VARIATION IN DISTRIBUTION AND RATES OF LOCAL DENSITY CHANGE

Relationship between local density and relative abundance was used to examine density-dependent spatial distributions at the regional scale (Marshall and Frank, 1995; Swain and Morin, 1996; Craig *et al.*, 2005). According to Myers and Stokes (1989), the relationship between local density y_{hit} and total population abundance N_t is described by a power function:

$$y_{hit} = \alpha_h N_t^{\beta_h} \quad \text{Equation 5}$$

where y_{hit} represents Greenland halibut catch (for a particular size class) in tow i of stratum h in year t and N_t is the measure of total population abundance in year t . β_h describes how regional catch rate varies with relative abundance. β_h was estimated using the following generalized linear model:

$$E[y_{hit}] = \mu_{ht} = \exp(a_h + \beta_h \ln N_t) \quad \text{Equation 6}$$

where a_h is the log α_h of in the previous equation.

In a density-dependent situation with the population expanding into marginal habitats as abundance increases, β_h is expected to be <1 in optimal habitats and >1 in marginal habitats (Marshall and Frank, 1995). Based on this assumption, a negative relationship should be observed between β_h for each stratum and some index of habitat quality. As done by Swain and Morin (1996), the mean catch rate per stratum for the years of lowest abundance was used as an index of habitat quality for each stratum to test this hypothesis.

1.4.6 GENERALIZED ADDITIVE MODELS (GAM)

Generalized additive models (Hastie and Tibshirani, 1990) were used to examine the influence of ambient environmental conditions (spatial location, depth, temperature, and DO) and annual population abundance on the number of fish caught per tow at the different stations in the EGSL. GAMs are non-parametric generalizations of multiple linear

regressions that are not restricted to specific functional relationships (i.e., linearity) or underlying statistical distributions (i.e., normality) of the data (Hastie and Tibshirani, 1990; Swartzman *et al.*, 1992). Thus, GAMs can be advantageous for examining environmental and stock relationships that are unlikely to be monotonic, linear, or parametric (Maravelias and Reid, 1997). The dependent variable (i.e., number of fish per tow) was modeled as the additive sum of the predictor variables, whereby scatterplot smoothings replace the least-squares estimates used in multiple linear regressions (Hastie and Tibshirani, 1990). The general form of a GAM assumes that the mean response (μ) is related to the predictor variables (X_1, \dots, X_p) by the following relationship:

$$g(\mu) = \alpha + \sum_{j=1}^p f_j (X_j) \quad \text{Equation 7}$$

where $g(\mu)$ = link function and defines the relationship between the response and the additive predictor, α = intercept term, and f_j is the unspecified smoothing function. The observed response is assumed to obey some type of underlying exponential statistical distribution (e.g., Gaussian, Poisson, binomial, or Gamma distribution) with the specified mean, μ (Hastie and Tibshirani, 1990). Appropriate link functions and error distributions were chosen on the basis of residual plots (Hastie and Tibshirani, 1986; Swartzman *et al.*, 1992; Borchers *et al.*, 1997). A GAM with a log-link function and Gaussian error distribution was found to be adequate for the data modeled here. The GAM used a cubic B-spline smoother for mean annual abundance, latitude, longitude, depth, temperature and oxygen to explain the variability in the number of fish catch per tow. GAMs explaining the largest total deviance were selected as final models. Separate GAMs for each size class were used to determine the importance of population abundance of each size class and environmental factors on the catches of that size class. The first analyses applied over the entire time series (1990–2010) did not include DO as a dependent variable. Separate GAMs for the 2004–2010 period were used to determine the importance of DO for the Greenland halibut catches. In all models, a backfitting method was used to determine the relative contribution of the different variables. The relative contribution of the variables to the model was determined by the change in the total deviance explained by the full

model and the model with the different selected variables dropped. Finally, the spatial distribution of DO concentrations in the EGSL was examined using a GAM linking DO to longitude, latitude, depth and temperature. Annual variations between 2004 and 2010 were also examined by including a year effect in the model. All statistical analyses were performed using R version 2.12.0 software (R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-, URL <http://www.R-project.org/>).

1.5 RESULTS

Between 1990 and 2010, there were periods of low and high abundance for both Greenland halibut juveniles and adults in the estuary and Gulf of St. Lawrence (Figure 5). The variations in abundance for the different size classes were well correlated between both the DFO and sentinel fishery surveys (R^2 between 0.49 and 0.58). However, the analysis of the relationships between spatial distribution and abundance indices was restricted to DFO surveys, the time series for these surveys being more extended in terms of time and spatial coverage; the sentinel fishery did not cover four strata in the St. Lawrence estuary.

Low juvenile (fish between 15 and 31 cm) abundance was observed up to 1997, but their abundance was high from 1998 to 2010 (Figure 5a). The 32–43-cm size class was represented by mature males and immature females. To take into account this size-specific difference in maturity, abundance was first analyzed according to the sex of individuals. Based on the similar results obtained for both sexes, male and female data were subsequently pooled for all analyses (Figure 5b). Two distinct periods of abundance were observed for this size class: a low abundance period between 1990 and 1999 and a high abundance period between 2000 and 2010, with a maximum abundance level reached in 2003. The abundance of fish longer than 44 cm, largely represented by mature females (68% of females and 30% of males), was low between 1990 and 2002. From 2003 onward, the abundance remained at a high level (Figure 5c).

The mean catch rate of juveniles was 16 ± 8 fish per standard tow (mean \pm SD) during the period of low abundance, whereas it was 53 ± 18 fish per standard tow in the period of high abundance. A fivefold increase in the mean catch rate for the 32–43-cm size class was observed between the period of low and high abundance, with mean catch increasing from 8 ± 3 to 41 ± 11 fish per standard tow. The abundance of larger Greenland halibut (≥ 44 cm) varied from 3 ± 1 to 8 ± 1 fish per standard tow during periods of low and high abundance, respectively.

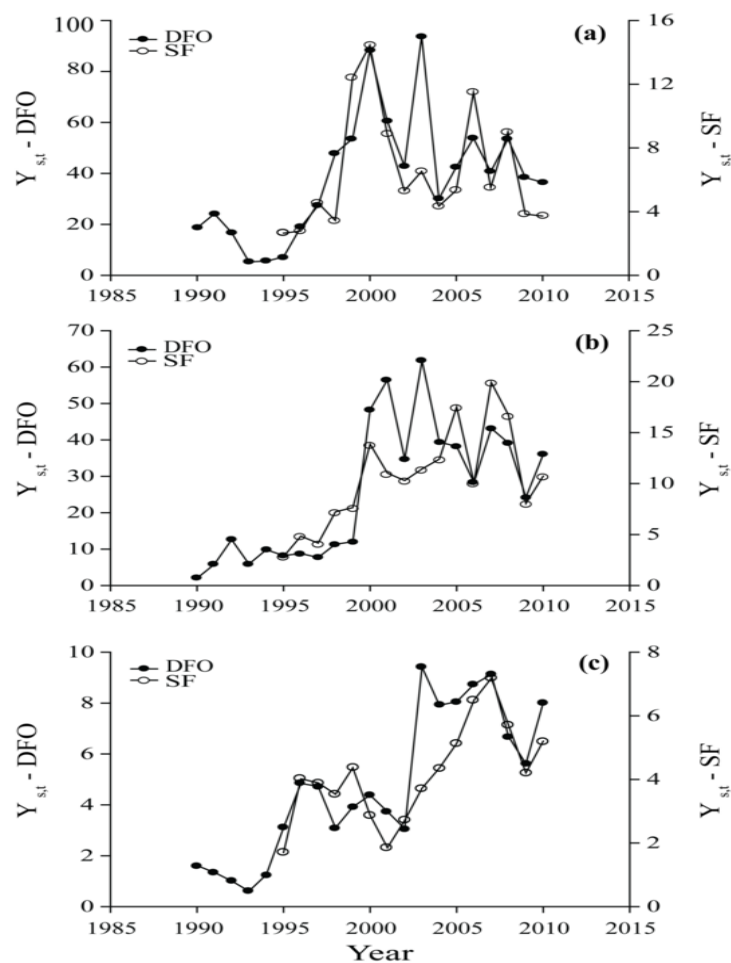


Figure 5 : Annual variations in the abundance (mean catches in numbers per standard tow) of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the estuary and Gulf of St. Lawrence over the DFO and sentinel fishery surveys time series (1990–2010). Abundance indices for juveniles of both sexes (15–31 cm) (a), immature sub adult females and adult males (32–43 cm) (b), and large adults of both sexes (≥ 44 cm) (c) are presented.

1.5.1 GEOGRAPHIC DISTRIBUTION

During periods of low abundance, juvenile fish and fish in the 32–43-cm size class mainly occupied the eastern part of the estuary and the area north of Anticosti Island (Figure 6a,c). The area occupied by these two size classes increased with higher catch rate; during periods of high abundance, they occupied the whole St. Lawrence estuary and their distribution extended beyond the estuary (Figure 6). Juveniles were virtually absent in the southeast part of the EGSL (i.e., ~ 48 °N and 60 °W) during periods of both low and high abundance. Fish longer than 44 cm showed a more homogeneous distribution throughout the St. Lawrence system (Figure 6) compared with the two other size classes.

1.5.2 ABUNDANCE IN RELATION TO DISTRIBUTION

Significant correlations were observed between the indices of distributional area (D95, D75, and D50) of a size class and the relative abundance of that size class ($Y_{s,t}$) (Table 2). Areas including 95 and 75% of Greenland halibut were significantly density-dependent and increased as abundance increased for juveniles and adult fish longer than 44 cm (Figure 7).

The relationship between the area including 50% of the fish and relative abundance was only significant for juveniles (Table 2). No relationship ($P > 0.05$) was found between distributional area (D95, D75, and D50) and relative abundance for Greenland halibut in the 32–43-cm size range. Relationships between distributional area of the different size classes with the index of total population abundance (Y_t) are with a few exceptions similar to those obtained using a size-specific abundance index ($Y_{s,t}$) (Table 2).

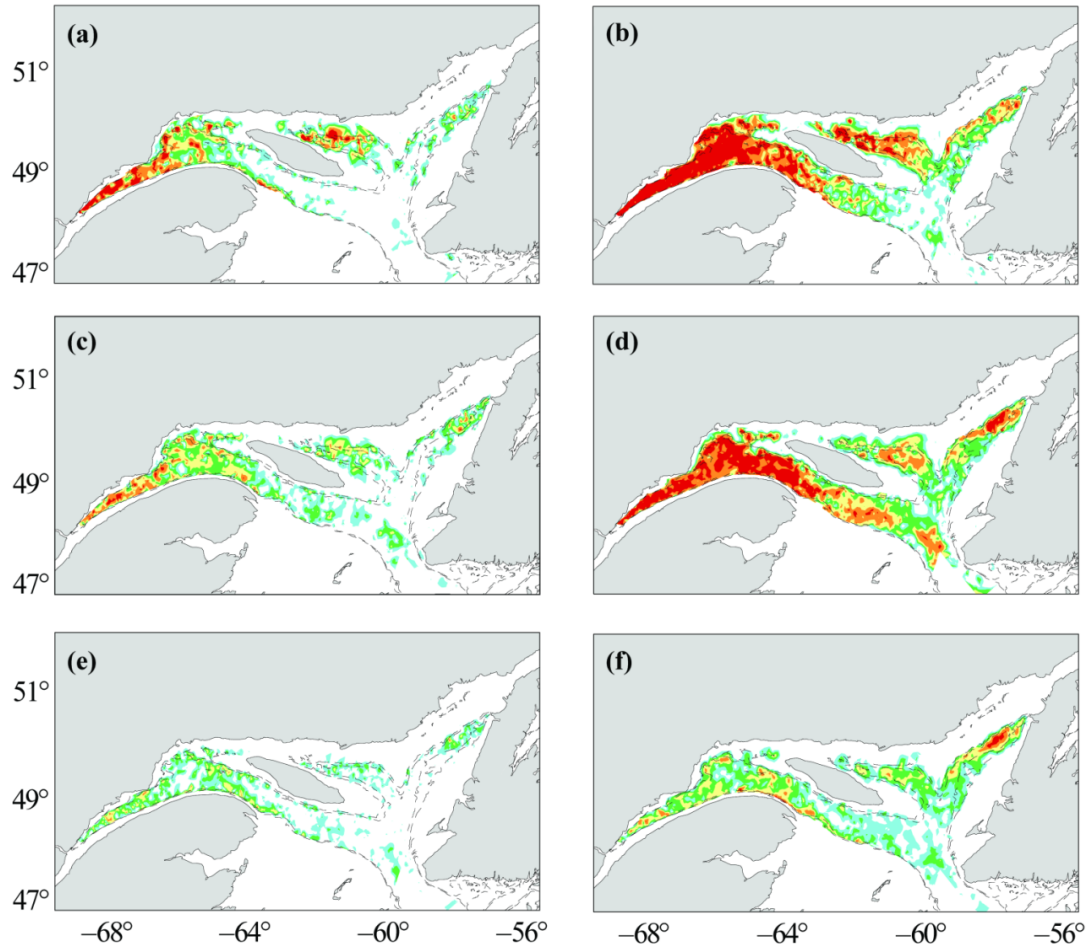


Figure 6 : Variations in spatial distribution of Greenland halibut in the estuary and Gulf of St. Lawrence during periods of low (a, c, e) and high (b, d, f) abundance for fish sizes of 15–31 cm (a, b), 32–43 cm (c, d), and ≥ 44 cm (e, f). Abundance is expressed as the log of catch numbers per standard tow for the following intervals: ■: 0.4–0.8, ■: 0.8–1.2, ■: 1.2–1.6, ■: 1.6–2.0, ■: > 2.0.

Tableau 2 : Correlation coefficients and significance values of the relationships between indices of distributional area (D95, D75, and D50) of the three size classes and abundance indices. Correlations are estimated using the log-transformed abundance index for the same size classes [$\ln(Y_{s,t})$] and that of all Greenland halibut [$\ln(Y_t)$] in the Estuary and the Gulf of St. Lawrence.

		D ₉₅		D ₇₅		D ₅₀	
		$Y_{s,t}$	Y_t	$Y_{s,t}$	Y_t	$Y_{s,t}$	Y_t
15–31 cm	r^2	0.302	0.359	0.304	0.389	0.320	0.380
	p	0.010	0.004	0.010	0.003	0.007	0.003
32–43 cm	r^2	0.181	0.254	0.094	0.217	0.050	0.185
	p	0.054	0.020	0.177	0.033	0.331	0.052
≥ 44 cm	r^2	0.622	0.372	0.262	0.154	0.012	0.017
	p	< 0.0001	0.003	0.018	0.079	0.643	0.568

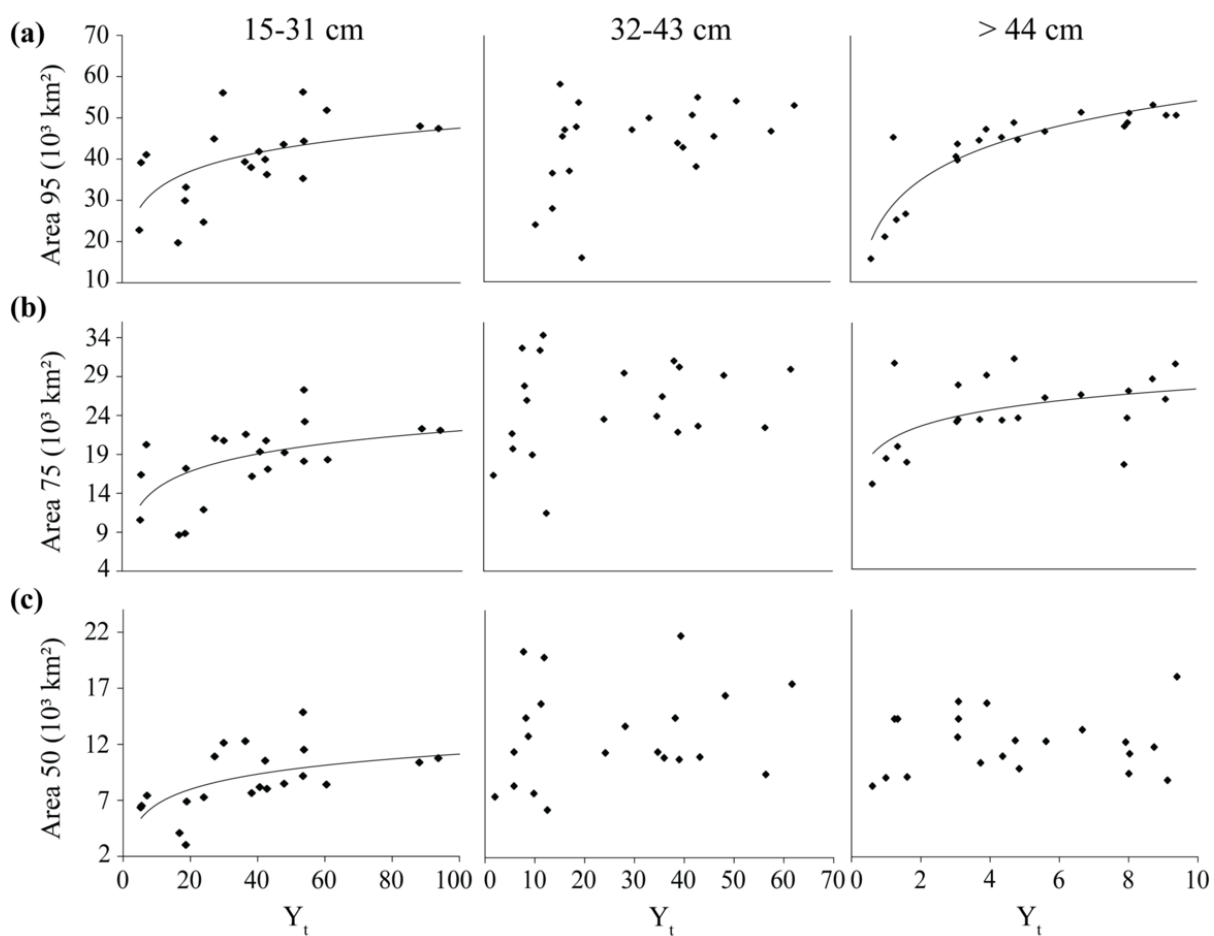


Figure 7: Relationships between indices of distributional area occupied by 95(a), 75(b), and 50% (c) of the fish and relative abundance (Y_t : mean number of fish per tow) for the different size classes of Greenland halibut for the period between 1990 and 2010.

Changes in the significance levels for D_{95} and D_{75} for the 32–43 cm size class and D_{75} for fish ≥ 44 cm nevertheless correspond to similar and low coefficients of determination. Distributional areas occupied by 95, 75, and 50% of the juvenile fish were smaller than for fish longer than 32 cm (Table 3). Friedman non-parametric tests indicated significant effects of both size class ($P < 0.004$) and abundance level (i.e. low vs high) ($P < 0.02$) on distributional areas, with no significant interaction between the two factors ($P > 0.13$). At low abundance, the areas occupied by juvenile fish (15–31 cm) for all percentages of fish represented 53–73% of the areas occupied by the two other size classes. At high abundance, areas occupied by the juveniles represented 80–89% of the areas occupied by fish longer than 32 cm.

Tableau 3 : Distributional area (km^2) occupied by 95% (D_{95}), 75% (D_{75}), and 50% (D_{50}) of the Greenland halibut from the three size classes during periods of low and high abundance. Mean values with standard deviations are presented.

Abundance	Area	15-31 cm	32-43 cm	≥ 44 cm
Low	D95	31836 \pm 9220	44384 \pm 11342	42908 \pm 9401
	D75	14441 \pm 5527	24570 \pm 5223	24380 \pm 4541
	D50	6567 \pm 2409	12402 \pm 5114	12057 \pm 2645
High	D95	44383 \pm 11342	51510 \pm 4372	53377 \pm 1708
	D75	21382 \pm 3466	26291 \pm 2283	27245 \pm 1893
	D50	10741 \pm 2438	13486 \pm 3737	12111 \pm 2645

1.5.3 VARIATION IN DISTRIBUTION AND RATES OF LOCAL DENSITY CHANGE

Significant changes in local density in relation to abundance were observed in most strata for the three size classes (i.e. slope β significantly different than 0). The regressions between rate of local density change (β) and the index of habitat quality (i.e., mean catch rate in a stratum during low abundance) were not significantly ($P > 0.15$) different from 0 for each size class (Figure 8). Thus, there was no evidence that the rate of increase in marginal habitat (i.e., low index of habitat quality) was higher than in optimal habitat when the abundance increased. Instead, a proportional increase in abundance is observed for the three size classes in both optimal and marginal habitats (Figure 8).

1.5.4 ABUNDANCE IN RELATION TO ABIOTIC FACTORS

The following GAM formulation explained the largest deviance in the catches of Greenland halibut for the three different size classes during the 1990–2010 period:

$$\text{Log}_e(Y_{s,t} + 1) = s(\bar{Y}_{s,t}) + s(\text{longitude, latitude}) + s(\text{depth}) + s(\text{temperature})$$

Equation 8

For the 2004–2010 period, which includes DO as an additional variable, the model explaining the largest deviance was:

$$\text{Log}_e(Y_{s,t} + 1) = \bar{Y}_{s,t} + s(\text{longitude, latitude}) + s(\text{depth}) + s(\text{temperature}) + s(\text{oxygen})$$

Equation 9

GAM regressions indicated significant non-linear relationships for the different covariates on the catches (i.e., number of fish per standard tow) of the three Greenland halibut size classes (Tables 4 and 5). Final models for the entire time period explained 59–77% of the variations in the catches (Table 4). For the 2004–2010 period, the GAM including DO as an additional dependent variable explained 73–86% of the variations in the GH catches (Table 5).

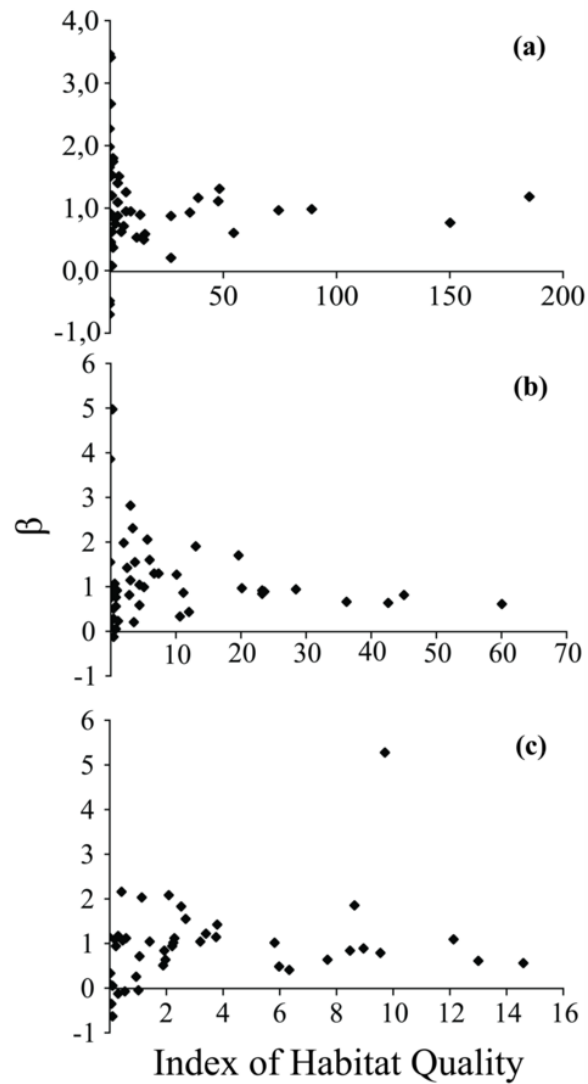


Figure 8 : Relationship between index of habitat quality and rate of local density change (b) for juveniles (a), sub immature adult females and adult males (b) and large adults (≥ 44 cm) (c). Index of habitat quality is determined by the mean catch rate during periods of low abundance and rate of local density change from Eqn (6) in the text.

Tableau 4 : Results from the generalized additive models (GAM) for the three size classes of Greenland halibut during the 1990–2010 period. The total deviance (%) explained by the final model for each size class, the estimated degrees of freedom (EDF), F -value, and probability level of significance (P) are given for each variable or interaction term.

	EDF	F	P	Deviance (%)
15-31 cm				76.6
s(longitude, latitude)	28.44	148.44	<0.00001	
s(depth)	8.64	51.83	<0.00001	
s(temperature)	7.81	5.40	<0.00001	
s($Y_{s,t}$ – mean annual catch tow ⁻¹)	7.88	113.9	<0.00001	
32-43 cm				73.8
s(longitude, latitude)	28.47	108.17	<0.00001	
s(depth)	8.00	72.22	<0.00001	
s(temperature)	8.63	7.11	<0.00001	
s($Y_{s,t}$ – mean annual catch tow ⁻¹)	7.70	134.90	<0.00001	
≥ 44 cm				58.6
s(longitude, latitude)	27.79	40.25	<0.00001	
s(depth)	8.20	42.92	<0.00001	
s(temperature)	8.30	3.64	<0.0002	
s($Y_{s,t}$ – mean annual catch tow ⁻¹)	2.89	176.97	<0.00001	

Tableau 5 : Results from the generalized additive models (GAM) for the three size classes of Greenland halibut during the 2004–2010 period with DO concentration included as an additional environmental variable. The total deviance (%) explained by the final model for each size class, the estimated degrees of freedom (EDF), F -value, and probability level of significance (P) are given for each variable or interaction term.

	EDF	F	P	Deviance (%)
15-31 cm				82.9
s(longitude, latitude)	23.26	13.62	<0.00001	
s(depth)	8.65	13.84	<0.00001	
s(temperature)	5.83	4.05	0.0002	
s(oxygen)	6.66	23.31	<0.00001	
$Y_{s,t}$ – mean annual catch tow ⁻¹			<0.00001	
32-43 cm				85.8
s(longitude, latitude)	20.07	11.93	<0.00001	
s(depth)	6.39	50.85	<0.00001	
s(temperature)	6.25	2.94	0.0039	
s(oxygen)	6.99	15.38	<0.00001	
$Y_{s,t}$ – mean annual catch tow ⁻¹			<0.00001	
≥ 44 cm				72.5
s(longitude, latitude)	25.79	6.87	<0.00001	
s(depth)	7.09	25.55	<0.00001	
s(temperature)	1.00	0.46	0.499	
s(oxygen)	5.88	9.10	<0.00001	
$Y_{s,t}$ – mean annual catch tow ⁻¹			0.0019	

The highest juvenile concentrations (i.e., 15–31 cm) in both low and high population abundance periods were observed towards the western part of the estuary and Gulf of St. Lawrence (west of 66°W) and in a smaller area north of Anticosti Island centered at ~ 49.5°N, 62°W (Figure 9). In both areas, the largest concentrations were found at depths > 200 m and temperatures between 5 and 6°C. The number of fish per tow was also positively related to the mean annual abundance of the juveniles (Figure 9). Concentrations of fish in the 32–43-cm size class followed a very similar pattern. The highest concentrations were observed in the same areas, depths, and temperatures, with number of fish per tow increasing with higher mean annual abundance of the 32–43 cm fish (Figure 10). Larger Greenland halibut (≥ 44 cm) as well were found in higher concentrations at the same depth and temperature ranges but had a different spatial distribution (Figure 11). High concentrations were centered in three distinct areas: the St. Lawrence estuary (~ 48.7°N, 68°W), the Gaspésie peninsula (~ 49.5°N, 65°W), and the northeast part of the Gulf (~ 50.2°N, 58.5°W).

The number of fish per tow was also positively related to the mean annual abundance of that size class of fish. For all size classes, the relative contribution of the mean annual abundance of the fish in explaining the variability in the catches was less important than spatial location and environmental factors (Table 6). The decrease in total deviance explained when mean annual abundance was dropped from the final models indicates a relative contribution between 7 and 9.2% of annual abundance indices in explaining variability in the catches. The spatial location had the highest relative contribution to the variations in the catches of the juveniles and fish in the 32–43 cm fish, the total deviance explained by the models decreasing by 31 and 25%, respectively, when longitude and latitude were dropped from the final models. The relative contribution of depth and temperature is lower than spatial location (14.3 and 17.6% change in deviance, respectively) but more important than the mean annual abundance of the fish (Table 6). In large fish (≥ 44 cm), spatial location and environmental factors (i.e., depth and temperature) contributed relatively equally to the variations in the catches.

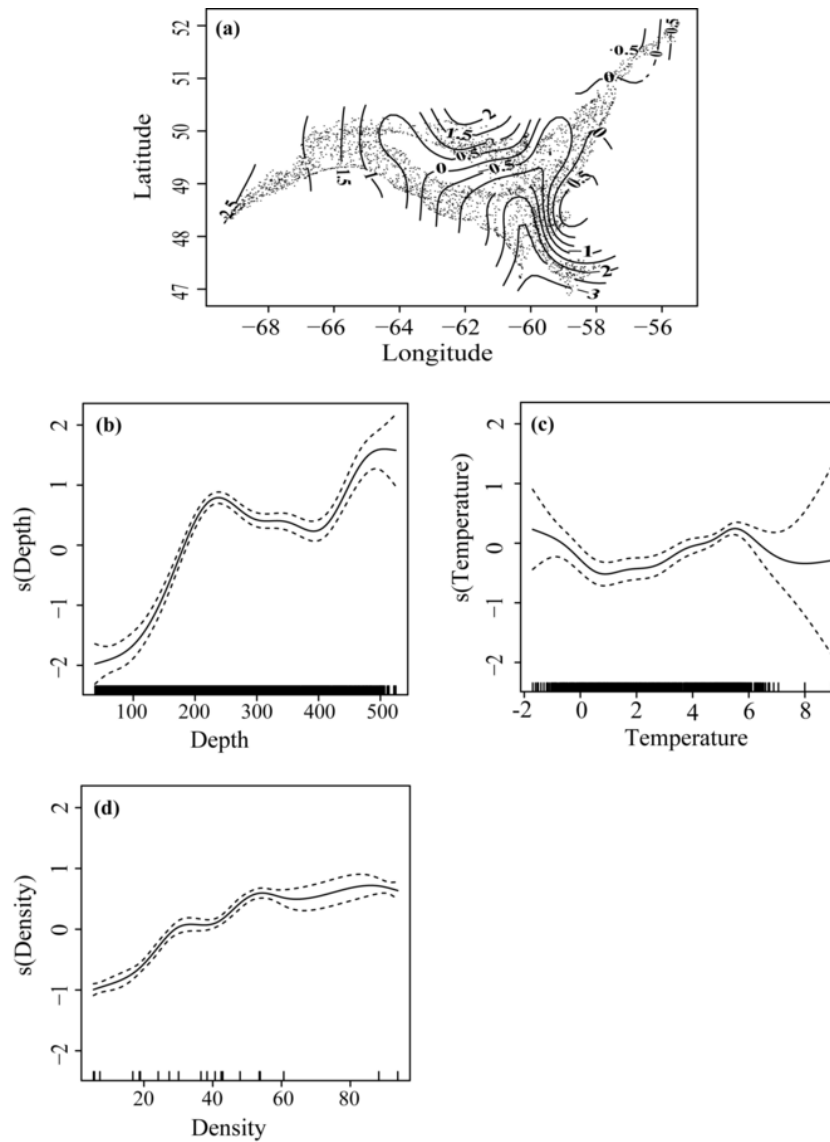


Figure 9 : Results of GAM regressions of the effects of spatial location (latitude and longitude) (a), environmental variables (depth (b) and temperature (c)) and mean annual abundance (d) of Greenland halibut on the catches (number of fish per standard tow) of juvenile fish (15–31 cm) in the estuary and Gulf of St. Lawrence for the 1990–2010 period. Contour lines for longitude : latitude interaction indicate different levels of catches (fitted values adjusted to an average of 0). Solid line indicates the fitted relationships for single covariates and the dotted lines indicate the 95% confidence intervals. The y-axis for individual covariates is scaled to an average of 0 and the rugplots on the x-axis indicate the number of observations.

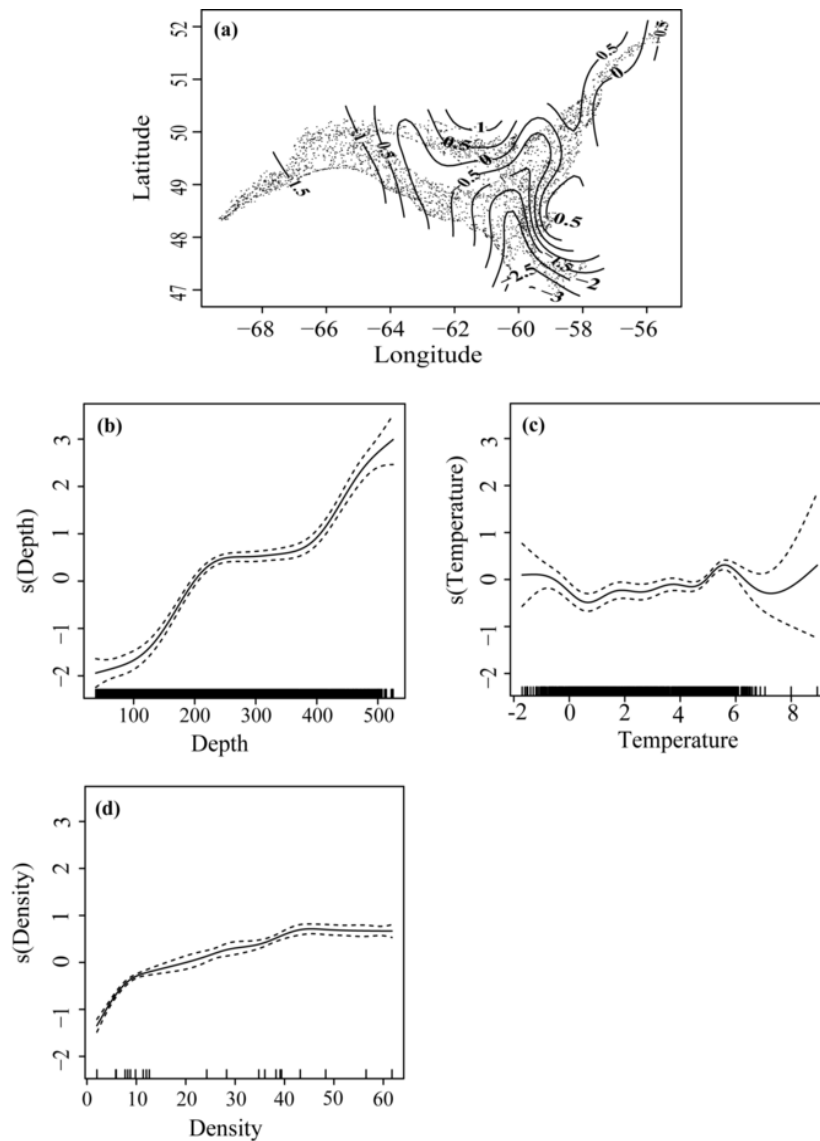


Figure 10 : Results of GAM regressions of the effects of spatial location (latitude and longitude (a)), environmental variables (depth (b) and temperature (c)) and mean annual abundance (d) of Greenland halibut on the catches (number of fish per standard tow) of fish in the 32–43 cm size range in the estuary and Gulf of St. Lawrence for the 1990–2010 period. Contour lines for longitude : latitude interaction indicate different levels of catches (fitted values adjusted to an average of 0). Solid line indicates the fitted relationships for single covariates and the dotted lines indicate the 95% confidence intervals. The y-axis for individual covariates is scaled to an average of 0 and the rugplots on the x-axis indicate the number of observations.

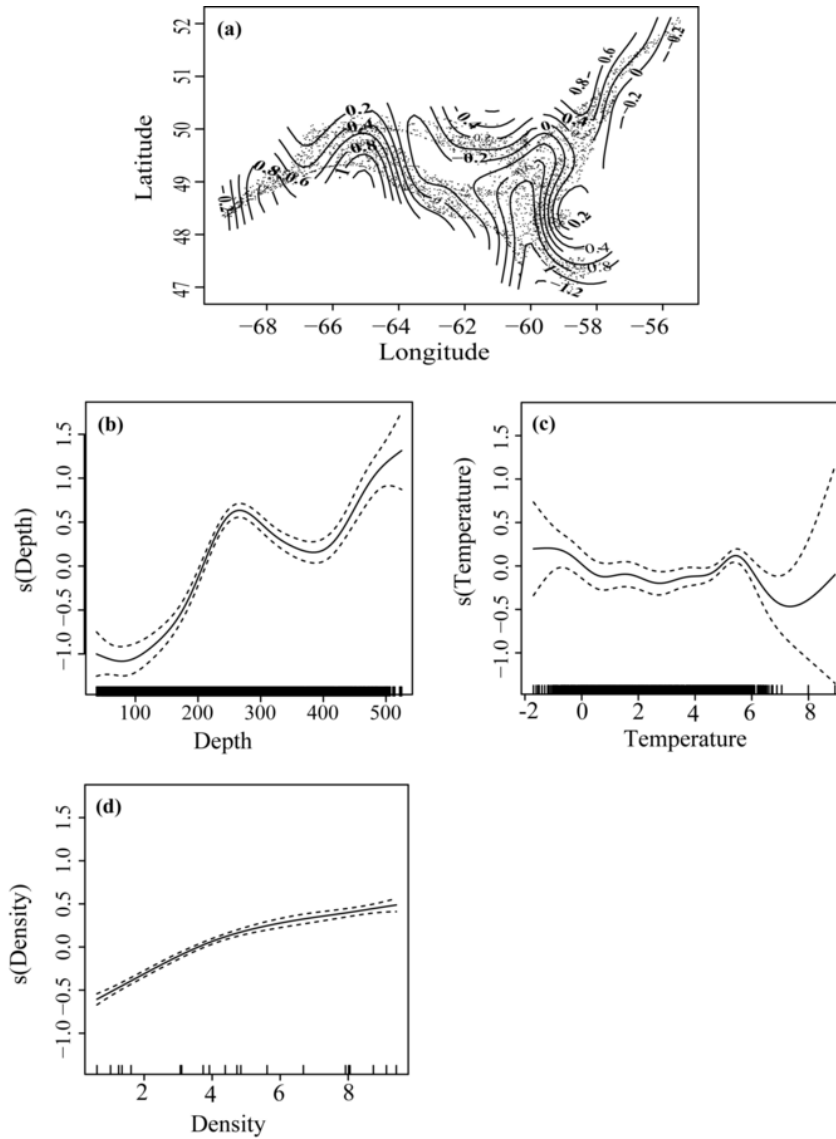


Figure 11 : Results of GAM regressions of the effects of spatial location (latitude and longitude (a)), environmental variables (depth (b) and temperature (c)), and mean annual abundance (d) of Greenland halibut on the catches (number of fish per standard tow) of large fish (≥ 44 cm) in the estuary and Gulf of St. Lawrence for the 1990–2010 period. Contour lines for longitude : latitude interaction indicate different levels of catches (fitted values adjusted to an average of 0). Solid line indicates the fitted relationships for single covariates and the dotted lines indicate the 95% confidence intervals. The y-axis for individual covariates is scaled to an average of 0 and the rugplots on the x-axis indicate the number of observations.

Tableau 6 : Relative contribution of the different variables to the total deviance (%) explained by the final model for each size class of Greenland halibut during the 1990–2010 period. The relative contribution made by the identified variables or variable interaction is determined by the change in total deviance explained by the full model and the model with the different variables dropped.

Size class	Variable	Deviance explained (%) by the model	% change in deviance from full model
15 – 31 cm	Longitude, latitude	45.9	30.7
	Depth	73.2	3.4
	Temperature	74.6	2.0
	Depth and temperature	62.3	14.3
	Abundance ($Y_{s,t}$)	69.6	7.0
32 – 43 cm	Longitude, latitude	48.5	25.3
	Depth	68.6	5.2
	Temperature	73.5	0.3
	Depth and temperature	56.2	17.6
	Abundance ($Y_{s,t}$)	64.6	9.2
≥ 44 cm	Longitude, latitude	43.8	14.8
	Depth	53.7	4.9
	Temperature	58.3	0.3
	Depth and temperature	42.4	16.2
	Abundance ($Y_{s,t}$)	50.9	7.7

DO included as an additional environmental variable had a significant influence on the variations in the catches of all size classes for the period between 2004 and 2010 (Table 5). Fish of all sizes were largely found in waters characterized by low DO levels ($<130 \mu\text{M}$). The highest concentrations of fish were observed in waters with the lowest DO levels (Figures 12–14). Of the sets in the survey with the highest catch rates, 67% were located in areas with DO levels lower than $70 \mu\text{M}$.

As observed in the first series of analysis, all covariates for the models covering the 2004–2010 period had significant non-linear effects on the catches, with very similar shape of the smooth functions (Figures 12–14). The only exception was for larger fish where, in the final GAM, temperature had no significant effect on catches. Variations in the mean annual abundance of fish made a significant but minor relative contribution (% change in deviance between 0.3 and 0.6) to the variability in catches (Table 7). The relative contribution of individual covariates indicated a higher contribution of spatial location on the variability of juvenile catches (8.3% change in deviance) and significant but lower relative contribution of DO and depth (3.5 and 2.9% change in deviance). For Greenland halibut of the two other size classes, spatial location and depth made comparable relative contributions in explaining the variability in the catches (Table 7). For all size classes, the combined contribution of all covariates is lower than the total deviance explained by the final models, indicating some correlation between covariates. The increased relative contribution of spatial position and depth and temperature when these covariates are combined with DO indicate the strong association between DO and Greenland halibut catches (Table 7).

Ninety-five percent of the variability in DO concentrations in the EGSL between 2004 and 2010 is explained by a GAM including longitude, latitude, depth, and temperature. Although significant, year effect represents a very minor relative contribution to the model (i.e., 0.2% change in total deviance when dropped from the full model). Smooth functions for the covariates indicate that low DO concentrations are largely associated with depths between 200 and 350 m and temperatures between 4 and 6°C

(Figure 15). Moreover, DO concentrations decrease in a westward direction, with the lowest values found in the St. Lawrence estuary (68°W).

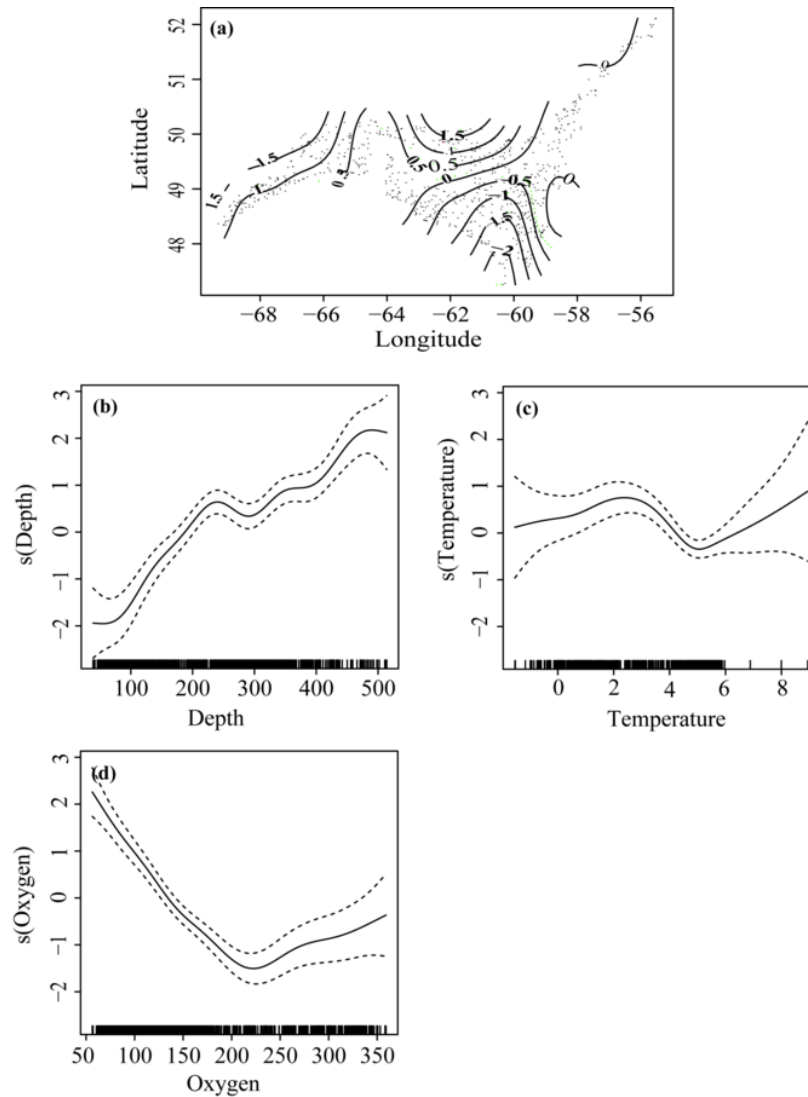


Figure 12 : Results of GAM regressions of the effects of geographic location (latitude and longitude (a)) and environmental variables (depth (b), temperature (c) and dissolved oxygen (d)) on the catches of juvenile Greenland halibut (15–31 cm) in the estuary and Gulf of St. Lawrence during the 2004–2010 period. Contour lines for longitude : latitude interaction indicate different levels of catches (fitted values adjusted to an average of 0). Solid line indicates the fitted relationships for single covariates and the dotted lines indicate the 95% confidence intervals. The y-axis for individual covariates is scaled to an average of 0 and the rugplots on the x-axis indicate the number of observations.

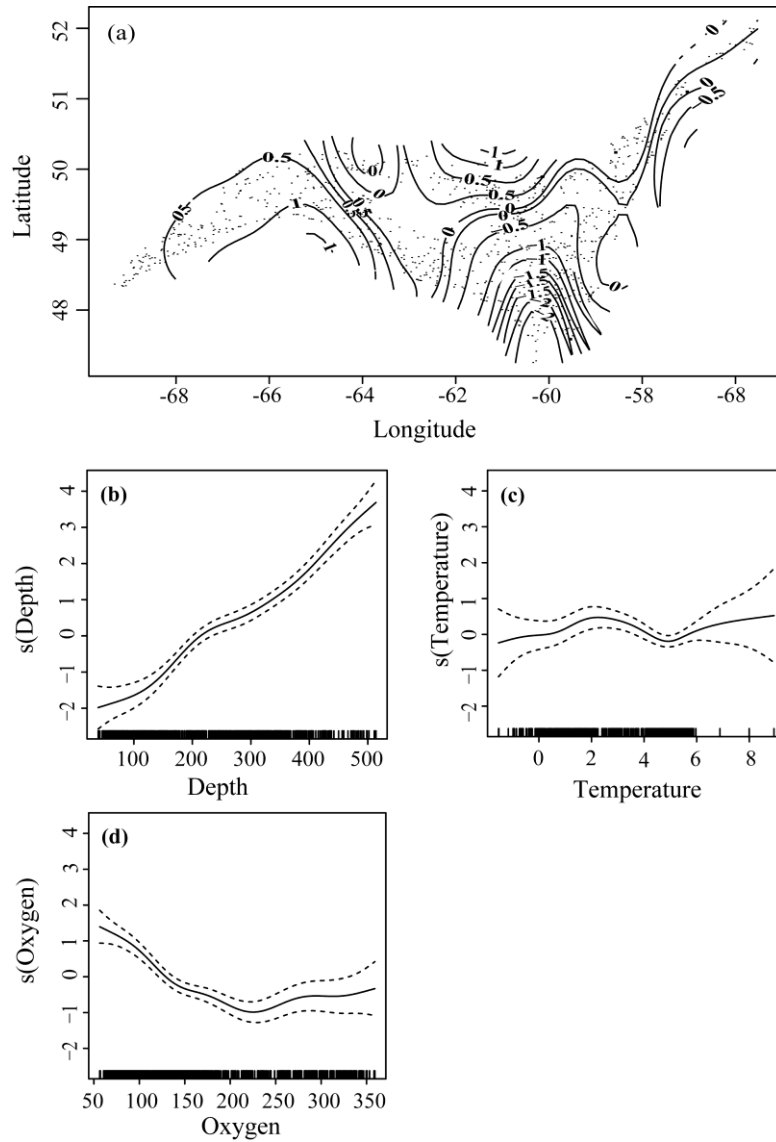


Figure 13 : Results of GAM regressions of the effects of geographic location (latitude and longitude (a)) and environmental variables (depth (b), temperature (c) and dissolved oxygen (d)) on the catches of fish in the 32–43 cm Greenland halibut in the estuary and Gulf of St. Lawrence during the 2004–2010 period. Contour lines for longitude : latitude interaction indicate different levels of catches (fitted values adjusted to an average of 0). Solid line indicates the fitted relationships for single covariates and the dotted lines indicate the 95% confidence intervals. The y-axis for individual covariates is scaled to an average of 0 and the rugplots on the x-axis indicate the number of observations.

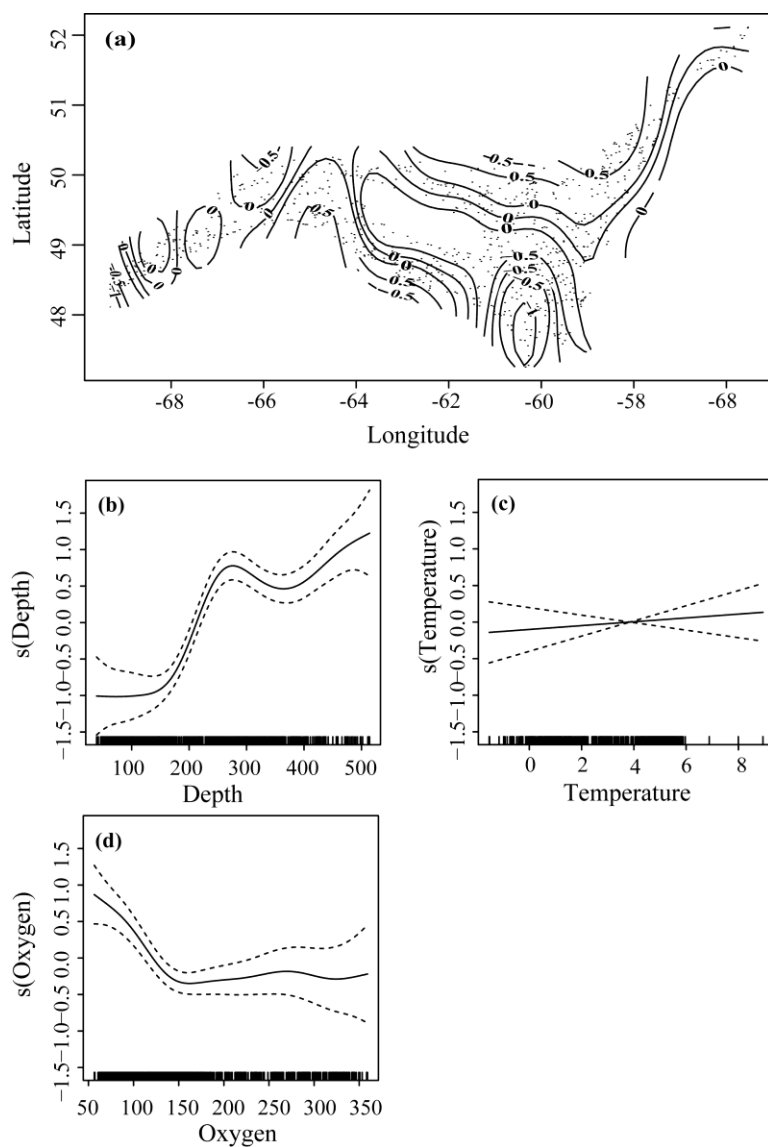


Figure 14 : Results of GAM regressions of the effects of geographic location (latitude and longitude (a)) and environmental variables (depth (b), temperature (c) and dissolved oxygen (d)) on the catches of large Greenland halibut (≥ 44 cm) in the estuary and Gulf of St. Lawrence during the 2004–2010 period. Contour lines for longitude: latitude interaction indicate different levels of catches (fitted values adjusted to an average of 0). Solid line indicates the fitted relationships for single covariates and the dotted lines indicate the 95% confidence intervals. The y-axis for individual covariates is scaled to an average of 0 and the rugplots on the x-axis indicate the number of observations.

Tableau 7: Relative contribution of the different variables to the total deviance (%) explained by the final model for each size class of Greenland halibut during the 2004–2010 period with DO concentration included as an additional environmental variable. The relative contribution made by the identified variables or variable interaction is determined by the change in total deviance explained by the full model and the model with the different variables dropped.

Size class	Variable	Deviance explained (%) by the model	% change in deviance from full model
15 – 31 cm	Longitude, latitude	74.6	8.3
	Oxygen	79.4	3.5
	Depth	80.0	2.9
	Temperature	81.7	1.2
	Abundance ($Y_{s,t}$)	82.3	0.6
	Longitude, latitude and oxygen	45.8	37.1
	Oxygen and depth and temperature	61.0	21.9
32 – 43 cm	Longitude, latitude	79.7	6.1
	Oxygen	84.1	1.7
	Depth	79.1	6.7
	Temperature	85.3	0.5
	Abundance ($Y_{s,t}$)	85.3	0.5
	Longitude, latitude and oxygen	58.8	27.0
	Oxygen and depth and temperature	55.1	30.7
≥ 44 cm	Longitude, latitude	65.8	6.9
	Oxygen	70.0	2.7
	Depth	65.7	7.0
	Abundance ($Y_{s,t}$)	72.4	0.3
	Longitude, latitude and oxygen	55.5	17.2
	Oxygen and depth	42.4	30.3

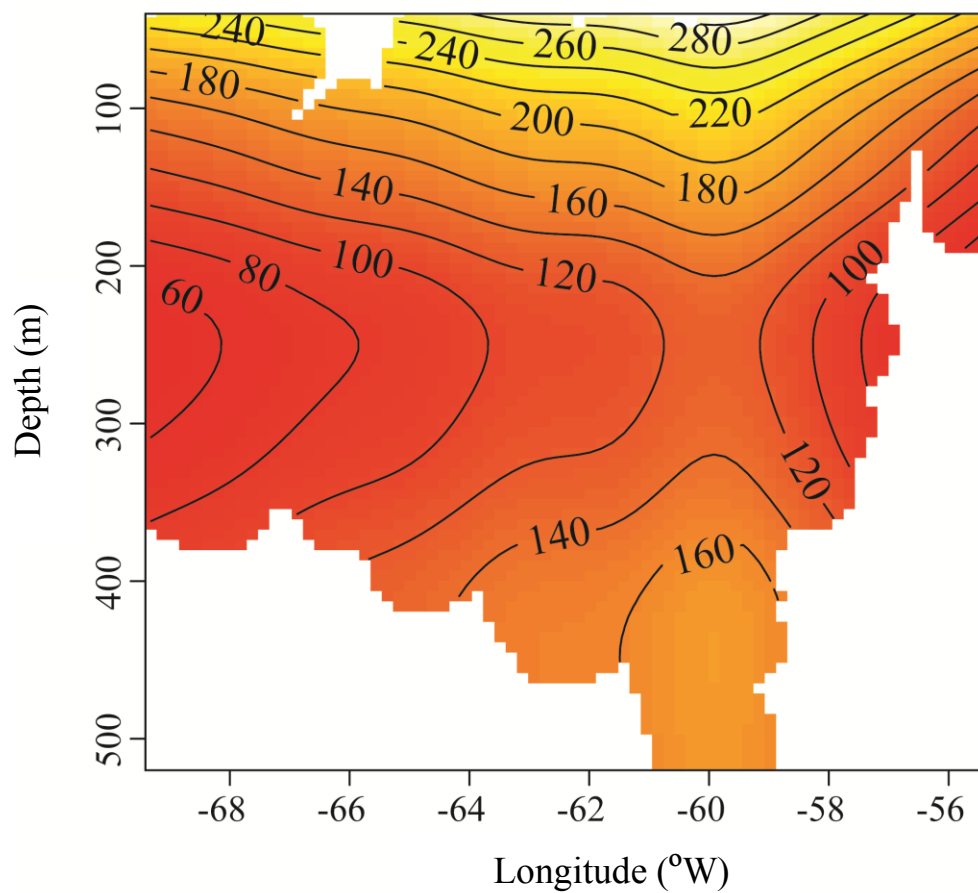


Figure 15 : Contour plot of GAM predictions of dissolved oxygen levels ($\mu\text{mol L}^{-1}$) from 2004 to 2010 in the estuary and Gulf of St. Lawrence in relation to longitude and depth.

1.6 DISCUSSION

The spatial distribution of Greenland halibut in the estuary and the Gulf of St. Lawrence (EGSL) is dependent on fish size, population abundance, and physical characteristics of the environment. Variations in local fish density indicate that the major area of occupancy for juvenile fish (<31 cm) is the western part of the EGSL ecosystem. The highest juvenile concentrations were found in the St. Lawrence estuary (west of longitude 67°W) regardless of stock abundance. The areas containing 50, 75, and 95% of juvenile fish are density-dependent, with the area of occupancy expanding as population abundance increases. Although significant, the stock abundance of juveniles explains a limited proportion (27–32%) of the variability in their spatial distribution. Abundance indices and spatial distributions that are calculated from the same survey data (i.e., DFO surveys) cannot be considered independent. However, the good correspondence between abundance indices from DFO and sentinel fishery surveys indicates a low potential for spurious correlations from unmeasured factors related to or influencing the DFO surveys. Due to the shorter time series and lower spatial coverage of the sentinel fishery survey, it was thus considered acceptable and preferable only to use DFO survey data for the analysis.

The area of occupancy for juveniles is smaller than for larger-sized groups (i.e., > 32 cm). The area occupied by the different percentages of juvenile fish (i.e., D50, D75, and D95) represented 54–73% of the area occupied by larger fish during periods of low stock abundance and 81–88% for periods of higher stock abundance. Based on variations in local fish density and restricted areas of occupancy, the St. Lawrence estuary can be considered the primary nursery area for the EGSL Greenland halibut stock. This assumption is also supported by the very low abundance of juvenile fish in summer and winter surveys conducted at the end of the 1970s in the Gulf of St. Lawrence (eastern part) (Bowering, 1982). At the time of these surveys, which did not cover the St. Lawrence estuary, it was even hypothesized that recruitment may come from outside the Gulf of St. Lawrence (Bowering, 1982). Size frequency distributions of juvenile

Greenland halibut indicate that fish smaller than 31 cm consist of 1- and 2-yr-old fish (Morin and Bernier, 2003; DFO, 2011). Thus, juvenile Greenland halibut that settle in the St. Lawrence estuary appear to be sedentary for at least their first 2 yr of life.

GAM analyses indicate that the abundance of juvenile fish is associated with geographic location, environmental factors, and mean annual abundance (i.e., population density). Longitude, latitude, depth, temperature, and annual abundance explained 76.6% of the variability in juvenile catches (i.e., number of fish per standard tow) during the whole period (1990–2010). Spatial location (longitude and latitude) alone accounted for most of this variation. The relative contribution of environmental variables (i.e., depth and temperature) in explaining the variability in juvenile catches was lower than spatial location but more important than the variations in the mean annual abundance of the juveniles. During the period of high stock abundance (2004–2010), 82.9% of the variability in juvenile catches was explained by all the covariates studied, with spatial location (longitude and latitude) explaining the largest variability when considering individual effects of each single covariate (8.3% change in total deviance compared to 0.6–3.5% for other covariates). Cross-correlations between DO, spatial location, temperature and depth result in a high association between catches and low DO concentrations. Combination of spatial location and DO explained 37.1% of the variability in the juvenile catches, and a combination of depth, temperature, and DO explained 21.9% of the variability in the catches.

When systematic measurements of dissolved oxygen were done (2004–2010), areas with the lowest DO concentrations (hypoxic areas) were located in the western part of the EGSL ecosystem (i.e., St. Lawrence estuary; 49°N and west of 64°W) at depths of 200–300 m. At both low and high abundances, the highest juvenile concentrations were observed in areas characterized by these low DO levels. DO concentrations in the bottom waters of the lower St. Lawrence estuary were stable, with a mean value of 65 μM from the mid-1980s to 2003 (Gilbert *et al.*, 2005). Measurements made in the same area between 2004 and 2010 in the present study indicate identical and stable concentrations

(mean 64.5 μM). Based on this information, we can conclude that the highest concentrations of juvenile fish during the period of low stock abundance were in the hypoxic areas. Thus, during periods of both low and high abundance, juvenile fish preferentially selected habitats characterized by the lowest dissolved oxygen levels. DO levels in these areas (20% saturation) are not severe enough to result in an active displacement of juvenile fish out of the St. Lawrence estuary.

Under the theory of density-dependent habitat selection (Fretwell and Lucas, 1970; MacCall, 1990), spatial variations in local density reflect gradients in resource availability, with local density being highest where resources are abundant (optimal habitat) and lowest where resources are scarce (marginal habitat). At low abundance levels, individuals should occupy the optimal habitats; as abundance increases, density will increase in these preferred habitats and individuals will also begin to occupy marginal habitats. During the period covered by the present study, juvenile Greenland halibut appeared to follow this expected pattern of expansion in habitat. Density-dependent habitat selection provides a possible explanation for the change in juvenile distributional area between periods of low and high abundance in the EGSL. However, correlations between abundance and occupied area do not necessarily demonstrate a causal relationship or confirm the presence of density-dependent habitat selection (Shepherd and Litvak, 2004). Further work showing changes in fish condition and growth in optimal habitats, for instance, would be necessary to clearly demonstrate the presence of density-dependent habitat selection.

Contrary to predictions in changes in local density in optimal vs marginal habitats (Marshall and Frank, 1995), the rate of increase in local density in the marginal habitats was not higher than in the optimal habitats. Based on this result and the fact that variations in the mean annual abundance of the juveniles (i.e., density) explains a limited proportion of the variability in the spatial distribution of the juveniles, the spatial dynamics are probably better defined by a proportional density model (Hilborn and Walters, 1992). In this model, the area occupied by the fish does not vary and an increase in population abundance is associated with an increase in fish density at all points, fish density remaining

a constant proportion of population abundance. These results for juvenile Greenland halibut are similar to those reported by Swain and Morin (1996) for American plaice in the southern Gulf of St. Lawrence and for Atlantic cod in the northern Gulf of St. Lawrence (NAFO Division 4R) (Tamdrari *et al.*, 2010). No tendency was observed for percent changes in plaice or cod density to be greater in marginal habitats than in optimal habitat as population size changed.

No apparent density-dependent effect on area of occupancy was observed for the 32–43-cm size class. For the largest size class (≥ 44 cm), a significant density-dependent effect was observed for the areas containing 95 and 75% of the fish. However, the maximum area of occupancy was rapidly reached. At low population abundances, the areas containing 95 and 75% of the fish were approximately 43 000 and 24 000 km², respectively. For higher population abundances, the mean areas of occupancy were more or less stable at 53 000 and 27 000 km², respectively, even with a two- to threefold increase in population size. The area containing 50% of the fish did not change within the observed range in population abundance. These observations imply that the most suitable habitats occupied by larger Greenland halibut (i.e., >32 cm) are not saturated and that local density may increase without leading to intraspecific competition. The absence of relationships between the rate of change in local fish density and the indices of habitat quality suggests that the spatial dynamics of larger Greenland halibut are similar to that observed for the juveniles. Local density increased with population abundance but fish density remained a constant proportion of population abundance.

The spatial distribution and local density of juvenile fish differ from that of larger Greenland halibut. Juveniles are highly concentrated in the St. Lawrence estuary (identified as the major nursery area), while adults are more widely distributed in the Gulf. Similar differences in spatial distribution have been observed in other Greenland halibut populations, with clear separations between juvenile and adult spatial distributions being noted in the Barents Sea and in west Greenland waters (Jørgensen, 1997a; Albert, 2003).

The highest concentrations of juvenile Greenland halibut observed in the hypoxic areas of the St. Lawrence ecosystem indicate that the current levels of dissolved oxygen (20% saturation) are not at threshold levels that will influence the spatial distribution of this species. Moreover, the high index of recruitment observed in several years since 1990 (i.e., 1997, 1999, 2002, and 2004) also suggests that these hypoxic waters are not causing recruitment failures for Greenland halibut (DFO, 2011). The high catches of fish in waters with low DO concentrations may indicate an enhanced catchability of Greenland halibut due to impaired gear trawl avoidance. However, studies on Atlantic cod and Greenland halibut demonstrated that both species could hardly keep up with the towing speed of the trawls (100–180 cm s⁻¹; 2.2–3.9 body length per second) for a prolonged period of time, even in normoxia (Albert *et al.*, 2003; Dutil *et al.*, 2007). Trawl avoidance in Greenland halibut was related to detection time, take-off, and direction of swimming (Albert *et al.*, 2003). Given the limited capacity for sustained swimming (i.e., cruising speed related to aerobic metabolic processes), burst swimming, an anaerobic metabolic process independent of ambient DO, may be more important for escapement. It was also observed that escapement beneath the ground-gear which is independent of ambient DO, was higher in smaller fish. Acclimation to hypoxia may also increase subsequent hypoxia tolerance and swimming performance (Fu *et al.*, 2011). In goldfish (*Carrassius auratus*) an increase of 18% in Ucrit (sustained swimming for 48 h at 70% of critical swimming speed) was observed following acclimation to hypoxia (Fu *et al.*, 2011). Although increase catchability at low DO cannot be completely rejected, we conclude that the low DO concentrations and the range in DO concentrations where Greenland halibut are mostly found (20–60% saturation levels) do not result in different catchability between areas in the EGSL.

Habitat selection by juvenile fish may result from the high tolerance of the fish to low DO levels and interactions between the effects of density-dependent resources (i.e., spatial variation in food availability) and density-independent factors (i.e., depth, temperature). It has been shown that under laboratory conditions, juvenile Greenland halibut could tolerate DO levels as low as $14.89 \pm 0.92\%$ saturation (Dupont-Prinet *et al.*, 2013). Small

Greenland halibut are also known to feed mainly on shrimp *Pandalus borealis*, capelin *Mallotus villosus*, and large zooplankton species such as euphausiids, mysids and hyperiid amphipods in the EGSL (Fréchet, 1987; Savenkoff *et al.*, 2009). These species are all abundant in the St. Lawrence estuary (Plourde *et al.*, 2001, 2002, 2003, 2010).

Many studies have demonstrated that this area, characterized by up-welling, is very productive and favours biomass accumulation (Lavoie *et al.*, 2007; Lesage *et al.*, 2007; Ouellet, 2007; Plourde and McQuinn, 2010). However, hypoxic conditions may limit the growth of juvenile fish even if food resources are abundant. For example, the lower tolerance limit in oxygen concentration for Atlantic cod is 88 μM (i.e. 28% saturation) (Plante *et al.*, 1998) but oxygen saturation levels up to 70% can limit growth capacity by affecting the metabolic scope, which reduces food intake of fish (Chabot and Dutil, 1999). Further work on the growth of juvenile Greenland halibut is necessary to examine this possibility.

Hypoxic areas in the EGSL could represent a refuge from predators for juvenile Greenland halibut. Based on diet composition, very low predation has been observed on juveniles (Savenkoff *et al.*, 2009). Cannibalism has been observed in other stocks (Rodriguez-Marin *et al.*, 1995; Jørgensen, 1997b; Woll and Gundersen, 2004; Dwyer *et al.*, 2010). However, cannibalistic behaviour should be of minor importance for Greenland halibut in the EGSL based on spatial distribution and range in fish sizes. As mentioned, the different spatial distributions of juveniles and adults at higher abundance levels should limit interactions between fish of different sizes. Moreover, Greenland halibut caught in the EGSL rarely exceed 56 cm in length (DFO, 2006) and cannibalism usually occurs in fish larger than 69 cm (Dwyer *et al.*, 2010). Based on the high tolerance level of sprat (*Sprattus sprattus*) to low oxygen saturation level (i.e., 7% O₂) it has been hypothesized that overwintering sprat could exploit hypoxic waters as a predator refuge (Kaartvedt *et al.*, 2009).

The spatial distribution of juvenile Greenland halibut would indicate that the current DO levels in the St. Lawrence estuary have no direct effect on fish distribution and that

possible negative effects associated with these hypoxic areas (i.e., survival and growth) may be counterbalanced by possible advantages associated with higher food availability and/or refuge from predators.

1.7 CONCLUSION

Our results suggest that the spatial dynamics of Greenland halibut in the EGSL follow a proportional density model where the rate of increase in local density is associated with population abundance. Spatial location, depth and temperature explain a large proportion of the variability in the catches. Juvenile distribution clearly indicates the St. Lawrence estuary is the major nursery area for the EGSL population. Habitats selected by Greenland halibut are characterized by low DO levels and the strong association between higher fish densities and the low DO concentrations indicates a high tolerance of Greenland halibut to hypoxia. It also suggests that negative effects, if present, could be compensated by other factors such as food availability and / or refuge from predation. Further work on the influence of hypoxia on fish condition and growth performance of Greenland halibut is necessary to explore these possibilities.

CHAPITRE 2

LES VARIATIONS DE LA TAILLE ET DE LA CROISSANCE DES JUVÉNILES DE FLÉTAN DU GROENLAND EN RELATION AVEC LES DIFFÉRENTS NIVEAUX D'OXYGÈNE DISSOUS DANS L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU ST-LAURENT

VARIATIONS IN LENGTH AND GROWTH OF GREENLAND HALIBUT JUVENILES IN RELATION TO DIFFERENT LEVELS OF DISSOLVED OXYGEN IN THE ESTUARY AND GULF OF ST. LAWRENCE

2.1 RÉSUMÉ

Les flétans du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*), en particulier les juvéniles, sont très abondants dans l'estuaire du Saint-Laurent, où les conditions d'oxygène sont très faibles (18 % – 25 % saturation). Les données actuelles laissent croire que durant les deux premières années de leur vie, ils seraient relativement sédentaires. L'objectif de cette étude était de déterminer l'importance relative de l'oxygène dissous sur la croissance des juvéniles dans les différentes zones occupées par les juvéniles dans l'estuaire et le golfe du Saint Laurent. Plus précisément, nous avons examiné les tailles moyennes chez des individus de 1 et 2 ans en relation avec l'oxygène, la profondeur, la température et la densité des juvéniles. Globalement, l'oxygène a un effet sur la croissance des flétans juvéniles. Le taux d'accroissement varie inversement avec l'oxygène dissous, et il diminue de façon significative à partir d'un certain seuil situé sous les 80 $\mu\text{mol/L}$ (\sim 25 % saturation). Cependant, la température ne semble pas affecter la croissance des juvéniles dans les gammes retrouvées dans cet écosystème

(4,95 °C - 5,14°C). Les tailles moyennes aux âges 1 (17 cm) et 2 (27 cm) ainsi que le taux d'accroissement entre l'âge 1 et l'âge 2 dans les différentes zones de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent étaient largement supérieurs à ceux observés dans d'autres populations de flétan du Groenland. Le taux d'accroissement entre l'âge 1 et 2 variait entre 8 à 12 cm pour des températures comprises entre 3,7 °C et 5,5 °C. Étant donné la forte abondance des juvéniles dans les eaux à faible concentration en oxygène et la croissance saisonnière continue des juvéniles au cours de l'année, force est de conclure que les effets négatifs de l'oxygène devraient être limités ou compensés en grande partie par d'autres caractéristiques physiques ou biologiques présentes dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent comme l'abondance et la disponibilité de la nourriture ou la faible abondance de prédateurs.

Ce deuxième article, intitulé «Variations in length and growth of Greenland halibut juveniles in relation to different levels of dissolved oxygen in the estuary and Gulf of St. Lawrence », fut corédigé par moi-même ainsi que par les professeurs Yvan Lambert et Céline Audet. Il sera soumis durant l'hiver 2014. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la recherche sur l'effet de l'oxygène dissous sur la croissance des juvéniles du flétan du Groenland, les analyses de données, le traitement des résultats et la rédaction de l'article. Le professeur Yvan Lambert, second auteur, a aidé à la recherche sur l'utilisation des méthodes d'analyses, à l'approche statistique, ainsi qu'à la révision de l'article. Céline Audet, troisième auteur, a contribué à l'idée originale, a aidé à l'approche statistique, ainsi qu'à la révision de l'article. Une version abrégée de cet article a été présentée au congrès annuel de l'Association francophone pour le savoir [ACFAS], à Québec, en 2013.

Mots clés : flétan du Groenland, croissance, estuaire et golfe du Saint-Laurent, hypoxie, température, densité des poissons.

2.2 ABSTRACT

Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*), especially juveniles, are abundant in the St. Lawrence Estuary, where oxygen levels are very low (18–25% saturation). Current data suggest that juveniles may be sedentary in this region. We investigated the relative importance of oxygen on juvenile growth in different areas occupied by juveniles in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL). More specifically, we examined the mean size-at-age for 1- and 2-year-old juveniles as well as the growth rate in different areas in relation to oxygen, depth, temperature, and juvenile density. Overall, oxygen concentration was found to affect juvenile Greenland halibut growth: growth rate varied inversely with dissolved oxygen levels and significantly decreased when oxygen conditions were below 80 $\mu\text{mol} / \text{L}$ ($\sim 25\%$ saturation). Temperature did not affect juvenile growth rates within the range found in these areas (4.95–5.14°C). Mean lengths in 1- and 2-year-old juveniles (17 and 27 cm, respectively) as well as length increment estimates from 1 to 2 years old in the EGSL were much higher than those observed in other populations of Greenland halibut. Length increment from ages 1 and 2 ranged between 8 and 12 cm for temperatures varying from 3.7 to 5.5°C. We found the highest abundance of juveniles in bottom waters characterized by low oxygen concentrations and also found that there was continuous seasonal juvenile growth over the year; these observations suggest that the negative impacts of dissolved oxygen should be limited and/or largely compensated by other physical or biological characteristics of the EGSL, such as food abundance, food availability, and/or predator density.

Keywords: Greenland halibut, growth, Estuary and Gulf of St. Lawrence, hypoxia, temperature, fish density.

2.3 INTRODUCTION

Climate change is expected to have impacts on the biology and ecology of marine organisms and ecosystems (Brierley and Kingsford, 2009). Changes in the physical (temperature, ocean current patterns) and biogeochemical (oxygen content, primary productivity, plankton community structure) conditions of different marine ecosystems are expected to lead to strong shifts in species distribution, phenology, and marine fisheries productivity (Edwards and Richardson, 2004; Richardson and Schoeman, 2004; Perry *et al.*, 2005; Hiddink and Hofstede, 2008; Rosa and Seibel, 2008; Cheung *et al.*, 2010, Pörtner, 2010). In particular, important changes are expected in the distribution and abundance of marine fishes (Cheung *et al.*, 2013) along with modifications in their growth, survival, and reproduction (Beaugrand *et al.*, 2002; 2003). Development and growth—and thus organism size are affected by temperature, oxygen level, and other factors such as resource availability (Irie and Fisher, 2009; Pauly and Kinne, 2010). Recently, Daufresne *et al.* (2009) and Sheridan and Bickford (2011) showed that rising temperatures associated with a reduction in oxygen availability result in reductions in body size of marine fishes. A recent model examining the integrated changes in ecophysiology and distribution of 600 species of exploited marine demersal fishes around the world demonstrated that the assemblage-averaged maximum body weight could experience a global reduction of 14 to 24% from 2000 to 2050 based on a high-emission scenario of anthropogenic greenhouse gases (Cheug *et al.*, 2013). About half of this reduction in size is due to changes in distribution and abundance while the remainder is linked to physiological modifications.

A hypoxia trend in bottom waters (> 150 m) of the lower St. Lawrence estuary was observed between 1930 and the mid-1980s, with dissolved oxygen (DO) levels decreasing by half in the deep-water layers. This was mainly due to (1) an increase in the proportion of warm, oxygen-poor North Atlantic central water coming into the system, (2) an increase in organic matter flow into the surface layer, and (3) an 11% to 27% increase in the rate of bacterial respiration (Gilbert *et al.*, 2007; Genovesi *et al.*, 2011). This DO decrease

was accompanied by a warming of bottom waters by about 2°C (Gilbert *et al.*, 2005; Genovesi *et al.*, 2011). Since the mid-1980s, oxygen levels in the bottom waters have remained stable (Gilbert *et al.*, 2005).

Ait Youcef *et al.* (2013) examined the potential effects of hypoxia on the spatial distribution and abundance of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides*, which has been one of the most important commercial demersal flatfish species in this region over the last 20 years. The distribution of juvenile and adult Greenland halibut is highly concentrated in the estuary portion of the Gulf of St. Lawrence (habitats characterized by low oxygen levels, ~ 21% saturation) at both high and low levels of stock abundance. These authors highlighted a strong association between high fish densities and low oxygen concentrations, indicating a high tolerance of Greenland halibut to hypoxia. Although low levels of oxygen did not directly affect fish distribution, they could have marked effects on growth when adequate food is available. Indeed, Dupont-Prinet *et al.* (2013) showed that severe hypoxia (19% saturation; levels presently encountered in the St. Lawrence estuary) reduced the aerobic scope by 72% compared to normoxia and increased the duration of digestive processes in Greenland halibut juveniles. However, whether this reduction of aerobic scope would impact the growth of wild fish has not been assessed.

A reduction in growth rate would be of major concern because 16% of the Greenland halibut biomass, including a high concentration of juveniles (1 and 2 years old), is found in the St. Lawrence estuary (MPO, 2010), which is characterized by low DO levels. Indeed, the estuary has been identified as the main nursery area in this system (Ait Youcef *et al.*, 2013). Moreover, juvenile Greenland halibut that settle in the St. Lawrence estuary are sedentary for at least their first two years of life (Ait Youcef *et al.*, 2013). The aim of this study is to determine the relative importance of dissolved oxygen on the growth of juvenile Greenland halibut. To do this, we examined the environmental characteristics of different areas occupied by juveniles. More specifically, growth rate and the mean size-at-age 1 and 2 in juveniles in the different areas were examined in relation to DO, depth, temperature, and juvenile density. The mean

size-at-age of juveniles in early spring and fall in the St. Lawrence estuary was used to determine the seasonal growth pattern. Finally, the relative importance of low DO levels was examined by comparing juvenile sizes-at-age observed in other populations.

2.4 MATERIAL AND METHODS

2.4.1 DATA COLLECTION

Biological data for Greenland halibut were obtained from the multidisciplinary research bottom-trawl survey conducted in the estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL; NAFO Division 4RST) each summer since 1990 by the Department of Fisheries and Oceans, Canada (DFO). Surveys used a stratified random sampling strategy with predetermined strata based on geographic region and depth (Gagnon, 1991). A detailed description of the survey design is provided in Ait Youcef *et al.* (2013). Additional data were also obtained from smaller scale bottom-trawl surveys conducted in the spring (April–May) and fall (October) from 2006 to 2010 in the St. Lawrence estuary. These surveys also used a stratified random sampling design, with tows made in depths ranging from 150 m to 350 m.

For each survey, total catch weight and individual fish length (fork length, cm) and weight (g) of Greenland halibut were recorded for each set; sex and maturity stage were also noted. For sets with large catches, a random sample of a maximum of 175 individuals was analyzed. In the summer surveys, CTD casts were done at each trawl station to obtain temperature and salinity profiles. Starting in 2004, CTD profilers were equipped with Sea-Bird SBE43 oxygen sensors to measure dissolved oxygen levels at each trawl station. Beginning in 2006, an Aanderaa 3930 oxygen optode / temperature sensor was also attached to the trawl. Some CTD profiles were also done during the spring and fall surveys. A data logger (Vemco minilog-TD) was installed on the trawl to record trawl depth and bottom temperature for each set.

2.4.2 DEPTH, TEMPERATURE, DISSOLVED OXYGEN, AND FISH DENSITY

Average yearly depths, temperatures, and dissolved oxygen concentrations in the areas occupied by Greenland halibut juveniles were calculated from data collected during the DFO summer multidisciplinary surveys. The abundance of juveniles in each tow was used as the weighting factor in calculations. Average depth, temperature, and dissolved oxygen concentrations were estimated for each stratum, area, and year. Depth, temperature, and juvenile density in the areas occupied by the juveniles were analyzed for the 1990 to 2012 period while dissolved oxygen concentrations were analyzed for the 2004 to 2012 period.

Fish density per area, determined as the mean number of Greenland halibut juveniles per standard tow in each area \bar{Y}_t , was calculated as:

$$\bar{Y}_t = \sum_{h=1}^K \frac{A_h}{A_T} \bar{y}_h \quad \text{Equation 10}$$

where A_h is the surface of stratum h , A_t the total surface of the area, K the number of strata in the area, and \bar{y}_h the mean number of juveniles per standard tow in stratum h . Fish with lengths smaller than or equal to 30 cm were considered as juveniles, and most of these fish are considered to be of age 1 and 2 (DFO, 2011).

2.4.3 LENGTH-FREQUENCY DISTRIBUTION

Mean lengths-at-age and growth of Greenland halibut juveniles were estimated from length-frequency distributions of the different surveys. For each survey, length-frequency distributions were analyzed for three distinct areas to take into account spatial variations in environmental conditions and fish densities in the EGSL (Ait Youcef *et al.*, 2013). The three areas identified were (1) the St. Lawrence estuary (SLE), (2) the area northeast of Anticosti Island (NEA), and (3) the Laurentian Channel (LC) (Figure 16). In the delineation of these areas, the homogeneity of the physical conditions for the different strata included in each area was tested.

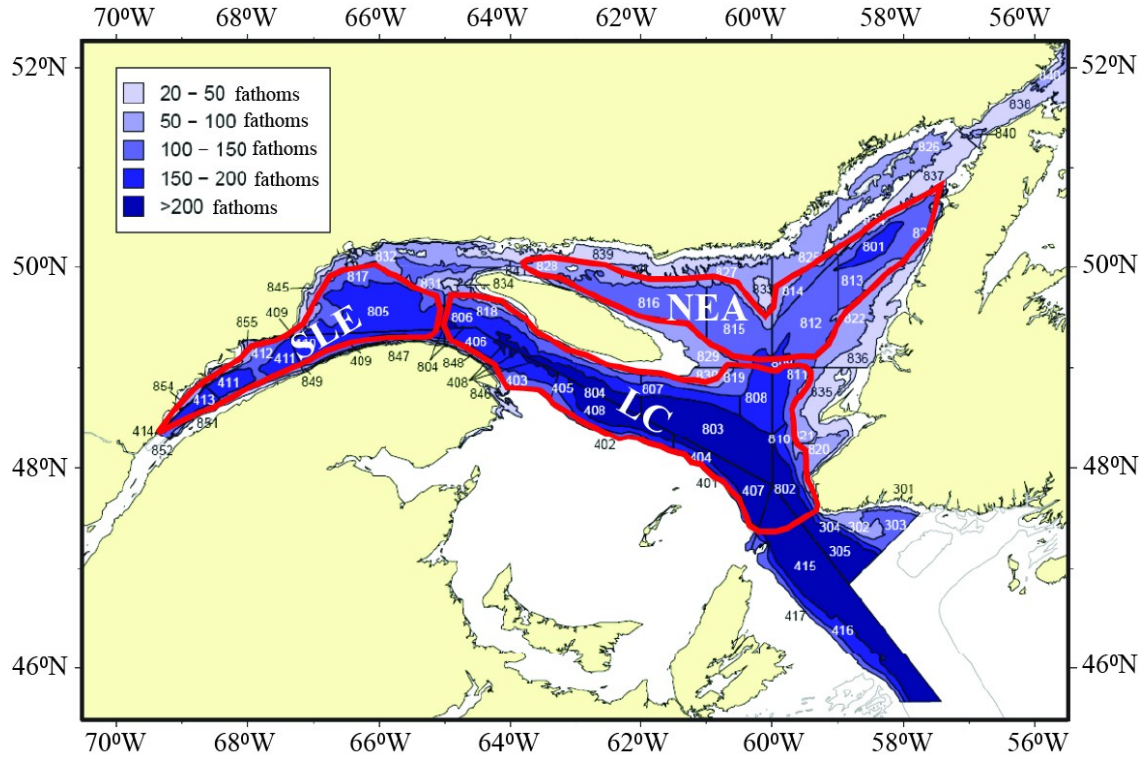


Figure 16 : Bathymetry of the estuary and Gulf of St. Lawrence with delineations showing the different areas discussed in this study: St. Lawrence estuary (SLE), Laurentian Channel (LC), and the area northeast of Anticosti Island (NEA).

In the absence of age determination, an analysis of the length-frequency distribution was used to determine the mean lengths of Greenland halibut juveniles. This analysis was restricted to the juvenile stage, since juveniles are considered to be sedentary for at least their first two years of life in the EGSL (Ait Youcef et al., 2013). Length-frequency distributions were analyzed separately for each area and year between 1990 and 2012. Only fish measuring less than 40 cm were considered for the analysis. Mean lengths-at-age and juvenile growth obtained were related to environmental factors (depth, temperature, and oxygen) and fish density.

Fish length-frequency distributions typically show distinct modes representing different age groups (Macdonald, 1987). Mixed probability density functions (mixture models) were fit to each distribution to determine the mean length for each mode (i.e., age group) (Ricker, 1975). The mixed probability density function is a weighted sum of k probability density functions:

$$g(x|\pi, \mu, \sigma) = \pi_1 f(x|\mu_1, \sigma_1) + \dots + \pi_k f(x|\mu_k, \sigma_k) \quad \text{Equation 11}$$

where π represents the mixing proportion of the total population, μ the mean, and σ the standard deviation of the different components present in the distributions (Everitt and Hand, 1981). All mixture models were fit using normal distributions. Mixture models were fit to observed frequency distributions using maximum likelihood estimation. A goodness-of-fit test based on the chi-square approximation to the likelihood ratio statistic (Rao, 1965) was used for each model to determine how adequately the mixture distributions $g(x)$ fit the observed length-frequency histograms (Du, 2002). For goodness-of-fit tests, we used $\alpha = 0.05$. All analyses were performed with the Mixdist package (Macdonald, 2011) in R version 2.12.0 software (R, 2010).

2.4.4 JUVENILE GROWTH

Very few young-of-the-year (0+) are caught in the summer (August) survey. Larvae that hatch in the winter are caught as pelagic postlarvae, with a size between 3.0 and 7.9 cm (modal length 6.3 cm) in August (Ouellet *et al.*, 2011). Thus, the first mode of the length-frequency distributions in August represents juvenile fish of age 1. In the absence of precise information on the size of postlarvae in August, the mean size at age 1 estimated from the length-frequency distributions was considered to represent the growth of age 1 juveniles between their hatch in winter and August of the following year (i.e., 18–20 months later). The size increment between modal lengths from the length-frequency distributions of successive years, corresponding to fish originating from the same cohorts, was used as the measure of juvenile growth.

The seasonal growth of juveniles was estimated from an analysis of the length-frequency distributions of Greenland halibut in the spring and fall surveys conducted in the St. Lawrence estuary from 2006 to 2010. Size increments for different cohorts were tracked from modal lengths in successive length-frequency distributions between April and October (summer) and between October and April (winter). Seasonal variation in growth was determined by comparing the length increment per day of the cohorts during summer and winter. Length increment per day (LD) for each season was estimated for age 1 and 2 fish of each cohort as:

$$LD = (L_T - L_t) / \Delta t \quad \text{Equation 12}$$

where L_T and L_t are fish lengths at the end and start of the period, respectively, and Δt the number of days between measurements.

2.4.5 STATISTICAL ANALYSES

Differences in depth, bottom temperature, dissolved oxygen concentration, juvenile fish density, and mean size at age between the estuary, northeast Anticosti, and Laurentian Channel areas were assessed using analysis of variance. Normality and homogeneity of variances were verified using the Komolgorov-Smirnov distribution test and the Brown-Forsythe test, respectively (Quinn and Keough, 2002). Fish density data were transformed (square root) to obtain normality and homogeneity of variances. Two-way ANOVAs were used to detect significant effects of area and year on depth, bottom temperature, dissolved oxygen concentration and juvenile fish density. One-way ANOVAs were used to detect significant effects of area and year on mean size at ages 1 and 2, and length increment between ages 1 and 2.

The relative importance of depth, bottom temperature, dissolved oxygen concentration, and fish density on juvenile growth was determined with generalized additive models (GAM) (Hastie and Tibshirani, 1990). Yearly values of temperature, dissolved oxygen concentration, fish density, and juvenile growth in each area were used as input data in the analysis. A log-link function and Gaussian error distribution were used for GAM. A cubic B-spline smoother was used to explain the variability in juvenile growth associated with the different variables. Analyses were done using the mgvc package in R version 2.12.0 software (R, 2010).

Variability in the seasonal growth of juveniles was tested by comparing length increments of the different cohorts of fish tracked in the spring and fall surveys. Length increments per day for ages 1 and 2 of the different cohorts during summer (April–October) and winter (October–April) were compared using one-way ANOVAs. Normality and homogeneity of variances were verified using the Komolgorov-Smirnov distribution test and the Brown-Forsythe test, respectively (Quinn and Keough, 2002).

2.5 RESULTS

2.5.1 DEPTH, TEMPERATURE, DISSOLVED OXYGEN, AND JUVENILE DENSITY

Average depth, bottom temperature, dissolved oxygen concentration, and juvenile Greenland halibut density varied among the three areas and between years (Figure 17). Greenland halibut juveniles were found at different depths in the three areas ($F_{2, 627} = 52.68$, $P < 0.0001$), but the average depths occupied by fish did not change over the years ($F_{22, 627} = 0.71$, $P = 0.83$) and no interaction between areas and years was observed ($F_{44, 627} = 0.4$, $P = 0.99$). The average depth occupied by juveniles was significantly lower in NEA than in SLE and LC (Table 8).

The average bottom temperatures selected by Greenland halibut juveniles generally varied between 4.0 and 5.5°C in the 1990–2012 period. Significant differences were observed between areas ($F_{2, 581} = 37.8$, $P < 0.0001$) and years ($F_{22, 581} = 7.50$, $P < 0.0001$), but no significant interaction was observed between the two factors ($F_{44, 581} = 1.17$, $P < 0.0001$) for the whole period studied. Lower temperatures were observed at the beginning of the time series in all areas, and temperatures were lower in SLE and NEA than LC (Table 8).

Significant variations in dissolved oxygen concentrations were observed among the three areas ($F_{2, 238} = 132.2$, $P < 0.0001$). The lowest dissolved oxygen concentrations were in SLE and the highest in LC (Table 8). No differences were observed among years ($F_{8, 238} = 0.78$, $P = 0.617$), and no interaction was observed between areas and years ($F_{16, 238} = 0.541$, $P = 0.923$). The highest densities of juvenile Greenland halibut were found in SLE (Figure 17). The average number of juvenile fish per standard tow in SLE (166.41 ± 10.2) was considerably higher than in NEA (39.13 ± 4.07) or LC (18.89 ± 1.8). Significant interaction between areas and years ($F_{44, 677} = 3.589$, $P < 0.0001$) was observed indicating different patterns of variations between years in the three areas.

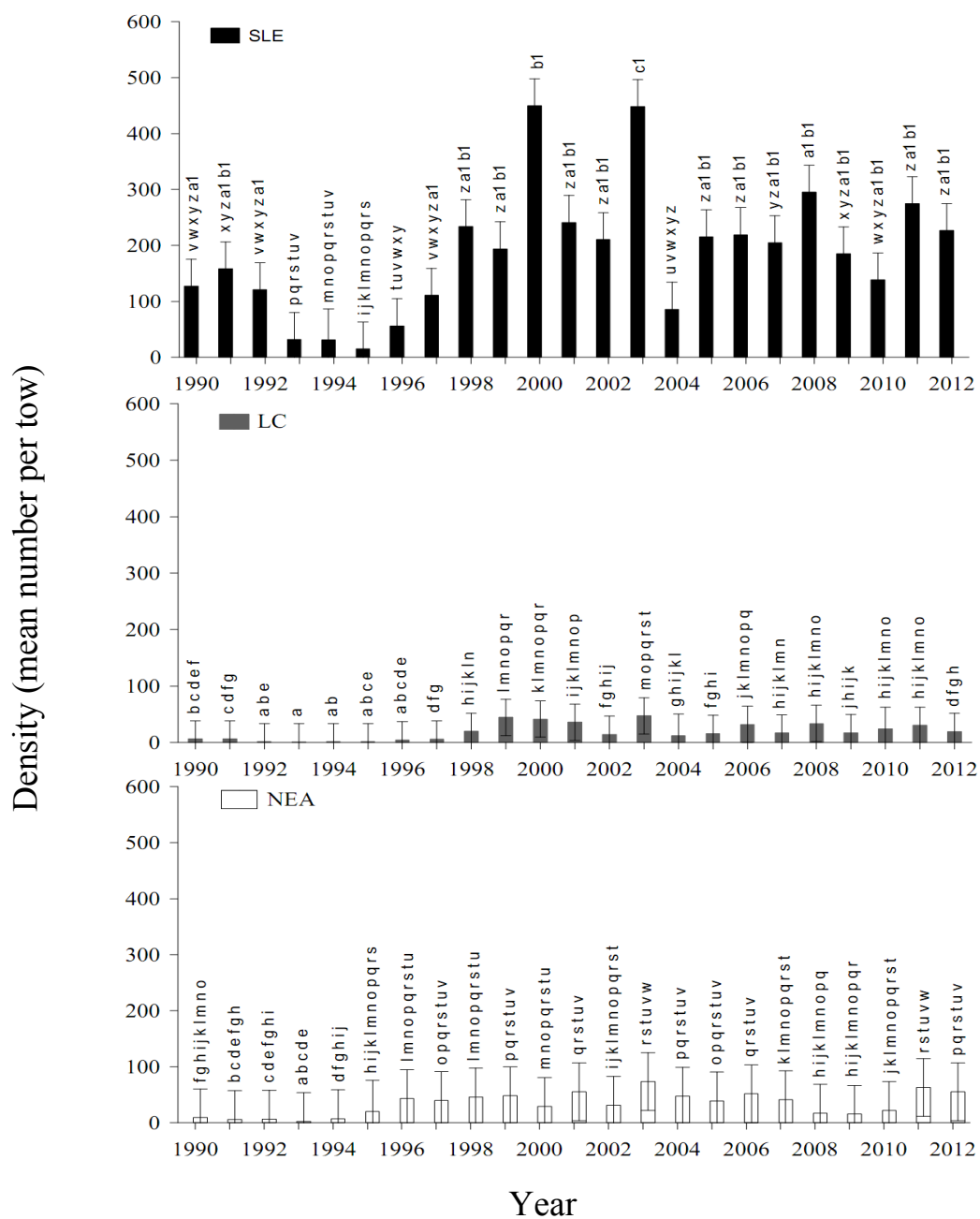


Figure 17 : Mean annual fish density of juvenile Greenland halibut in the St. Lawrence Estuary (SLE), Laurentian Channel (LC), and northeast of Anticosti Island (NEA) areas for the 1990–2012 period. Different letters indicate statistically significant differences among areas and zones ($P < 0.05$).

Tableau 8 : Mean annual depth (m), bottom temperature (°C) and oxygen concentration ($\mu\text{mol L}^{-1}$) conditions experienced by Greenland halibut juveniles in the St. Lawrence Estuary (SLE), Laurentian Channel (LC), and northeast of Anticosti Island (NEA) areas. Average values, standard errors (SE), minimum and maximum values, and number of observations (n) are presented. Different letters indicate statistically significant differences ($P < 0.05$) among areas.

		SLE	LC	NEA
Depth	Average	297.1 ^b	305.9 ^b	248.5 ^a
	SE	2.7	3.3	2.2
	Min–max	267.4–309.1	253.6–335.3	233.3–267.3
	n	182	355	159
Temperature	Average	4.95 ^a	5.14 ^b	4.98 ^a
	SE	0.028	0.024	0.060
	Min–max	3.65–5.21	3.97–5.47	3.94–5.51
	n	177	322	151
Oxygen	Average	73.3 ^a	112.0 ^c	99.0 ^b
	SE	1.3	1.9	2.2
	Min–max	66.7–77.4	99.0–127.2	89.6–124.1
	n	70	135	60

2.5.2 LENGTH-FREQUENCY DISTRIBUTIONS

Length-frequency distributions were generally characterized by the presence of four distinct modes (Figure 18). Mean lengths at age 1 to 4 were attributed to the four successive modal lengths in the frequency distributions for the different surveys, areas, and years. Depending on the time of the survey, modal lengths varied between 12 and 19 cm for age 1, between 22 and 29 cm for age 2, between 30 and 35 cm for age 3, and between 37 and 39 cm for age 4. The distinct gap in the length-frequency distributions of age 1 and 2 fish made the estimations of the mean lengths-at-age for these two age classes very precise. Reliable estimates of modal lengths at age 3 were also obtained for the April and October surveys conducted in SLE. However, modal lengths at age 3 were less reliable, especially in the August surveys, in NEA and LC due to the low numbers of fish with lengths greater than 30 cm. Modal lengths for age 4 were not considered in the analysis. Thus, 1- and 2-year-old fish were considered for the analysis of juvenile growth in relation to bottom temperature, dissolved oxygen levels, and juvenile fish density. Nevertheless, we tracked the different cohorts from ages 1 to 3 in the April and October surveys to estimate the seasonal growth of juveniles.

2.5.3 MEAN LENGTH AND GROWTH OF 1- AND 2-YEAR-OLD JUVENILES

Mean lengths at age 1 and 2 varied significantly among the years ($F_{22, 44} = 7.87$, $P < 0.001$ and $F_{22, 36} = 2.46$, $P = 0.008$ for ages 1 and 2, respectively) in the summer surveys (Figure 19). Mean length at age 1 was the same among areas ($F_{2,64} = 0.55$, $P = 0.22$) while significant differences ($F_{2,56} = 3.25$, $P < 0.046$) in mean length at age 2 were present among the different areas. However, a posteriori pairwise comparisons failed to detect such differences (Table 9).

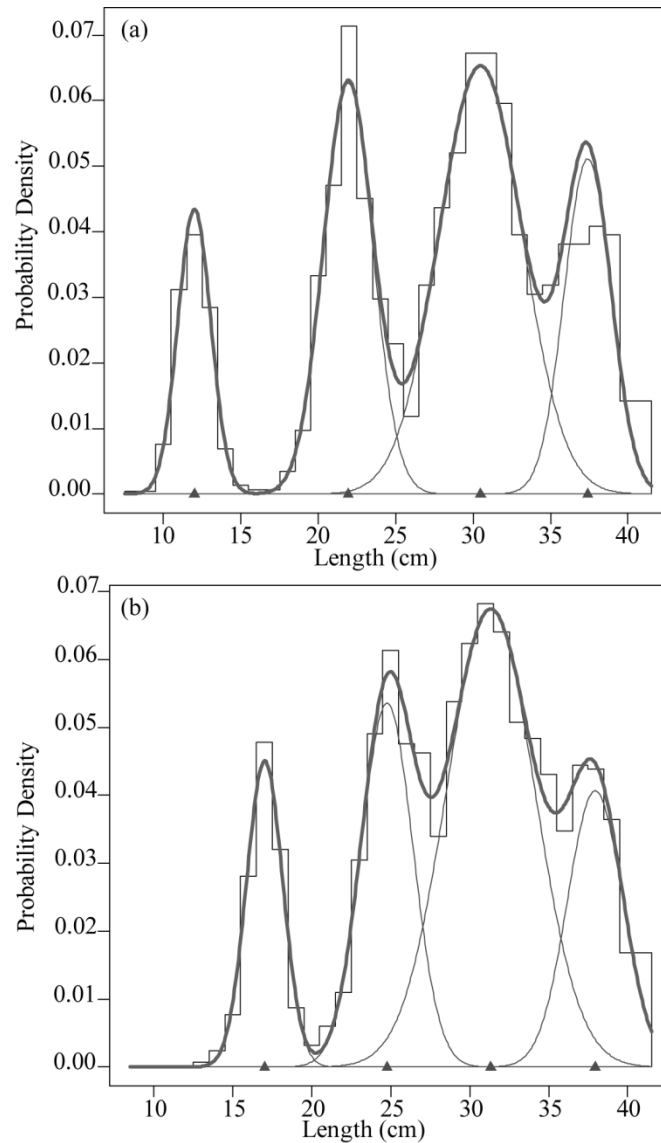


Figure 18: Examples of length-frequency analysis generated by fitting mixtures of distributions. Four components corresponding to age groups are fitted to the length-frequency distributions of Greenland halibut in the St. Lawrence estuary in April (a) and August (b) 2010. Histograms represent observed length frequencies, gray lines the components corresponding to age groups, and black lines the sum of the different components. Triangles along the x-axis indicate mean lengths of the age groups.

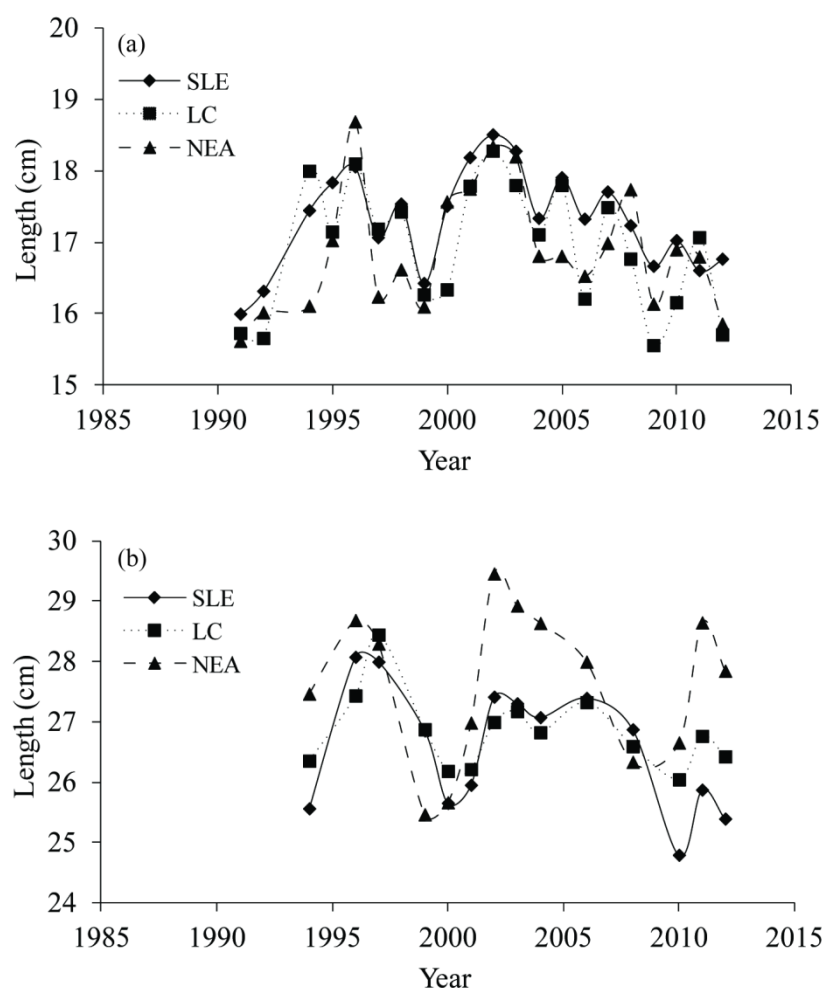


Figure 19: Mean lengths of age 1 (a) and age 2 (b) Greenland halibut juveniles in the St. Lawrence Estuary (SLE), Laurentian Channel (LC), and northeast of Anticosti Island (NEA) areas in August for the 1990–2012 period.

Tableau 9 : Average length (cm) at ages 1 and 2 and average length increment (cm) between ages 1 and 2 in successive years for juvenile Greenland halibut in the St. Lawrence estuary (SLE), Laurentian Channel (LC), and northeast of Anticosti Island (NEA) areas. Average values, standard deviations (SD), minimum and maximum values, and number of observations (n) are presented for each area. Different letters indicate statistically significant differences ($P < 0.05$) among areas.

		SLE	LC	NEA
Length at age 1	Average	17.2	16.9	16.8
	SD	0.7	0.9	0.9
	Min-max	15.8–18.5	15.6–18.3	15.6–18.7
	N	23	22	22
Length at age 2	Average	26.7	26.9	27.5
	SD	1.1	0.6	1.1
	Min-max	24.8–29.1	26.0–28.4	25.5–29.5
	N	23	16	20
Length increment between age 1 and 2	Average	9.4 ^a	9.8 ^a	10.6 ^b
	SD	0.8	0.6	0.9
	Min-max	8.1–11.7	8.9–10.6	8.9–11.8
	n	22	15	20

Length increments between ages 1 and 2 in successive surveys (i.e., the same cohort) differed among areas ($F_{2, 54} = 13.16$, $P < 0.0001$) but not among years ($F_{21, 35} = 1.09$, $P = 0.399$). The average length increment was higher in NEA than in SLE or LC (Table 9).

GAM did not show any significant effects of depth, temperature, dissolved oxygen, or fish density on the length of one-year-old juveniles. Depth ($p < 0.0002$) and juvenile fish density ($p < 0.029$) significantly affected the length increment of fish of the same cohort between ages 1 and 2 in August for successive years (Figure 20): 49.2 % of the variability in length increment between 1990 and 2012 was explained by these two covariates. GAM restricted to the 2004–2012 period, where dissolved oxygen concentration values were available, indicated significant effects of dissolved oxygen ($p < 0.00016$) and temperature ($p < 0.021$) on length increment between ages 1 and 2 (Figure 21). Temperature and dissolved oxygen explained 96.3% of the total variance.

2.5.4 SEASONAL GROWTH RATE

No variation in the seasonal growth of juvenile Greenland halibut in the St. Lawrence Estuary was observed for the 2006–2010 period. Changes in mean length through time for Greenland halibut cohorts hatched between 2004 and 2008 were continuous and linear (Figure 22). Mean length increments per day observed for 1- and 2-year-old juveniles of the different cohorts were not significantly different between summer (April–October) and winter (October–April) (Table 10).

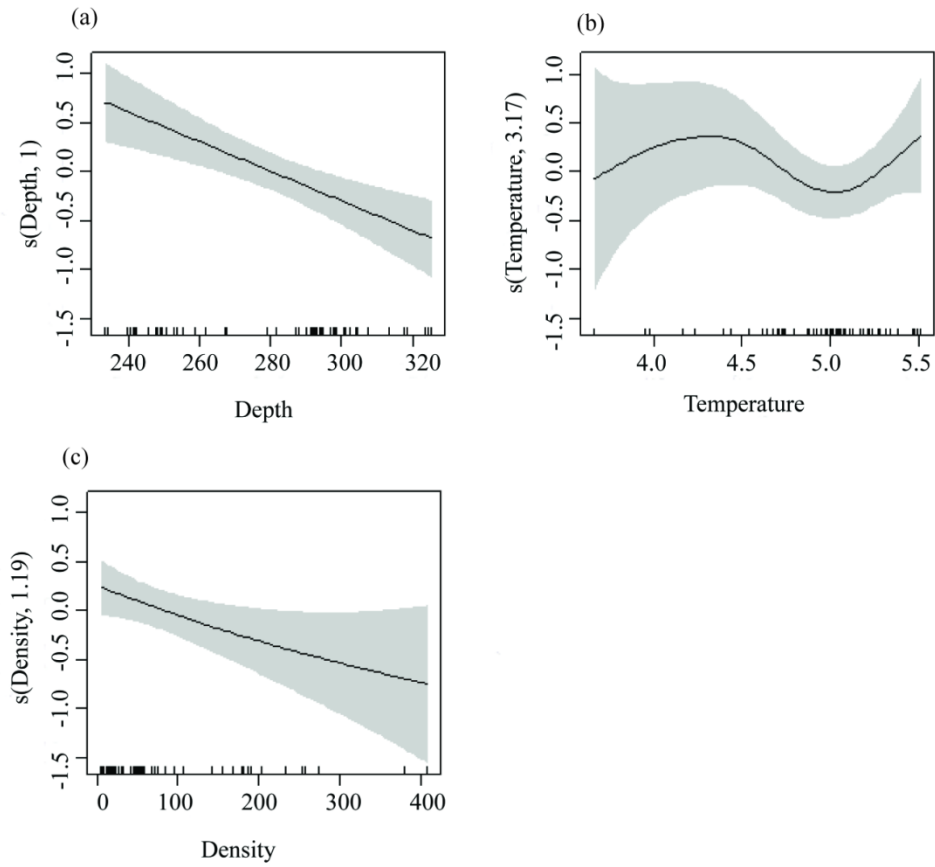


Figure 20 : Results of GAM regressions for the effects of depth (a), temperature (b), and juvenile fish density (c) on length increments between ages 1 and 2 for the 1990–2012 period. The gray areas indicate 95% confidence intervals.

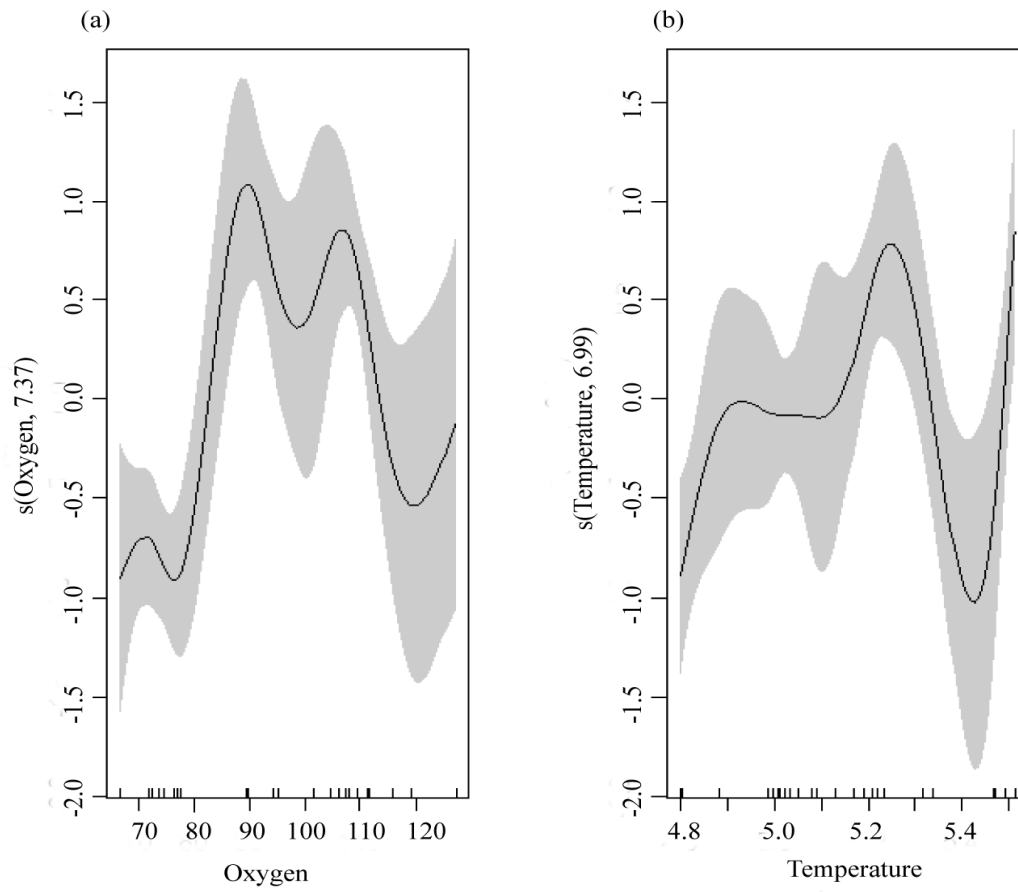


Figure 21: Results of GAM regressions for the effects of dissolved oxygen (a) and temperature (b) on length increments between ages 1 and 2 for the 2004–2012 period. The gray areas indicate 95% confidence intervals.

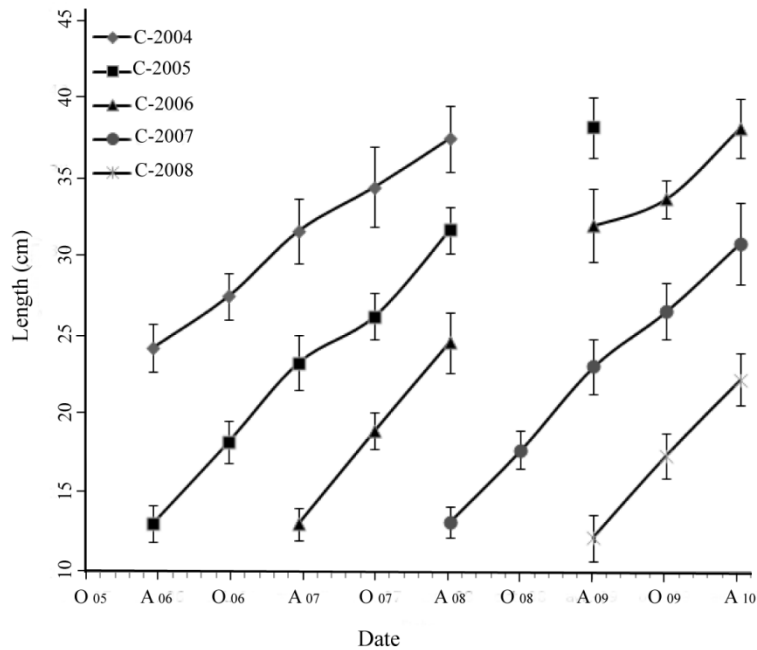


Figure 22 : Changes in the mean length of Greenland halibut from different cohorts hatched between 2004 and 2008 (C-2004 to C-2008) with standard deviation. Mean lengths for each cohort were measured on fish caught in the St. Lawrence Estuary in April and October from 2006 to 2010. O: October; A: April.

Tableau 10 : Mean length increment (cm/day) for the different cohorts of juvenile Greenland halibut at ages 1 and 2 in the St. Lawrence Estuary during summer and winter for the 2006–2010 period. Mean values, standard deviation, and number of observations (n) are presented for each age and season. Probability levels (P) for differences between seasons at each age are also presented.

	Summer	Winter	N	P
1 year old	0.0274 ± 0.0022	0.0276 ± 0.0016	4	0.86
2 years old	0.0160 ± 0.0024	0.0224 ± 0.0063	3	0.18

2.6 DISCUSSION

Our results suggest a significant negative effect of DO on growth of Greenland halibut juveniles in the EGSL. However, such negative impacts are likely limited and/or largely compensated by the other physical (ex. temperature) or biological (ex. food abundance and availability) characteristics of the EGSL. Our results also indicate that the sizes-at-age estimated for EGSL Greenland halibut juveniles are higher than those observed in other populations of Greenland halibut (Table 11).

Both mean length-at-age of 2-year-old juveniles and length increments between ages 1 and 2 differed among the three EGSL areas, which were characterized by differences in oxygen, temperature, depth, and fish density conditions. However, no difference was observed for 1-year-old juveniles. It should be emphasized that the mean size at age 1 represents growth from hatching in winter to August of the following year (i.e., 18 to 20 months later). During their first 5 to 7 months of life, prior to settlement, larvae and post-larvae are pelagic and transported by water currents. At settlement (August), larvae have already reached 5 to 8 cm (Ouellet *et al.*, 2011). However, because there is no data on average size at settlement in the three studied areas, and because of the possible integration of growth effects from environmental conditions occurring before metamorphosis, the mean length for 1-year-old fish obtained in our study may not be representative of growth effects related to the post-settlement environmental conditions.

The highest length increments between ages 1 and 2 were found in the lower depths of NEA. NEA oxygen, temperature, and fish density conditions are different from the other two areas, but their effects on growth are difficult to assess. Indeed, the NEA's highest growth was achieved at lower temperatures than those in LC, and DO and juvenile density in NEA was intermediate to those found in SLE and LC.

Tableau 11 : Mean total lengths (cm) of 1- and 2-year-old juveniles and length increment between ages 1 and 2 for different populations of Greenland halibut from published studies.

Zone, Time of year	Reference	Mean length (cm)		
		1 year old	2 years old	Length increment between age 1 and 2
Coastal waters of western Spitsbergen	Haug & Gulliksen, 1982	13.7		7.6
Southern Labrador July	Bowering & Nedreaas, 2001	10.5–12.5	16.5–18.5	6–8
Newfoundland Autumn	Bowering & Nedreaas, 2001	8.5–10.5	16.5–18.5	
Northeast Atlantic June–August	Bowering & Nedreaas, 2001	12–14	21	7–9
Northeast Arctic October–January	Albert, 2003	13–15	21–23	
Hinlopen (Svalbard archipelago) December–January)	Vollen <i>et al.</i> , 2004	10	17	
Disko Bay July–September	Sünksen <i>et al.</i> , 2010	13–15	20.5–25	
Estuary and Gulf of St. Lawrence August	present study	15.8–18.7	24.8–29.5	8–12

GAM analysis for the 1990–2012 period indicates that change in length increment from 1 to 2 years old is associated with juvenile density and depth, with these two factors explaining 49.2% of the variability. Juvenile density was higher in hypoxic and cold areas (SLE), and the lowest densities were found in LC. Fish density has been considered to be an important factor in determining growth rate, with intra-specific competition for food access affecting feeding success (Sinclair *et al.*, 2002; Raätz and Lloret, 2005; Swain *et al.*, 2007). Lower food availability may exacerbate density-dependent competition for food and even increase the incidence of cannibalism. Theoretically, growth rate should decrease with increasing density (Hempel 1957) and the results for length increment between ages 1 and 2 support this hypothesis. It should also be noted that several studies have found a positive relationship between growth and survival of juvenile marine fish (Anderson, 1988; Sogard, 1997; Houde, 1997).

GAM analysis also indicates that a very large proportion of the growth variability was associated with DO during the 2004–2012 period, which was characterized by high juvenile density. However, it should be noted that temperature also had a significant effect, even though it explained a lower portion of this variability. DO estimates varied significantly among the three areas: DO levels in SLE were almost half the average concentration measured in LC with intermediate levels in NEA. Length increments from ages 1 to 2 varied inversely with DO level and were significantly lower at DO concentrations below 80 $\mu\text{mol/L}$. Fish need oxygen to generate energy for body maintenance, locomotion, and biosynthetic processes (Van Dam and Pauly, 1995). Low oxygen levels (hypoxia) can affect growth and reproduction, and therefore the survival of aquatic species, by acting directly on their physiology and metabolism (Fry, 1971; Brett, 1979). Two hypotheses have been proposed to explain the decrease in growth when fishes are exposed to long-term hypoxia: (1) an increase in the energetic cost of ventilation, which decreases the amount of energy available for growth (Kramer, 1987); and (2) a decrease in food intake, which allows fish to save energy (Brett, 1979; Kramer, 1987; Jobling, 1993). Dupont-Prinet *et al.* (2013) studied the effects of hypoxia on oxygen consumption in Greenland halibut. They found that the critical oxygen threshold for juveniles was

15% saturation, and that severe hypoxia (19% saturation) reduced the aerobic scope by 72% compared to normoxia and increased the duration of digestive processes. However, this tolerance threshold remains lower than the average oxygen conditions found in our three areas.

Our results did not show a direct effect of temperature on length increment between ages 1 and 2 for the 1990–2012 period. Temperature is considered as a major or even decisive environmental factor influencing growth, since it governs the rate of metabolic reactions affecting all physiological processes in ectotherms: metabolism, food intake, and nutritional efficiency (Burel *et al.*, 1996; Imsland *et al.*, 2001). Changes in temperature could have a marked effect on feeding rate and growth efficiency, and consequently on growth rate. A previous study on juvenile Greenland halibut from Disko Bay (west coast of Greenland) showed that temperature had a major impact on growth (Sünksen *et al.*, 2010). These authors found that, at depths ranging between 201 and 400 m, the mean total length of 1-year-old Greenland halibut increased from about 13 cm to 15 cm when the temperature rose from 1.5°C to 3°C and that length increment by year 2 increased from 7.5 to 9.5 cm when temperature rose by 2.5–3.0°C. Based on these results, the authors calculated that total length increased by 1.5 cm/°C. The EGSL population of Greenland halibut is at the southern limit of the geographical range for this species and temperature is high compared to the whole distribution range. A higher growth rate for 1-year-old Greenland halibut in the Gulf of St. Lawrence compared with that measured in other Canadian Atlantic waters has been ascribed to generally higher temperatures in this region (Bowering, 1983). Even though 1.5°C differences are also present among the three studied areas in the EGSL, we did not observe a significant effect of temperature on growth or even a faint one (2004–2009 period). This could be due to the fact that optimal temperature for Greenland halibut juvenile growth may have been reached. The abundance of food could also be a factor that needs to be considered. Obviously, the effect of temperature on juvenile growth in the EGSL needs further investigation. It should also be emphasized that the mean lengths at ages 1 and 2 and length increments estimated in our study were higher than those estimated in other populations of Greenland halibut (Table 11). Length increments between ages

1 and 2 ranged from 8 to 12 cm for temperatures between 3.7°C and 5.5°C in the present study; these values fit well within projections made by Sünksen *et al.*, 2010 (i.e., an increase of 1.5 cm/°C) for inter-populations comparisons.

Despite significant DO effects on growth, our results comparing growth from the EGSL population to data reported for other populations lead us to conclude that a negative impact of low DO is not pronounced enough to result in a displacement of juvenile fish to areas with higher DO. Furthermore, the highest juvenile fish density in SLE (Ait Youcef *et al.*, 2013), where average temperature and DO are the lowest. Again, temperature, food abundance, or food availability may largely compensate for DO effects on growth.

Our results indicate a continuous seasonal growth in juveniles over the year (data from 2006 to 2010). The presence of upwellings, which enhance productivity and promote biomass accumulation, is well known in the St. Lawrence ecosystem (Lavoie *et al.*, 2007; Lesage *et al.*, 2007; Ouellet, 2007; Plourde and McQuinn, 2010). Juveniles were mostly found at depths where the annual bottom temperature is stable and food access is constant. Continuous seasonal growth rate allows faster growth of young fish; this not only reduces their vulnerability to size-selective predation but also enables juveniles to exploit a wider range of prey items (Gibson, 1994; Van der Veer *et al.*, 1994). Continuous growth during the juvenile stage may enhance recruitment and reduce recruitment variability. Indeed, it has been shown that variability in the growth of juvenile flatfish can have an impact on recruitment, either by affecting survival in the case of size-selective mortality or by affecting duration of the juvenile stage (Anderson, 1988; Gibson, 1994; Van der Veer *et al.*, 1994; Iles and Beverton, 2000, Juanes, 2007; Stenberg, 2007). Both processes—size-selective mortality and size-dependent onset of maturation—have been found in flatfish field studies (Van der Veer *et al.*, 1994).

2.7 CONCLUSION

In conclusion, Greenland halibut juvenile growth in the EGSL decreases with juvenile density. Under current conditions, oxygen is positively related to growth. Negative effects related to dissolved oxygen were observed below the threshold of 80 μmol . The Greenland halibut population in the EGSL is at the southern limit of the species' distribution range and is characterized by high temperatures ($\sim 5\text{ }^{\circ}\text{C}$) and abundant food. This probably allows fish to have optimal growth: the mean sizes at age and length increments between ages 1 and 2 estimated during our study were larger than those observed in other populations of Greenland halibut. This suggests that the negative effects of DO could be limited and/or compensated by food access, as demonstrated by the continuous growth of the juveniles over the year. Future climate change may directly impact water temperature and the frequency and duration of hypoxia events (Pörtner and Knust, 2007). From the 1930s to the 1980s, the bottom waters of the St. Lawrence Estuary warmed by $\sim 2^{\circ}\text{C}$ (Gilbert *et al.*, 2005). Cheung *et al.* (2013) demonstrated that the effects of warming on metabolic rate extend to marine fishes and suggested that oxygen-limited growth in aquatic animals and species distribution shifts will translate—given their physiological responses to warming and changes in oxygen level—into a reduction in individual body size. The negative effects of dissolved oxygen could then be enhanced, which could directly influence Greenland halibut recruitment in the EGSL.

CHAPITRE 3

**INDICES DE CONDITION ET MÉTHODES DE MESURE DES RÉSERVES
ÉNERGÉTIQUES CHEZ LE FLÉTAN DU GROENLAND**

3.1 RÉSUMÉ

Dans cette étude, nous avons examiné la nature des relations existant entre des indicateurs simples de la condition du flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) et les contenus énergétiques tissulaires. L'objectif était de déterminer les relations eau-énergie permettant d'identifier de façon rapide la valeur énergétique du muscle et du foie ainsi que d'examiner la possibilité d'utiliser le coefficient de Fulton K et l'indice hépato-somatique, l'IHS, comme indicateurs de la quantité de réserves énergétiques présentes chez les juvéniles. Une forte corrélation a été observée entre le contenu en eau et en énergie du muscle ($r^2 = 0,72$, $P < 0,0001$) et du foie ($r^2 = 0,85$, $P < 0,0001$). Les flétans juvéniles présentaient un facteur de condition variant entre $0,81 \pm 0,08$ au printemps et $0,80 \pm 0,04$ à la fin de l'été. L'interaction non significative de l'indice de condition entre les deux saisons indique que la condition des juvéniles demeure stable au cours de l'année. Le facteur de condition est associé de façon significative au contenu en énergie du muscle, mais sa variation n'explique qu'une portion des variations en contenu énergétique ($r^2=0,07$, $P < 0,05$). La variation du contenu énergétique du foie est également faiblement expliquée par la variation de l'indice hépato-somatique ($r^2=0,14$, $P < 0,05$). L'intérêt de ces indices demeure d'abord et avant tout leur application aux mesures prises en milieu naturel afin de comparer populations et qualité des habitats.

Mots Clés: condition, réserves énergétiques, flétan du Groenland, estuaire et golfe du St-Laurent, hypoxie.

3.2 INTRODUCTION

Le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) (FG) est une espèce commerciale de poisson de fond largement distribuée dans tout l'Atlantique nord. Dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL), on retrouve cette espèce principalement dans les chenaux profonds (de 130 à 500 m), soit les chenaux Laurentien, Anticosti et Esquiman. Au cours des 20 dernières années, cette espèce fut la plus importante espèce de poisson démersale exploitée commercialement dans l'EGSL représentant près de 60% des poissons capturés en termes de biomasse (DFO 2013).

Les chenaux profonds de l'EGSL sont caractérisés par de faibles teneurs en oxygène dissous (OD) (Gilbert *et al.*, 2007). La forte association entre les fortes densités de flétan du Groenland et les faibles concentrations en OD suggère une tolérance élevée de cette espèce aux conditions d'hypoxie. Ait Youcef *et al.* (2013) ont montré que l'estuaire du Saint-Laurent où les plus faibles concentrations en OD pour l'ensemble de l'EGSL ont été observées est la principale nurserie pour les juvéniles de flétan du Groenland dans l'EGSL.

De 1930 au milieu des années 1980, les niveaux d'OD ont diminué de moitié dans les couches d'eaux profondes de l'estuaire du Saint-Laurent. Ceci serait principalement dû à une augmentation de la proportion d'eau chaude, pauvre en oxygène provenant de l'Atlantique nord qui pénètre dans le système, à une augmentation du débit de la matière organique dans la couche de surface ainsi qu'à une augmentation du taux de respiration bactérienne de 11% à 27% (Gilbert *et al.*, 2005, 2007; Thibodeau *et al.*, 2006, 2010; Genovesi *et al.*, 2011). Depuis le milieu des années 1980, les niveaux de OD dans les eaux profondes (> 250 m) sont demeurés stables autour de 18% à 25% de saturation (Gilbert *et al.*, 2007). Cependant, compte-tenu des scénarios de changements climatiques globaux envisagés et de la pression causée par l'augmentation de la densité des populations humaines, qui induit à l'augmentation du processus d'eutrophisation via l'augmentation du flux de matière organique, le phénomène

de l'hypoxie dans le Saint-Laurent risque fort de s'accroître. Ainsi, un réchauffement global entraînerait une augmentation de la température des eaux (diminution de la solubilité de l'oxygène) et renfoncerait la stratification de la colonne d'eau ce qui aurait comme conséquence de diminuer les niveaux d'OD. Le réchauffement climatique pourrait ainsi avoir un impact direct sur la distribution, la phénologie et la productivité des poissons marins (Edwards et Richardson, 2004; Richardson et Schoeman, 2004; Perry *et al.*, 2005; Hiddink et Hofstede, 2008; Rosa et Seibel, 2008; Cheung *et al.*, 2009, Portner, 2010). Compte tenu des connaissances actuelles, on considère que la condition, la croissance, ainsi que la taille des individus, pourraient être affectées par des changements de température et des niveaux d'OD (Irie et Fisher, 2009; Pauly et Kinne, 2010).

Généralement une certaine proportion des diminutions de la taille à l'âge chez les poissons marins peut être expliquée par des changements de la température de l'eau (Campana *et al.*, 1995). Les tailles moyennes estimées pour les juvéniles de flétan du Groenland dans l'EGSL pour la période de 1990 à 2012 sont largement supérieures à celles observées dans d'autres stocks de flétans. Cependant, comme indiqué au chapitre 2, certains résultats indiquent que les faibles teneurs en OD semblent affecter la croissance des juvéniles âgés de 2 ans. L'impact des niveaux actuels d'OD sur la condition du flétan du Groenland n'a jamais été estimé et on ignore encore si une éventuelle détérioration des conditions environnementales pourrait avoir des effets néfastes sur la condition de cette espèce.

La condition d'un poisson fait généralement référence au niveau de ses réserves énergétiques. Chez plusieurs poissons marins tels les gadidés, les réserves d'énergie se présentent généralement sous forme de lipides dans les tissus hépatiques et de protéines dans le tissu musculaire. Les lipides constituent la forme de stockage d'énergie la plus efficace, puisqu'ils contiennent 39,5kJ par g, contre 23,7 kJ et 17,2 kJ par g pour les protéines et les glucides (NRC, 1993). Le foie représente le site préférentiel de stockage des lipides chez plusieurs espèces marines comme la morue franche (*Gadus morhua*) et le bar (*Dicentrarchus labrax*) (Jobling *et al.*, 1991; Dos Santos *et al.*, 1993; Dutil *et al.*,

1995; Nanton *et al.*, 2001), alors que chez les espèces marines pélagiques comme le maquereau (*Scomber scombus*), le hareng (*Clupea harengus*) ou la sardine (*Sardina pilchardus*), les lipides sont préférentiellement déposés au niveau du tissu musculaire. Chez les salmonidés, comme la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) ou le saumon Atlantique (*Salmo salar*), les sites préférentiels de stockage des lipides de réserve sont le tissu adipeux périviscéral et, dans une moindre mesure, le muscle et les tissus adipeux sous-cutanés (Takeuchi *et al.*, 1978; Corraze et Kaushik, 1999).

L'évaluation de la condition requiert la mesure de plusieurs facteurs qui déterminent clairement si un poisson est en bonne ou mauvaise condition et plusieurs méthodes et indices ont été élaborés pour évaluer cette condition. Les variables généralement mesurées sont les contenus en eau et en énergie dans les tissus hépatiques et musculaires (Love 1970; Eliassen et Vahl 1982a). Chez les poissons marins, les lipides du foie constituent la principale source d'énergie nécessaire au développement des gonades lorsque l'alimentation ne suffit plus à la demande d'énergie qu'exige ce processus physiologique (Love, 1970; Eliassen et Vahl, 1982b). Lorsque la demande énergétique dépasse la capacité des réserves hépatiques, les protéines du muscle contribuent alors à fournir l'énergie nécessaire à la maturation (Love, 1970; Kjesbu *et al.*, 1991). À mesure que les lipides et les protéines sont puisés dans le foie et le muscle respectivement, le contenu en eau de ces tissus augmente proportionnellement. Ainsi, un pourcentage d'eau élevé dans le muscle indiquera que les réserves énergétiques du muscle sont épuisées et que le poisson commence à métaboliser ses protéines musculaires afin d'en retirer de l'énergie (*Gadus morhua*, Lambert et Dutil, 1997a). Par exemple, une relation linéaire inverse entre le contenu énergétique et le contenu en eau a été établie pour plusieurs espèces telles que la morue franche (*Gadus morhua*) (Lambert et Dutil, 1997a), la plie rouge (*Pseudopleuronectes americanus*) (Plante *et al.*, 2005), le saumon sockeye (*Oncorhynchus nerka*) et le hareng (*Clupea harengus*) (Weatherley et Gill, 1987).

D'autres indices sont également utilisés pour évaluer la condition d'un poisson, ce sont le coefficient de condition K de Fulton et l'indice hépato-somatique (Bolger

et Connolly 1989, Costopoulos et Fonds 1989). Des études antérieures sur la morue (*Gadus morhua*) (Dutil *et al.*, 1995; Lambert et Dutil 1997a) et la plie rouge (*Pseudopleuronectes americanus*) (Plante *et al.*, 2005) ont permis de mettre en évidence une relation linéaire existant entre le contenu énergétique spécifique du muscle et le coefficient de condition K de Fulton, ainsi qu'entre le contenu énergétique spécifique du foie et l'indice hépato-somatique. Dans le cas du flétan du Groenland, peu d'informations sont disponibles sur le contenu énergétique des poissons, la variation de celui-ci dans le temps ainsi qu'entre le contenu en énergie et des indices simples de la condition tel le facteur de condition k de Fulton ou l'indice hépato-somatique. On sait, cependant, que les flétans juvéniles du Saint-Laurent ont une croissance élevée et continue tout au long de l'année ce qui pourrait s'expliquer par l'accès permanent à la nourriture (chapitre 2). Ceci laisse supposer que ces individus devraient maintenir un niveau de réserves énergétiques élevé et constant tout au long de l'année.

L'objectif de cette portion de mon projet doctoral est de: 1) déterminer le niveau des réserves énergétiques dans le muscle et le foie des juvéniles, 2) déterminer les relations eau-énergie permettant de déterminer de façon rapide la valeur énergétique des tissus et 3) examiner la possibilité d'utiliser des indices simples de la condition tel le K de Fulton et l'IHS comme indicateur des réserves d'énergie chez les juvéniles.

3.3 MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.3.1 RÉCOLTE DES ÉCHANTILLONS

Les données sur les juvéniles du flétan du Groenland (20-31 cm) ayant servi à l'analyse proviennent de deux relevés scientifiques du MPO (Pêches et Océans Canada). Le premier a eu lieu dans l'estuaire du Saint-Laurent (secteur Rimouski à Matane) au printemps 2009 (en avril) et le second a été effectué dans différentes zones de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent à l'été 2009 (de août à septembre). Une description détaillée des deux relevés est donnée au premier chapitre.

3.3.2 MESURES ET PRÉLÈVEMENTS

Pour chacun des juvéniles de flétan du Groenland utilisés pour cette étude, la longueur à la fourche (± 1 mm) et la masse totale (± 1 g) ont été notées. Sur un sous-échantillon des poissons (N = 65: printemps, N = 39: été), les données de masse du foie, des gonades et du contenu stomacal ont également été notées ($\pm 0,1$ g). Des échantillons de muscle, de foie et de gonades (masse maximale, 10 g par échantillon) ont été prélevés et congelés à bord, à -20°C , afin de déterminer ultérieurement leur contenu en eau et en énergie. Tous les échantillons de muscle ont été prélevés sous la première nageoire dorsale et au-dessus de la ligne latérale.

3.3.3 RELATION MASSE-LONGUEUR

La relation entre la longueur à la fourche des poissons et leur masse est en général représentée par la relation :

$$M_t = a L_f^b \quad \text{Équation 13}$$

où M_t = masse totale du poisson en g, L_f = longueur à la fourche du poisson en cm, a est l'ordonnée à l'origine de la droite de régression et b est le coefficient d'allométrie (Le Cren, 1951). Par transformation logarithmique, on obtient une relation de type linéaire :

$$\log M_t = \log a + b \log L_f \quad \text{Équation 14}$$

Cette transformation permet de réduire la variabilité et d'homogénéiser les deux variables (M_t et L_f). Le coefficient b (pente de la droite de régression) varie normalement entre 2 et 4, mais il est souvent proche de 3. Il exprime la forme relative du corps d'un poisson. Lorsqu'il est égal à 3, la croissance est dite isométrique. Lorsqu'il s'en éloigne, ou du moins est différent de 3, la croissance est allométrique. Un coefficient b supérieur à 3 indique une meilleure croissance en masse qu'en longueur

et inversement (Ricker, 1979). Les droites de régression pour la période du printemps et pour la période estivale ont été comparées par une analyse de covariance.

3.3.4 INDICES DE CONDITION

Le calcul de certains indices permet une évaluation assez précise de la condition d'un poisson. Dans notre étude nous avons utilisé deux indices pour estimer la condition des juvéniles du flétan du Groenland de l'estuaire et du golfe du Saint Laurent : le coefficient de condition de Fulton (K) et l'indice hépato-somatique (HSI). Le coefficient de condition K de Fulton a été calculé comme suit:

$$K = 100 * M / L^3 \quad \text{Équation 15}$$

où M est la masse somatique (g) et L est la longueur à la fourche du poisson (cm) (Bagenal 1978).

Pour vérifier les effets de la saison (printemps, été) sur le facteur de condition nous avons utilisé une analyse de variance (Anova un facteur). La normalité a été vérifiée avec le test de Kolmogorov-Smirnov et l'homogénéité des variances par un test de Levene (Quinn et Keough, 2002).

L'indice hépato-somatique est calculé comme suit:

$$HSI = (LM/M) * 100 \quad \text{Équation 16}$$

où LM et M représentent respectivement la masse du foie et la masse somatique (g).

3.3.5 ANALYSES CALORIMÉTRIQUES

a. Détermination du contenu en eau

La détermination du contenu en eau des tissus prélevés (i.e. le muscle et le foie) s'est effectuée sur des échantillons de 2 à 10 g de muscle ou de foie. Chaque échantillon a été placé dans une nacelle d'aluminium pré-pesée, la masse totale a été notée

et les nacelles ont été placées dans une étuve à 65°C pendant 48 heures. La masse de la nacelle a été remesurée après ce temps (Pelletier *et al.*, 1993). Le contenu en eau des tissus a été évalué en pourcentage à partir de la différence entre la masse sèche et la masse humide des échantillons. Le pourcentage en eau de chaque tissu pour chaque spécimen est la moyenne obtenue à partir de duplicatas réalisés sur les échantillons.

b. Détermination du contenu énergétique

Le contenu en énergie des tissus a été déterminé par la combustion des échantillons de tissus dans un calorimètre (model 6200, Parr Instrument Company, Illinois, USA) standardisé avec des pastilles d'acide benzoïque. Le principe de la calorimétrie directe consiste à évaluer la chaleur de combustion d'une quantité déterminée de matière entièrement oxydée dans une bombe à oxygène (Gorecki, 1975). Elle permet de déterminer la valeur calorifique d'un échantillon de matière par unité de masse sèche. Les analyses ont été réalisées en duplicata pour des échantillons de tissus variant entre 0,2 et 1 g. Si une erreur de plus de 5 % séparait les résultats des deux répliques, une troisième analyse était effectuée lorsque la masse du tissu restante était suffisante. Le contenu énergétique spécifique des tissus a été calculé comme étant la quantité d'énergie (kilojoules) par g de tissu sec. Nous avons ensuite utilisé des régressions linéaires pour relier le contenu en énergie du muscle (kJ/masse sèche) et du foie à leur contenu respectif en eau (en %).

3.4 RÉSULTATS

Les détails sur les périodes échantillonnées, les gammes de taille utilisées, les nombres d'échantillons analysés pour les contenus en eau et en énergie des différents tissus ainsi que le coefficient de condition et l'indice hépato-somatique sont présentés au tableau 12.

Tableau 12 : Périodes échantillonnées, gammes de taille utilisées et les nombres d'échantillons analysés pour les contenus en eau et en énergie ainsi que le coefficient de condition et l'indice hépato-somatique.

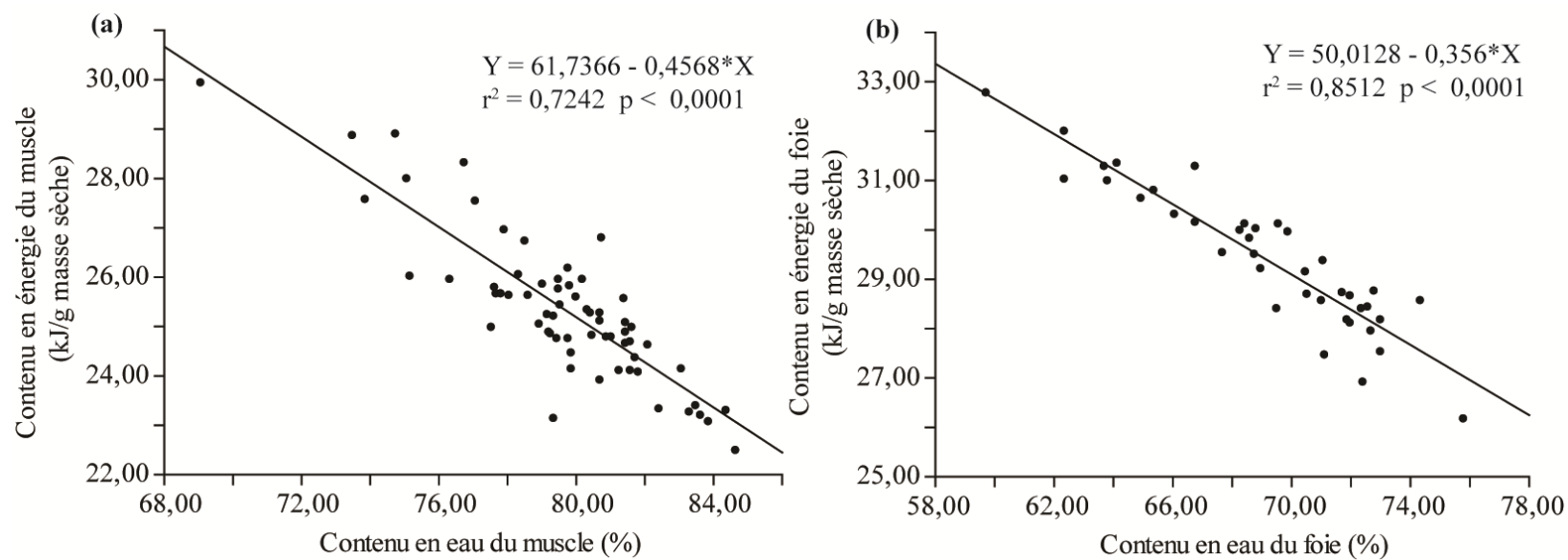
Saison	Période d'échantillonnage	Gamme de taille (cm)	Nombres d'échantillons analysés			
			Contenu en énergie	Contenu en eau	Indice de condition	Indice hépato-somatique
Printemps	Avril 2009	19,9 - 31,9	65	65	65	65
Été	Août- Sept. 2009	24,5 - 30,0	39	39	39	39

3.4.1 CONTENU EN EAU ET CONTENU ÉNERGÉTIQUE DES TISSUS

Le contenu en eau du muscle des juvéniles récoltés au printemps 2009 varie entre 69% et 85% et leur contenu en énergie varie entre 22 et 30 kJ/g de masse sèche. Une forte relation inverse entre le contenu en énergie (par g de masse sèche) et le contenu en eau (en %) du muscle est observée ($r^2 = 0,72$, $P < 0,0001$) (Figure 23a).

Le foie des juvéniles récoltés en été 2009 contient entre 60% et 76% d'eau et entre 26 et 33kJ/g de masse sèche en énergie. Une forte relation inverse a été également observée entre le contenu en énergie (par g de masse sèche) et le contenu en eau du foie (en %) ($r^2 = 0,85$, $P < 0,0001$) des juvéniles récoltés lors de la campagne estivale de 2009 (Figure 23b).

Figure 23 : Relation entre le contenu spécifique en énergie (kJ/g de masse sèche) et le contenu en eau (%) du muscle chez des juvéniles récoltés lors de la campagne printanière en 2009 (a), le contenu en énergie (kJ/g de masse sèche) et le contenu en eau (%) du foie chez des juvéniles récoltés lors de la campagne estivale (b).



3.4.2 *RELATION MASSE-LONGUEUR ET COEFFICIENT DE CONDITION*

Les pentes des droites de régressions entre la masse totale et la longueur à la fourche sont significatives ($p < 0,0001$) pour les deux groupes de juvéniles (Figure 24). Pour les deux périodes, l'augmentation de la longueur à la fourche est proportionnelle à l'augmentation en masse des flétans juvéniles. La comparaison des deux droites de régression montre que les deux pentes sont homogènes (test d'homogénéité des pentes $> 0,05$) et les ordonnées à l'origine des deux droites sont similaires (ANCOVA: $F_{1,100} = 1,37, P = 0.245$).

Le coefficient de condition varie entre 0,66 à 1,06 pour les juvéniles capturés au printemps et entre 0,67 à 0,89 pour les juvéniles capturés en été. Aucune différence significative n'a été détectée entre le coefficient de condition des juvéniles capturés au printemps comparé à celui des juvéniles capturés en été (tableau 13), ce qui indique que les juvéniles maintiennent la même condition pour les deux périodes d'échantillonnage.

Une relation significative a été trouvée entre la longueur à la fourche et le coefficient de condition K pour la période du printemps ($r^2 = 0,27, p < 0,05$) ce qui indique la présence d'un effet de taille sur la mesure de la condition pour les juvéniles capturés au printemps.

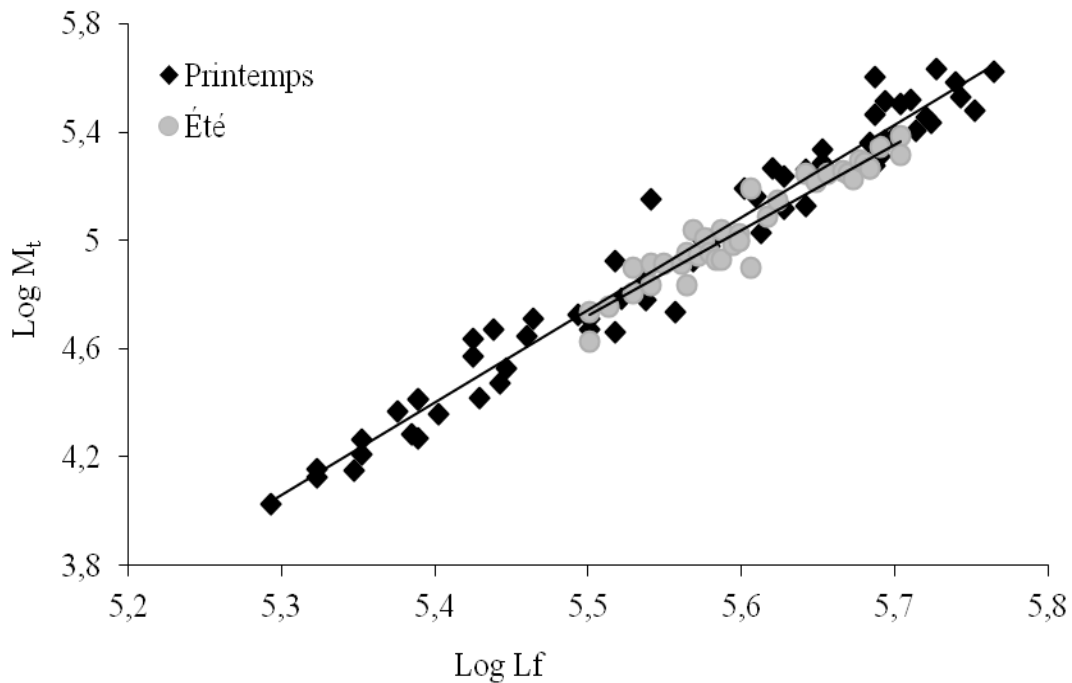


Figure 24 : Régression entre la masse totale (exprimée en log) et la longueur à la fourche (exprimée en log) pour les juvéniles récoltés lors de la campagne printanière en 2009 et les juvéniles récoltés lors de la campagne estivale en 2009.

Tableau 13 : Indices de condition de juvéniles capturés au printemps et en été (moyenne \pm écart type; n= 66 pour l'échantillon du printemps et n= 40 pour l'échantillon d'été, P: niveau de probabilité).

	Printemps	Été	P
Indice de condition de Fulton (K)	0,81 \pm 0,08	0,78 \pm 0,04	0,09

3.4.3 CONTENU ÉNERGÉTIQUE ET INDICE DE CONDITION

Une relation significative a été mise en évidence entre le contenu en énergie du muscle (par g de masse fraîche) et l'indice de condition des juvéniles capturés au printemps (Figure 25a). Cependant, la variation du contenu énergétique du muscle n'est que partiellement expliquée par la variation du coefficient de condition ($r^2=0,07$, $P < 0,05$). La variation du contenu énergétique du foie (par g de masse fraîche) est également expliquée en faible proportion par la variation de l'indice hépato-somatique ($r^2=0,14$, $P < 0,05$) (Figure 25b).

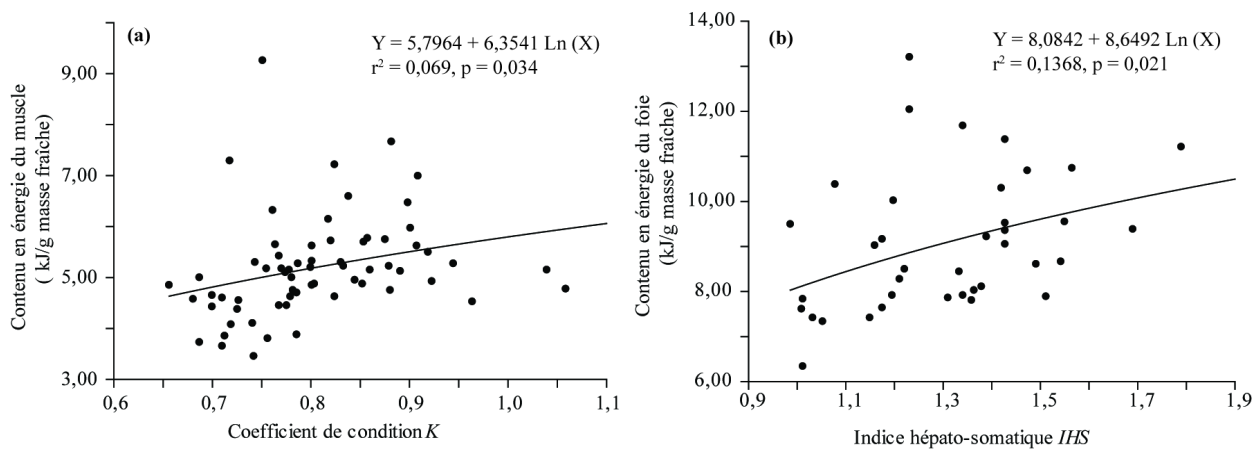


Figure 25 : Relation entre le contenu spécifique en énergie du muscle (kJ/g de masse fraîche) et le coefficient de condition pour les juvéniles récoltés lors de la campagne printanière en 2009 (a) et entre le contenu en énergie du foie (kJ/g de masse fraîche) et l'indice hépato-somatique pour les juvéniles récoltés lors de la campagne estivale en 2009 (b).

3.5 DISCUSSION

Les résultats de cette étude ont permis d'identifier des indicateurs de la condition énergétique des juvéniles du flétan du Groenland dans l'écosystème du Saint-Laurent ainsi que d'établir des relations entre les contenus en eau et en énergie du muscle et du foie, ces deux tissus représentant l'essentiel des réserves énergétiques des juvéniles de flétan du Groenland. Les fortes corrélations observées pour ces relations indiquent que la mesure de la teneur en eau dans le muscle et le foie représentent une méthode simple et efficace d'estimer avec précision le niveau des réserves d'énergie chez les juvéniles du flétan du Groenland. De plus, les indicateurs simples de la condition tels que le facteur de condition de Fulton et l'indice hépato-somatique peuvent être également utilisés comme indicateurs de la teneur en énergie chez cette espèce, bien qu'ils n'expliquent qu'un faible pourcentage de la variabilité.

Le muscle contient plusieurs sources d'énergie pour les poissons. Chez le flétan du Groenland, le muscle devrait être riche en lipides comme c'est le cas pour deux autres espèces de poissons plats, la plie commune (*Pleuronectes platessa*) (Dawson et Grimm, 1980) et la plie rouge (*Pseudopleuronectes americanus*) (Maddock et Burton, 1994). De fortes concentrations en lipides ont également été mesurées dans le muscle du saumon Atlantique (*Salmo salar*) (Zhou *et al.*, 1996) et du hareng (*Clupea harengus*) (Leim, 1957; Bradford 1993). Dans le cas du muscle du flétan, on peut estimer de façon approximative le contenu en lipides à partir des données du contenu en énergie totale par gramme de masse sèche. Ainsi, pour un contenu en énergie du muscle de 25 kJ/g de masse sèche et en assumant que 90-95% de la masse sèche est associée aux protéines et lipides (Dawson et Grimm, 1980), on obtiendrait une proportion de 79% de la masse sèche en protéines et 16% en lipides. Ces valeurs sont comparables à celles obtenues pour la plie commune et la plie rouge (Dawson et Grimm, 1980; Maddock et Burton, 1994).

Un des principaux effets du jeûne observés chez la plie rouge est une diminution marquée de la teneur en lipides au niveau musculaire associée à une augmentation

proportionnelle de la teneur en eau du muscle (jusqu'à 94,6 %) (Maddock et Burton, 1994). Lorsque les réserves lipidiques sont épuisées, la plie rouge tire de l'énergie à partir du catabolisme des protéines musculaires. McLeese et Moon (1989) ont suggéré que, comme la plie commune, la plie rouge mobilise ses réserves en lipides pour fournir de l'énergie au cours de la période de jeûne alors que les protéines sont utilisées pour soutenir les processus de reproduction.

La teneur en eau du muscle est connue comme étant un bon indicateur de l'utilisation des protéines chez les poissons (Love, 1980). Une augmentation de la teneur en eau du muscle indique une augmentation de l'espacement myofibrillaire et une diminution du contenu en lipides et protéines du muscle (Maddock et Burton 1994). Dans notre étude, les valeurs estimées du contenu en eau du muscle et du contenu énergétique musculaire variaient entre 69 et 85% et entre 22 et 30 kJ/g de masse sèche respectivement pour l'ensemble des échantillons. Ceci suggère, d'une part, que ces poissons n'ont pas à puiser dans les réserves de lipides du muscle et d'autre part, que les flétans du Saint-Laurent ne semblent pas soumis à des périodes de jeûne prolongées au cours de l'année. En fonction de cet indicateur, on peut également conclure que ceux-ci sont en bonne condition.

Le foie est généralement considéré comme le principal site de stockage des lipides chez les espèces de poissons marins benthiques (Eliassen et Vahl 1982a; Lambert et Dutil 1997a). Cependant, chez le flétan du Groenland, le foie ne représente qu'un faible pourcentage de la masse corporelle, soit entre 0,3 et 4,6 % (Gundersen *et al.*, 1999). Dans notre étude cette proportion représente en moyenne 1,3 % de la masse corporelle. Il serait donc surprenant que cet organe représente la principale site de stockage de lipides. En effet, pour un poisson de 25 cm et sachant que chez les flétans la proportion moyenne du muscle est de 40 % et celle du foie et de 1,3%, une estimation de l'énergie totale dans la masse musculaire et dans le foie serait de 197 kJ et de 13kJ respectivement. De ce fait, la contribution apportée par le foie aux réserves énergétiques totales chez le flétan est très faible comme c'est le cas pour la plie commune (Dawson et Grimm 1980) et la plie rouge

(Maddock et Burton 1994). Le contenu en eau du foie peut être un bon indicateur de la condition d'un poisson. Le contenu en eau du foie et le contenu en énergie correspondant tels qu'estimés dans notre étude variaient entre 60% et 76% et entre 26 et 33kJ/g de masse sèche respectivement. Ces valeurs permettent d'affirmer que les flétans, au moment de leur capture, étaient en bonne condition.

Bien que l'allocation des réserves énergétiques ne soit pas bien étudiée chez le flétan, nos résultats ont permis de démontrer la relation inverse existant entre le contenu en eau des tissus et leur contenu énergétique, relation déjà démontrée par plusieurs chercheurs (Lambert et Dutil, 1997a (*Gadus morhua*); Holdway et Beamish, 1984 (*Gadus morhua*); Eliassen et Vahl, 1982a (*Gadus morhua*); Love, 1970 (*Gadus callarias*); Plante *et al.*, 2005 (*Pseudopleuronectes americanus*)).

Le facteur de condition de Fulton (K) et l'indice hépato-somatique (HSI) ont été utilisés comme indices de condition pour décrire l'état du flétan. Chez la morue franche, ces deux indices se sont révélés être liés à l'intensité de l'alimentation, la croissance, la maturation, la fécondité et la survie (Lambert et Dutil, 1997a). Le facteur de condition est facile à déterminer et son utilisation a l'avantage de ne pas nécessiter de tuer le poisson. Cependant, l'utilisation de cet indice a été critiquée par certains auteurs tels que Cone (1989) et Springer *et al.*, (1990), qui soulignent le biais possiblement encouru en élevant la longueur à la puissance 3 pour toute l'étendue des longueurs, ce qui suppose une croissance isométrique. Cependant, les restrictions s'appliquant à l'utilisation d'autres indices justifient l'emploi d'un indice simple à calculer tel que le facteur de condition de Fulton, d'autant plus qu'il est largement utilisé pour les études sur la condition (Bolger et Connolly, 1989; Weatherley et Gill, 1987). Dans notre étude, nous avons constaté que les flétans juvéniles présentaient un facteur de condition entre $0,81 \pm 0,08$ au printemps et $0,80 \pm 0,04$ à la fin de l'été. L'interaction non significative de l'indice de condition entre les deux saisons laisse supposer que la condition des juvéniles demeure stable durant l'année et par conséquent, qu'ils bénéficient de conditions nutritionnelles et environnementales favorables. En effet, dans l'EGSL, les juvéniles sont

principalement localisés dans des habitats très productifs où les ressources alimentaires sont très abondantes (Lavoie et al., 2007 ; Lesage *et al.*, 2007 ; Ouellet, 2007 ; Plourde et McQuinn, 2010). Le facteur de condition offre généralement une estimation plus précise du bien-être du poisson. Ceci a été constaté dans nos résultats. Bien que la corrélation est faible, le contenu énergétique spécifique du muscle est significativement corrélé avec le facteur de condition. Ce résultat est en contradiction avec celui observé chez le flétan du Groenland dans les eaux de l'Est du Groenland (Kennedy *et al.*, 2009), ainsi que pour d'autres espèces de poissons plats tel que la plie rouge (Plante *et al.*, 2005). Concernant l'indice hépato-somatique, il est utilisé pour estimer les réserves d'énergie dans le foie, comme chez la morue franche (*Gadus morhua*) et le bar (*Dicentrarchus labrax*) (Jobling *et al.*, 1991; Dos Santos *et al.*, 1993; Lambert et Dutil 1997b; Nanton *et al.*, 2001). Cependant, chez le flétan du Groenland, bien que la majeure partie des réserves lipidiques ne soient pas stockés dans le foie, nous avons observé une corrélation significative entre le contenu spécifique en énergie du foie et l'indice hépato-somatique. Ceci indique que cet indice pourrait être probablement une bonne mesure des réserves énergétiques chez le flétan du Groenland.

3.6 CONCLUSION

L'analyse des contenus en eau et en énergie du muscle et du foie des juvéniles de flétan du Groenland de l'EGSL nous a permis de déterminer de façon plus précise la condition énergétique des juvéniles de cette population. Nos résultats indiquent que les contenus en énergie du muscle et du foie sont fortement corrélés avec leur contenu respectif en eau. Une méthode simple telle la détermination de la teneur en eau des tissus musculaires et hépatiques permet donc une estimation précise des réserves énergétiques chez les juvéniles de flétan du Groenland. La mesure du facteur de condition et l'indice hépato-somatique fournissent également un moyen simple et adéquat pour l'estimation des réserves énergétiques chez le turbot. Ces deux méthodes pourraient avantageusement

être utilisées pour faire le suivi de la condition énergétique du stock du flétan du Groenland et fournir un outil supplémentaire pour la gestion de cette espèce. Nos résultats indiquent également des valeurs des contenus spécifiques en énergie du muscle et du foie et du facteur de condition constantes durant la période du printemps et à la fin de la période estivale. Ces résultats corroborent les observations d'une croissance élevée et continue des juvéniles tout au long de l'année démontrée au chapitre 2. Ces résultats suggèrent également que les faibles niveaux d'oxygène dissous n'ont pas d'effets directs sur la condition et le niveau des réserves du flétan dans l'estuaire du Saint-Laurent.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Dans le but d'améliorer la compréhension et de prédire les capacités d'adaptation des espèces marines du Saint-Laurent face aux conditions hypoxiques des eaux profondes, je me suis intéressée à divers aspects de la productivité d'une espèce d'intérêt commercial, le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*). Plus précisément, l'objectif était de déterminer l'impact de l'OD sur les patrons de distribution, la croissance et la condition des individus dans différents environnements de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Cette discussion générale fait un rappel des contributions les plus importantes de la thèse et aborde des considérations plus larges que les sujets discutés de façon plus spécifique dans les différents chapitres.

4.1 CONTRIBUTION DE L'ÉTUDE

Dans un premier temps, je me suis intéressée aux associations qui peuvent exister entre les facteurs environnementaux, la distribution spatiale et l'abondance du flétan du Groenland dans l'EGSL ainsi que sur l'influence de la condition hypoxique sur la sélection de l'habitat chez cette espèce. En raison de l'importante hétérogénéité dans la taille et l'abondance des flétans observée dans l'EGSL (MPO, 2007), nous avons effectué les analyses sur trois classes de taille spécifiques : les juvéniles (< 31 cm), les adultes immatures et mâles matures (32–43 cm) et les adultes matures incluant majoritairement des femelles matures (≥ 44 cm). J'ai également mis évidence une importante association entre les zones hypoxiques et la forte concentration des flétans notamment des juvéniles, que l'on soit en période de faible ou forte abondance, indiquant la forte tolérance du flétan à l'hypoxie. Nous avons également pu définir l'estuaire du Saint-Laurent comme principale nourricerie pour la population du flétan du Groenland

présente dans l'EGSL, qui est considérée comme un stock isolé de la population principale du nord-ouest Atlantique qui se trouve à l'est et au nord du Grand Banc de Terre-Neuve (MPO, 2007).

Les corrélations observées entre les surfaces occupées par 50, 75 et 95 % des juvéniles et la densité nous ont permis d'observer une relation entre la densité et l'expansion de la surface occupée vers le chenal Laurentien lorsque l'abondance augmente. Bien que la relation est significative, l'abondance des juvéniles explique une proportion limitée (27–32%) de la variabilité de leur répartition spatiale. La surface occupée par les juvéniles ne représentait que 54 à 73% de la superficie occupée par les poissons adultes pendant les périodes de faible abondance du stock et 81 à 88% lors des périodes de forte abondance. En se basant sur la théorie de la distribution idéale libre de Fretwell et Lucas, 1970. On peut conclure que l'habitat optimal pour les flétans juvéniles est l'estuaire du Saint Laurent. Leur densité élevée dans cette zone durant la période de faible abondance indique que ces individus choisissent cet habitat pour ses ressources abondantes et/ou ses conditions physiques (température et salinité) et/ou biologiques (prédation, compétition) favorables à la survie de l'espèce.

Les analyses reliant l'abondance des flétans juvéniles aux facteurs environnementaux, à la position géographique ainsi qu'à la densité de la population nous ont permis de mieux comprendre la variabilité présente dans la distribution de cette classe de taille. Ainsi, plus de 76 % de la variabilité dans la captures des juvéniles peut être expliquée par la position géographique, la profondeur et la densité annuelle de la population pour toute la période d'étude (de 1990 à 2010). Nous avons inclus la densité annuelle moyenne dans le modèle final pour déterminer l'importance de l'abondance moyenne annuelle de chaque classe de taille par rapport à l'abondance totale de la population.

En incluant l'OD, pour la période de forte abondance (de 2004 à 2010), nous avons remarqué une forte association entre les captures des juvéniles et les faibles concentrations en OD. La relation entre la position géographique et l'OD explique 37,1% de la variabilité dans les captures de juvéniles. La variabilité dans la distribution des juvéniles s'explique

en grande partie par la position géographique durant les périodes de forte et de faible abondance.

Nous avons remarqué que les zones caractérisées par les faibles niveaux en OD (zones hypoxiques) sont localisées dans la partie ouest de l'EGSL, (c'est-à-dire dans l'estuaire du Saint Laurent) à des profondeurs allant de 200 à 300 m. De plus, les fortes concentrations de juvéniles pendant les périodes de faibles et de fortes abondances sont observées dans les zones à faibles teneurs en OD à environ 20% de saturation. Toutes ces observations nous ont permis de conclure que peu importe l'état du stock, les flétans juvéniles se retrouvent dans les habitats caractérisés par les faibles teneurs en OD, ce qui suggère que les faibles niveaux actuels en OD n'ont pas d'impacts majeurs sur la distribution et l'abondance de l'espèce. Nos résultats confirment les hypothèses émises par Gilbert *et al.* (2007) quant à la tolérance de l'espèce à l'hypoxie. En se basant sur les taux de capture lors des relevés de recherche de Pêches et Océans Canada (MPO), ces auteurs ont constaté que 80 % de la biomasse du flétan se retrouve dans les zones à moins de 40 % de saturation en OD. Il est peu vraisemblable que ces faibles niveaux d'OD donnent un avantage physiologique à cette espèce. Pour un organisme, un milieu idéal doit fournir un apport adéquat en énergie, favorisant sa croissance, sa reproduction, sa survie et des conditions qui diminuent le risque de mortalité. En milieu naturel, un environnement idéal est très rare et les organismes doivent généralement faire des compromis (Froeschke et Stunz, 2012). Kramer (1987) et Gilbert *et al.* (2007) ont montré que si des organismes restent dans un environnement où un facteur environnemental leur est défavorable, c'est qu'ils doivent y trouver d'autres avantages ou encore qu'il n'existe pas de possibilité de choisir un habitat alternatif. Ainsi, si les flétans juvéniles se concentrent dans l'estuaire malgré les conditions hypoxiques, c'est que d'autres facteurs biotiques ou abiotiques qui y sont présents doivent leur être favorables, compensant ainsi pour la contrainte métabolique imposée par les conditions hypoxiques. En effet, une étude de Dupont-Prinet *et al.*, (2013) sur les conséquences des faibles niveaux d'oxygène sur la capacité métabolique du flétan en milieu contrôlé a montré que le seuil critique d'oxygène pour les flétans juvéniles était

à 15% de saturation et qu'une hypoxie sévère (19 % saturation) n'affecte pas le taux métabolique standard des juvéniles, mais réduit significativement (de 55 %) leur taux métabolique maximal et leur registre aérobie (72% de réduction). Ces auteurs ont également montré que l'hypoxie sévère augmente la durée du processus de digestion chez les juvéniles. Une autre étude exposant les flétans à différents niveaux d'hypoxie a montré que les adultes et les juvéniles répondent différemment à l'hypoxie aigüe (Pillet, 2013). Bien que tous deux conservent leur capacité maximale aérobie et que la capacité maximale anaérobie diminue dans le muscle, les adultes augmentent leur capacité antioxydante à faible niveau d'oxygène, ce que les juvéniles ne semblent pas en mesure de faire. De plus, en hypoxie chronique, les capacités maximales aérobie et anaérobie diminuent chez les juvéniles (Pillet, 2013).

Les estuaires sont généralement de bons habitats, car ils sont riches en proies. Ils peuvent également apporter une protection contre la prédation. Ainsi, pour des espèces vivant dans un milieu hypoxique, il peut y avoir diminution de la prédation (Robb et Abrahams, 2003) et inversement, augmentation du risque de prédation quand ils sortent de la zone hypoxique (Froeschke et Stunz, 2012). Ces deux facteurs pourraient donc avoir isolément, ou en combinaison, des effets positifs plus importants sur la valeur adaptative de l'espèce que les effets négatifs liés à l'hypoxie. Il devient donc préférable pour ces espèces de demeurer dans la zone hypoxique malgré la contrainte d'oxygène. Le flétan du Groenland de l'EGSL s'alimente principalement de crevette nordique, de capelan et de zooplancton incluant les euphausiacés, mysidacés et amphipodes présents dans cet écosystème (Fréchet, 1987; Vollen et Albert, 2008; Savenkoff *et al.*, 2009; Bernier et Chabot, 2012). Il s'avère que ces proies sont très abondantes dans les régions où le flétan du Groenland est retrouvé (Archambault *et al.*, 2012). Cette forte abondance de proie lui est probablement profitable et permet au flétan de limiter les dépenses énergétiques liées à la recherche et à la capture de proies. Dans l'EGSL, les principaux prédateurs des flétans adultes sont le phoque, la laimargue et le béluga (Bowering, 1983). L'impact de l'hypoxie sur ces espèces n'est pas connu, mais ce paramètre ne devrait pas affecter le phoque ou le béluga qui remontent en surface pour respirer. La pression de prédation exercée sur les

flétans adultes ne devrait donc pas être modifiée à cause de l'hypoxie. Pour les flétans juvéniles, la prédation est généralement le fait de la morue et du cannibalisme (Bowering, 1983). La morue est plus sensible à l'hypoxie que les flétans du Groenland juvéniles (Chabot et Claireaux, 2008); cette espèce ne peut pas vivre longtemps dans des zones dont le niveau d'oxygène est inférieur à 20 % de saturation. (Chabot et Claireaux, 2008) et elle évite les zones où l'oxygène est inférieur à 30 % de saturation. De plus, sa locomotion est fortement inhibée dès 50 % de saturation (Chabot et Claireaux, 2008). On peut donc estimer que la prédation par la morue est fortement diminuée en zone hypoxique. Quant à l'impact du cannibalisme, il devrait être mineur dans notre région en raison de la distribution spatiale de l'espèce ainsi que de la gamme de taille des poissons capturés dans l'EGSL : 1) le phénomène de cannibalisme observé chez cette espèce (Rodriguez-Marin *et al.*, 1995; Jørgensen, 1997b; Woll et Gundersen, 2004; Dwyer *et al.*, 2010) se produit habituellement chez les poissons de plus de 69 cm (Dwyer *et al.*, 2010), alors que les flétans capturés dans l'EGSL dépassent rarement 56 cm de longueur (MPO, 2007); 2) la distribution des juvéniles et des adultes est différente durant les fortes périodes d'abondance, les juvéniles se concentrant principalement dans l'estuaire, alors que les adultes se distribuent de façon plus large dans l'estuaire et le golfe ayant comme conséquence de limiter les interactions entre les différentes classes de taille. On peut donc conclure que les zones hypoxiques représentent une zone de protection pour les juvéniles.

Après avoir mis en évidence la tolérance à l'hypoxie chez le flétan du Groenland et confirmé que les faibles niveaux d'OD actuels dans l'estuaire du Saint-Laurent n'ont pas d'effets négatifs directs sur la distribution et l'abondance de l'espèce, nous nous sommes demandés si ces faibles teneurs en OD affectaient la croissance des individus, notamment celle des juvéniles, qui se concentrent dans les zones les plus hypoxiques. Nous avons pu mettre en lumière un effet global de l'OD sur la croissance des flétans juvéniles bien que les tailles moyennes estimées à 1 et 2 ans soient largement supérieures à celles observées dans d'autres populations de la même espèce. Comme la détermination directe de l'âge des flétans est très difficile à établir, nous avons utilisé les données de distribution des fréquences de taille pour la détermination des tailles moyennes aux âges

1 et 2 selon la méthode de Macdonald (2011). Ainsi, à partir des fréquences de taille par zone et par année, le modèle nous a permis d'effectuer une séparation modale pour chaque âge et d'attribuer pour chaque mode, une taille moyenne, un écart type et une proportion.

Les tailles moyennes à 2 ans et le taux d'accroissement entre 1 et 2 ans obtenus dans notre étude présentent des différences entre les zones de l'EGSL caractérisées par différentes conditions physiques (oxygène, température et profondeur) et densités de poissons. Aucun effet de ces variables n'a été mis en évidence pour les juvéniles âgés de 1 an. Il convient de souligner que les tailles moyennes à 1 an des flétans juvéniles dans le Saint-Laurent représentent la croissance à partir de l'éclosion, qui a lieu en hiver, jusqu'au mois d'août de l'année suivante, c'est-à-dire 18 à 20 mois plus tard. Au cours des 5 à 7 premiers mois de vie, avant la déposition, les larves et post-larves sont pélagiques et elles sont transportées par les courants. En raison de l'absence de données sur la taille moyenne à la déposition dans les trois différentes zones de l'EGSL et l'intégration possible des effets des conditions environnementales pré-métamorphose sur la croissance, les longueurs moyennes à l'âge 1 que nous avons obtenues ne peuvent pas être considérées comme représentatives des effets des variables physiques et biotiques présentes dans la nourricerie des juvéniles.

Le taux d'accroissement entre 1 et 2 ans pour la période allant de 1990 à 2012, était influencé par la densité des poissons ainsi que par la profondeur. Nous avons observé de fortes densités de juvéniles dans les zones à faible teneurs en OD. La densité des poissons a toujours été considérée comme un facteur déterminant du taux de croissance en raison de la compétition intra-spécifique pour l'accès à la nourriture (Sinclair *et al.*, 2002; Raätz et Lloret 2005; Swain *et al.*, 2007). Théoriquement, le taux de croissance diminue avec l'augmentation de la densité et le résultat que nous avons observé supporte cette hypothèse. De plus, durant la période de forte abondance de juvéniles (de 2004 à 2012), une large proportion de la variabilité dans le taux d'accroissement entre les âges 1 et 2 est expliqué par l'OD; le taux d'accroissement varie inversement avec l'OD. Nous avons constaté que le taux de croissance diminue de façon

significative à partir d'un seuil situé sous les 80 $\mu\text{mol/L}$ ($\sim 25\%$ saturation). Les travaux effectués sur la même population en milieu contrôlé montrent qu'en hypoxie chronique, les capacités maximales aérobie et anaérobie diminuent chez les juvéniles (Pillet, 2013). Lorsque l'on compare le taux d'accroissement entre 1 et 2 ans et les tailles moyennes à 1 et 2 ans obtenues dans notre étude à ceux observés chez d'autres populations de flétan, nous pouvons conclure que l'impact négatif de l'OD n'est pas suffisamment prononcé pour entraîner des changements de taux de croissance chez les poissons juvéniles. Ceci est également confirmé par les fortes densités de flétans juvéniles observées dans l'estuaire du Saint-Laurent (résultats du 1^{er} chapitre).

Étonnamment, nous n'avons pas observé d'effet significatif de la température sur le taux de croissance des juvéniles de l'EGSL. Une récente étude de Sünksen *et al.*, 2010 sur l'effet de la température sur les flétans juvéniles dans la baie de Disko a montré que le taux de croissance entre 1 et 2 ans augmente de 7,5 à 9,5 lorsque la température augmente de 2.5–3.0 °C. Nos résultats nous laissent supposer que les températures présentes dans les différentes zones de l'EGSL représentent une gamme restreinte de températures (4,95 °C - 5,14°C) ce qui pourrait avoir masqué un effet de la température sur le taux de croissance.

Nos résultats ont également permis de mettre en évidence la présence d'une croissance saisonnière continue chez les juvéniles pour la période allant de 2006 à 2010. Comme ceux-ci se concentrent dans des zones très productives, on peut supposer que leur accès à la nourriture est similaire entre les différentes saisons. Une croissance saisonnière continue va permettre une croissance rapide des poissons juvéniles réduisant ainsi leur vulnérabilité à la prédation et permettant également d'exploiter un large éventail de proies (Gibson, 1994; Van der Veer *et al.*, 1994). Au cours de la phase juvénile, une croissance continue peut améliorer le niveau du recrutement et réduire la variabilité du recrutement. En effet, il a été montré que la variabilité de la croissance chez les poissons plats juvéniles peut avoir un impact sur le recrutement, soit en affectant la survie en cas de mortalité sélective par la taille ou en

modifiant la longueur des stades juvéniles (Anderson, 1988; Van der Veer *et al.*, 1994; Gibson, 1994; Iles et Beverton 2000, Juanes, 2007; Stenberg, 2007). Les deux effets ont été déjà observés chez des poissons plats dans des études en milieu naturel (Van der Veer *et al.*, 1994).

Un autre de nos objectifs était de trouver des proxys permettant d'analyser la condition et de mieux prédire le statut énergétique des juvéniles. Nos analyses ont permis de déterminer que les teneurs en eau du muscle et du foies constituaient des indices faciles d'utilisation et révélateurs du niveau de réserves énergétiques présents chez les juvéniles. Bien que la proportion du foie soit relativement faible (< 2 %) par rapport à la masse corporelle chez le flétan du Groenland, nos résultats ont montré que la quantité d'énergie stockée dans ce tissu n'est pas négligeable. Nos résultats ont permis de démontrer que les teneurs en eau du muscle et du foie sont inversement proportionnelles à leur teneur en énergie respective.

La mesure de la teneur en énergie du muscle et du foie avec la bombe calorimétrique donne des résultats plus précis, mais elle reste fastidieuse, coûteuse et nécessite un équipement spécialisé. Cependant, la détermination de la teneur en eau des tissus est simple à réaliser et elle nous permet d'obtenir une estimation précise des réserves énergétiques chez les juvéniles de flétan.

Nos analyses démontrent également que les flétans juvéniles présentaient un facteur de condition entre $0,81 \pm 0,08$ au printemps et $0,80 \pm 0,04$ à la fin de l'été. L'absence d'effet significatif de la saison sur le facteur de condition indique que celui-ci demeure stable au cours de l'année et, par conséquent, que les juvéniles bénéficient de conditions nutritionnelles et environnementales de qualité similaire. Bien que la corrélation soit faible, le contenu énergétique spécifique du muscle est significativement corrélé avec le facteur de condition. Ce résultat laisse supposer que le facteur de condition offre également une estimation plus précise du bien-être du poisson.

4.2 CONSÉQUENCES POSSIBLES DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES

Dans les deux premiers chapitres nous avons pu démontrer que la condition hypoxique actuelle du Saint-Laurent n'affecte pas directement l'abondance et la distribution du flétan. Nous avons également mis en évidence un effet global des faibles teneurs en OD sur la croissance des juvéniles mais qui n'est pas assez important pour entraîner un déplacement des poissons dans les zones à fortes teneurs en OD. Cependant, selon les différents scénarios de changements climatiques, les océans devraient devenir plus chauds et moins oxygénés (Frölicher *et al.*, 2009), ce qui affectera directement la fréquence et la durée des zones hypoxiques (Pörtner et Peck 2010). De plus, plusieurs études prédisent des diminutions d'oxygène dans les eaux mondiales, notamment les zones côtières (Justic *et al.*, 1996 ; Diaz, 2001; Wu, 2002; Pörtner et Peck, 2010). À partir des années 1930 jusqu'au milieu des années 1980, les niveaux d'OD ont diminué de moitié dans les couches d'eau profondes de l'estuaire du Saint-Laurent. Cette diminution a été accompagnée par un réchauffement des eaux de près de 2°C (Gilbert *et al.*, 2005; Genovesi *et al.*, 2011). Un réchauffement des eaux du Saint-Laurent aurait d'importantes conséquences sur la biologie et l'écologie de cet écosystème. Premièrement, l'augmentation de température entraînerait une baisse des concentrations en OD des eaux notamment au niveau des eaux profondes, favorisant également la stratification des couches d'eau et par conséquent, une limitation des échanges entre les masses d'eaux. Cette situation pourrait également induire une augmentation de la consommation d'oxygène par les organismes (Gillooly *et al.*, 2001) et donc faire diminuer encore plus le niveau d'oxygène de la couche profonde au fur et à mesure que les eaux progressent du détroit de Cabot vers l'estuaire. Les organismes qui survivent dans ces milieux hypoxiques tels que le flétan du Groenland et la crevette nordique verraient alors leur marge de manœuvre au niveau physiologique, comportementale et métabolique réduite, limitant leur capacité d'acclimatation. Dans le cas du flétan du Groenland, on pourrait s'attendre à une diminution de la croissance ainsi qu'à une modification de la distribution des juvéniles pour qui l'estuaire est une nourricerie.

Une étude récente, effectuée en milieu contrôlé, a montré que chez le flétan du Groenland, le développement embryonnaire normal peut se produire jusqu'à 20 % de saturation en oxygène (Mejri *et al.* 2012). Cependant, pour des OD entre 20 et 35 %, le succès à l'éclosion est plus faible qu'à plus forte OD. Une hypoxie sévère (sous 20 % de saturation) empêche le développement embryonnaire et par conséquent, l'éclosion des œufs. Comme le développement des embryons et la qualité des œufs sont supérieurs chez les femelles ayant un indice de condition plus élevé (Mejri *et al.*, 2012). Finalement, la population du flétan du Groenland de l'EGSL se trouve à la limite sud de l'aire de distribution de l'espèce. Une augmentation de la température des eaux, combinée ou non avec une augmentation de la baisse de DO pourrait donc forcer le flétan du Groenland à migrer hors de l'estuaire et du Golfe.

4.3 IMPACTS SUR LES PÊCHERIES

Le flétan du Groenland est l'une des principales espèces visées par la pêche commerciale et la plus importante espèce de poissons visée par celle-ci dans l'EGSL. Sa présence importante dans les zones hypoxiques de l'estuaire et du golfe pose plusieurs questions d'importance sur sa gestion et son exploitation future, le phénomène d'hypoxie étant jugé comme préoccupant par plusieurs membres de la communauté scientifique. En effet, plusieurs études antérieures ont démontré que les environnements hypoxiques ont une influence directe sur les pêcheries, d'une part, en limitant la productivité des espèces et d'autre part, en ralentissant le taux de croissance et de survie des poissons. L'hypoxie peut également contrôler les interactions entre espèces dans les populations naturelles. En effet, plusieurs auteurs ont montré que l'hypoxie peut réduire l'aire de distribution des proies, ce qui améliore l'efficacité de la prédation et contribue à l'augmentation du nombre de prédateurs (Breitburg 2002; Eby *et al.*, 2005; Costantini *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2010b; Brandt *et al.*, 2011). Cet effet positif à court terme de l'hypoxie pour les prédateurs est contrebalancé par un effet négatif à long terme, car, la surconsommation de proies et la diminution de l'habitat convenable pour les prédateurs induisent une diminution de la

dépendance à la densité des prédateurs (Breitburg 2002; Eby *et al.*, 2005; Costantini *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2010a; Brandt *et al.*, 2011). Depuis les années 1960, l'augmentation des zones hypoxiques/anoxiques a entraîné des changements chez de nombreuses populations de poissons, les poissons démersaux étant remplacés par des espèces planctoniques omnivores (e.g. Diaz, 2001; Wu, 2002; Ekau *et al.*, 2010). Plusieurs pêcheries importantes ont été touchées dans différents milieux, par exemple celles du homard de Norvège dans le Kattegat (Suède – Danemark), de la morue dans la mer Baltique, où encore dans la mer Noire où sur les 26 pêcheries de poissons démersaux existantes dans les années 1960, seules six sont encore présentes (e.g. Diaz, 2001; Wu, 2002; Ekau *et al.*, 2010). Dans le Saint-Laurent, bien que, la population de flétan du Groenland ait déjà été plus importante par le passé, notamment avant les années 1980 (Bowering, 1982), la population est demeurée stable depuis les années 1980. Il est donc peu probable que l'hypoxie cause de telles chutes de populations dans les conditions actuelles. Cependant, comme expliqué précédemment, une augmentation progressive de la température de l'eau suite au réchauffement climatique pourrait accentuer l'impact de l'hypoxie sur l'abondance future du flétan du Groenland dans l'EGSL.

PERSPECTIVES

Dans cette étude, nous avons examiné les impacts de l'hypoxie sur la distribution, l'abondance et la croissance du flétan du Groenland dans l'EGSL. Nous avons également amélioré nos connaissances sur la condition et le niveau des réserves énergétiques des individus qui se trouvent dans les milieux les plus hypoxiques du Saint-Laurent. Afin d'aller plus loin dans la compréhension de la résistance de cette espèce à l'hypoxie, il serait intéressant d'effectuer certaines recherches complémentaires. En effet, dans le cadre du réchauffement climatique, une augmentation de la température des eaux du Saint-Laurent surviendra avec la diminution des teneurs en oxygène dissous. Il serait donc nécessaire d'examiner les effets d'une élévation de la température sur la distribution, l'abondance, la croissance et la condition du stock du flétan d'autant plus que celui-ci est à la limite sud de l'aire de distribution de l'espèce.

En ce qui concerne les principales réserves énergétiques présentes chez le flétan du Groenland, il n'existe aucune étude qui ait démontré de manière très précise la localisation corporelle de ces réserves et la hiérarchisation de leur utilisation en situation de stress. Il serait important de soumettre des individus à une longue durée de jeûne tout en observant la séquence d'utilisation des réserves lipidiques et protéiques. Comme, d'une part, le muscle blanc constitue la portion la plus importante de la masse corporelle du flétan (~ 40 %) et que, d'autre part, il est un tissu important de stockage des lipides, on devrait s'attendre à ce que les flétans puisent de l'énergie dans leurs réserves lipidiques musculaires en tout premier lieu, puis lorsque les réserves lipidiques sont épuisées, à partir du catabolisme des protéines musculaires tel que démontré chez la plie commune (*Pleuronectes platessa*) et la plie rouge (*Pseudopleuronectes americanus*) (Plante *et al.*, 2005).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette thèse visait à étudier l'impact de faibles niveaux d'OD dans l'EGSL sur la distribution, l'abondance et la croissance du flétan du Groenland, l'une des principales espèces de poissons de fond y faisant l'objet d'une pêche commerciale. À l'aide des données récoltées en milieu naturel depuis 1990 par le Ministère de Pêches et Océans Canada, nous avons pu mettre en évidence une importante association entre les zones hypoxiques présentes dans l'EGSL et la distribution spatiale et l'abondance du flétan du Groenland. Nos résultats montrent une abondance beaucoup plus importante dans les habitats caractérisés par de faibles teneurs en oxygène, principalement chez les juvéniles, que l'on soit en période de faible ou de forte abondance. Cette étude a permis de clairement identifier l'estuaire du Saint-Laurent comme la principale nourricerie de cette population de flétan du Groenland et démontré la grande tolérance à l'hypoxie de cette espèce. Nos travaux ont permis de démontrer que les faibles niveaux d'OD affectent la croissance des juvéniles, mais que les effets négatifs de ces faibles niveaux d'OD ne sont cependant pas assez importants pour provoquer un déplacement de population.

Nous avons pu démontrer que les tailles moyennes à 1 et 2 ans ainsi que le taux d'accroissement entre 1 et 2 ans entre les zones de l'EGSL sont influencés par les différentes conditions physiques (oxygène, température et profondeur) et densités de poissons et sont largement supérieurs à ceux observés chez d'autres populations de la même espèce. Le taux d'accroissement varie inversement avec l'OD, et il diminue de façon significative sous les 80 $\mu\text{mol/L}$ ($\sim 25\%$ saturation). Aucun effet de la température sur le taux d'accroissement n'a été observé dans notre étude malgré que l'influence de ce facteur ait déjà été démontré pour cette espèce (Sünksen *et al.*, 2010).

Nos résultats ont permis de démontrer que la teneur en eau du muscle et du foie pourrait fournir un moyen précis pour estimer les réserves d'énergie disponibles chez le flétan. De plus, nous avons validé l'utilisation d'indices simples de la condition tels que le facteur de condition de Fulton et l'indice hépato-somatique comme indicateurs de la teneur en énergie chez cette espèce. Ces mesures simples pourraient être utilisées pour faire un suivi de l'état énergétique du stock du flétan et fournir un outil supplémentaire pour la gestion durable des stocks de cette espèce.

D'une manière générale, nos travaux auront grandement contribué à l'amélioration des connaissances sur les impacts de l'hypoxie sur l'une des plus importantes espèces commerciales dans l'EGSL. Ils nous auront permis d'avoir une vision plus claire de la tolérance de l'espèce aux conditions hypoxiques et de sa croissance en faibles conditions d'oxygène, fournissant ainsi des outils pour mieux évaluer les impacts d'une détérioration supplémentaire des niveaux d'OD sur l'abondance et la croissance de cette ressource.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AIT YOUCEF, W., LAMBERT, Y., AUDET, C. 2013. Spatial distribution of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in relation to abundance and hypoxia in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Oceanography* 22: 41-60.
- ALBERT, O.T. 2003. Migration from nursery to spawning area in relation to growth and maturation of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northeast Arctic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 31: 113-125.
- ALBERT, O.T., HARBITZ, A., HØINES, A.S. 2003. Greenland halibut observed by video in front of survey trawl: behaviour, escapement, and spatial pattern. *Journal of Sea Research* 50:117-127.
- ANDERSON, J.T. 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 8: 55-66.
- AQUAMAPS, 2013. Computer generated native distribution map for *Reinhardtius hippoglossoides* (Greenland halibut) (modelled future range map based on IPCC A2 emissions scenario). www.aquamaps.org, version of Aug. 2013.
- ARCHAMBAULT, D., BOURDAGES, H., BERNIER, B., FRÉCHET, A., GAUTHIER, J., GRÉGOIRE, F., LAMBERT, J., SAVARD, L. 2012. Preliminary results from the groundfish and shrimp multidisciplinary survey in August 2011 in the Estuary and northern Gulf of St. Lawrence. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document, 2011/112: vi + 97 p.
- ATKINSON, D.B., ROSE, G.A., MURPHY, E.F. BISHOP, C.A. 1997. Distribution changes and abundance of northern cod (*Gadus morhua*), 1981-1993. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 132-138.

- BAGENAL, T.B. 1978. Age and growth. In: T.B. Bagenal, (ed) Methods for assessment of fish production in freshwater, 3rd edition. Blackwell Scientific Publication, Oxford, UK. pp. 101-136.
- BEAUGRAND, G., BRANDER, K.M., LINDLEY, J.A., SOUISSI, S., REID, P.C. 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426: 661-664.
- BEAUGRAND, G., REID, P. C., IBAÑEZ, F., LINDLEY, J. A. EDWARDS, M. 2002. Reorganisation of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296: 1692-1694.
- BERNIER, B., CHABOT, D. 2012. Assessment of Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) stock status in the Gulf of St. Lawrence (4RST) in 2010 and diet description for this population. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document, 2012/XX: ix + 87 p.
- BLANCHARD J.L., MILLS, C., JENNINGS, S., FOX, C.J., RACKHAM, B.D., EASTWOOD, P.D., O'BRIEN, C.M. 2005. Distribution-abundance relationships for North Sea Atlantic cod (*Gadus morhua*): observation versus theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 2001-2009.
- BOLGER, T. CONNOLLY P. L. 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology* 34: 171-182.
- BORCHERS, D.L., BUCKLAND, S.T., PRIEDE, I.G. AHMADI, S. 1997. Improving the precision of the daily egg production method using generalized additive models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2727-2742.
- BOURDAGES, H., ARCHAMBAULT, D., BERNIER, B., FRÉCHET, A., GAUTHIER, J., GRÉGOIRE, F., LAMBERT, J. SAVARD, L. 2008. Preliminary results from the groundfish and shrimp multidisciplinary survey in August 2008 in the Northern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Data Report of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1210. 73 p.
- BOURDAGES, H., ARCHAMBAULT, D., BERNIER, B., FRÉCHET, A., GAUTHIER, J., GRÉGOIRE, F., LAMBERT, J. SAVARD, L. 2010. Preliminary results from the groundfish and shrimp multidisciplinary survey in

- August 2009 in the Northern Gulf of St. Lawrence. Canadian Data Report of Fisheries and Aquatic Sciences. 1226. 72 p.
- BOURDAGES, H.L., SAVARD, L., ARCHAMBAULT, D. VALOIS, S. 2007. Results from the August 2004 and 2005 comparative fishing experiments in the northern Gulf of St. Lawrence between the CCGS Alfred Needler and the CCGS Teleost. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences. 2750. 57 p.
- BOWERING, W.R. 1982. Population dynamics of Greenland halibut in the Gulf of St. Lawrence. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 3: 141-147.
- BOWERING, W.R. 1983. Age, growth, and sexual maturity of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum), in the Canadian Northwest Atlantic. Fishery Bulletin 81, 599-611.
- BOWERING, W.R., NEDREAAS, K.H. 2001. Age validation and growth of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum)): A comparison of populations in the northwest and northeast Atlantic. Sarsia 86: 53-68.
- BRADFORD, R. G. 1993. Differential utilization of storage lipids and storage proteins by Northwest Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). Journal of Fish Biology 43: 811-824.
- BRANDT, S.B., COSTANTINI, M., KOLESAR, S., LUDSIN, S.A., MASON, D.M., RAE, C.M., ZHANG, H. 2011. Does hypoxia reduce habitat quality for Lake Erie walleye (*Sander vitreus*)? A bioenergetics perspective. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 68: 857-879.
- BREITBURG, D.L. 2002. Effects of hypoxia, and the balance between hypoxia and enrichment, on coastal fishes and fisheries. Estuaries 25: 767-781.
- BRETT, J.R. 1979. Environmental factors and growth. In Fish physiology. Vol. 8. Bioenergetics and growth. Edited by W.S. Hoar, D.J. Randall, and J.R. Brett. Academic Press, New York. pp. 599-675.
- BRIERLEY, A.S., KINGSFORD, M.J. 2009. Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. Current Biology 19: 602-614.

- BROUWER, M., LARKIN, P., BROWN-PETERSON, N., KING, C., MANNING, S., DENSLOW, N. 2004. Effects of hypoxia on gene and protein expression in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Marine Environmental Research* 58: 787-792.
- BROWN-PETERSON, N.J., LARKIN, P., DENSLOW, N., KING, C., MANNING, S., BROUWER, M. 2005. Molecular indicators of hypoxia in the blue crab *Callinectes sapidus*. *Marine Ecology Progress Series* 286: 203-215.
- BROWN-PETERSON, N.J., MANNING, C.S., PATEL, V., DENSLOW, N.D., BROUWER, M. 2008. Effects of cyclic hypoxia on gene expression and reproduction in a grass shrimp, *Palaemonetes pugio*. *Biological Bulletin* 214: 6-16.
- BUREL, C., PERSON-LE RUYET, J., GAUMET, F., LE ROUX, A., SÉVÈRE, A., BOEUF, G. 1996. Effects of temperature on growth and metabolism in juvenile turbot. *Journal of Fish Biology* 49: 678-692.
- CAMPANA, S.E., MOHN, R.K., SMITH, S.J., CHOUINARD, G.A. 1995. Spatial implications of a temperature-based growth model for Atlantic cod (*Gadus morhua*) off the eastern coast of Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 2445-2456.
- CASTONGUAY, M., ROLLET, C., FRÉCHET, A., GAGNON, P., GILBERT, D., BRÊTHES, J.C. 1999. Distribution changes of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in the northern Gulf of St Lawrence in relation to an oceanic cooling. *ICES Journal of Marine Science* 56: 333 -344.
- CHABOT, D. 2004. Chronic non-lethal levels of hypoxia limit distribution and growth of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf of St. Lawrence, Canada. In: G.L. Rupp and M.D. White, Editors, *Proceedings of the Seventh International Symposium on Fish Physiology, Toxicology and Water Quality*, Tallinn, Estonia, May 12-15, 2003, EPA 600/R-04/049. US, Environmental Protection Agency, Ecosystems Research Division, Athens, Georgia, USA (2001), 183-205. <http://water.montana.edu/symposium/proceedings/default.htm>.
- CHABOT, D., CLAIREAUX, G. 2008. Environmental hypoxia as a metabolic constraint on fish: the case of Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Marine Pollution Bulletin* 57: 287-294.

- CHABOT, D., DUTIL, J.D. 1999. Reduced growth of Atlantic cod in non-lethal hypoxic conditions. *Journal of Fish Biology* 55: 472-491.
- CHAPMAN, L.J., MCKENZIE, D. 2009. Behavioural responses and ecological consequences. Invited book chapter pp. 26-77. In: Richards, J.G., A.P. Farrell, and C.J. Brauner (Eds). *Hypoxia in Fishes*. Elsevier, San Diego.
- CHEUNG, W. W. L., LAM, V. W. Y., SARMIENTO, J. L., KEARNEY, K., WATSON, R., ZELLER, D., PAULY, D. 2010. Large-scale redistribution of maximum catch potential in the global ocean under climate change. *Global Change Biology* 16: 24-35.
- CHEUNG, W.W.L., LAM, V.W.Y., SARMIENTO, J.L., KEARNEY, K., WATSON, R., PAULY, D. 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries* 10: 235-251.
- CHEUNG, W.W.L., SARMIENTO, J.L., DUNNE, J., FRÖLICHER, T.L., LAM, V.W.Y., DENG PALOMARES, M. L., WATSON, R., PAULY, D. 2013. Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. *Nature Climate Change* 3: 254-258.
- CLOERN, J. E. 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* 210: 223-253.
- CONE, R.S. 1989. The need to reconsider the use of condition indices in fishery science. *Transactions of the American Fisheries Society* 118: 510-514.
- CORRAZE G., KAUSHIK S.J. 1999. Les lipides des poissons marins et d'eau douce. Oléagineux, Corps gras, *Lipides* 6: 111-115.
- COSTANTINI, M., LUDSIN, S.A., MASON, D.M., ZHANG, X., BOICOURT, W.C., BRANDT, S.B. 2008. Effect of hypoxia on habitat quality of striped bass (*Morone saxatilis*) in Chesapeake Bay. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 989-1002.
- COSTOPOULOS, C.G., FONDS, M. 1989. Proximate body composition and energy content of plaice (*Pleuronectes platessa*) in relation to the condition factor. *Netherlands Journal of Sea Research* 24: 45-55.

- COTE, D., MOULTON, S., FRAMPTON, P.C.B., SCRUTON, D.A. MCKINLEY, R.S. 2004. Habitat use and early winter movements by juvenile Atlantic cod in a coastal area of Newfoundland. *Journal of Fish Biology* 64: 665-679.
- CRAIG, J.K., CROWDER, L.B. HENWOOD, T.A. 2005. Spatial distribution of brown shrimp (*Farfantepenaeus aztecus*) on the northwestern Gulf of Mexico shelf: effects of abundance and hypoxia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 1295-1308.
- CRECCO, V. OVERHOLTZ, W.J. 1990. Causes of density-dependent catchability for Georges bank haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 385-394.
- CSIRKE, J. 1980. Recruitment in the Peruvian anchovy and its dependence on the adult population. In: *The assessment and management of pelagic fish stocks*. Saville, A. (ed.) Rapp. P.V. Réun. CIEM. 177. pp 307-313.
- D'AMOURS, D. 1993. The distribution of cod (*Gadus morhua*) in relation to temperature and oxygen level in the Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Oceanography* 2: 24-29.
- DAUFRESNE, M., LENGFELLNER, K., SOMMER, U. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 12788-12793.
- DAWSON, A.S., GRIMM, A.S. 1980. Quantitative seasonal changes in the protein, lipid and energy content of the carcass, ovaries and liver of adult female plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Journal of Fish Biology* 16: 493-504.
- DE VERNAL, A., ST-ONGE, G., ET GILBERT, D. 2011. Oceanography and Quaternary geology of the St. Lawrence Estuary and the Saguenay Fjord. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 14: 012004.
- DFO, 2006. Assessment of the Greenland halibut Stock in the Gulf of St. Lawrence (4RST) in 2005. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Report. 11 p.

- DFO, 2010. Assessment of the Greenland halibut stock in the Gulf of St. Lawrence (4RST) in 2009. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Report. 2010/028. 28 p.
- DFO, 2011. Assessment of the Greenland halibut stock in the Gulf of St. Lawrence (4RST) in 2010. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Report. 2011/013. 13 p.
- DFO, 2013: Assessment of Greenland halibut in the Gulf of St. Lawrence (4RST) in 2012.
- DIAZ, R.J. 2001. Overview of hypoxia around the world. *Journal of Environmental Quality* 30: 275-281.
- DIAZ, R.J., BREITBURG, D.L. 2009. The hypoxic environment., eds. A.P. Farrell C.J. Brauner Hypoxia. *Fish Physiology Vol 27*. Academic Press. Amsterdam. 2-23 in JG. Richards
- DIAZ, R.J., ROSENBERG, R. 1995. Marine benthic hypoxia: a review of its ecological effects and the behavioral responses of benthic macrofauna. *Oceanographic Marine Biology Annual Review* 33: 245-303.
- DICKIE, L., TRITES, R.W. 1983. The gulf of St. Lawrence. In: Dickie, L., Trites, R.W. (Eds.), *Estuaries and Semi-Enclosed Seas*. Elsevier Scientific Publication, Amsterdam. pp 403-425.
- DOMENICI, P., LEFRANÇOIS, C., SHINGLES, A. 2007. Hypoxia and the antipredator behaviours of fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362: 2105-21.
- DOS SANTOS J., BURKOW I.C., JOBLING M. 1993. Patterns of growth and lipid deposition in cod, *Gadus morhua* L., fed natural prey and fish-based feeds. *Aquaculture* 110: 173-189.
- DU, J. 2002. Combined algorithms for fitting finite mixture distributions. Master's thesis, McMaster University, Hamilton, Ontario. 124 p.

- DUPONT-PRINET, A., VAGNER, M., CHABOT, D., AUDET, C. 2013. Impact of hypoxia on the metabolism of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 70: 461-469.
- DUTIL, J.D., CASTONGUAY, M., GILBERT, D., GASCON, D. 1999. Growth, condition, and environmental relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf of St. Lawrence and implications for management strategies in the Northwest Atlantic, Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56: 1818-1831.
- DUTIL, J.-D., LAMBERT, Y., CHOUINARD, G.A., FRÉCHET, A. 1995. Fish condition: what should we measure in cod (*Gadus morhua*). DFO. Atlantic Fish. Research Document. 95/11. 26 p.
- DUTIL, J. D., SYLVESTRE, E. L., GAMACHE, L., LAROCQUE, R. GUDERLEY, H. 2007. Burst and coast use, swimming performance and metabolism of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in sub-lethal hypoxic conditions. Journal of Fish Biology 71: 363-375.
- DWYER, K.S., BUREN, A. KOEN-ALONSO, M. 2010. Greenland halibut diet in the Northwest Atlantic from 1978 to 2003 as an indicator of ecosystem change. Journal of Sea Research 64: 436-445.
- DYCK, M.; WARKENTIN, P.H., TREBLE, M. A. 2007. A bibliography of documents on *Reinhardtius hippoglossoides* (a.k.a. Greenland turbot) 1936-2005 Canadian Technical Reports of Fisheries and Aquatic Sciences 2683, 309.
- EBY, L.A., CROWDER, L.B., MCCLELLAN, C.M., PETERSON, C.H., POWERS, M.J. 2005. Habitat degradation from intermittent hypoxia: impacts on demersal fishes. Marine Ecology Progress Series 291: 249-261.
- EBY, L.A., CROWDER, L.B. 2002. Hypoxia-based habitat compression in the Neuse River Estuary: context-dependent shifts in behavioral avoidance thresholds. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 59: 952-965.
- EDWARDS, M., RICHARDSON, A.J. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. Nature. 430, 881-884.

- EKAU, W., AUDEL, H., PÖRTNER, H.-O., GILBERT, D. 2010. Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish). *Biogeosciences* 7: 1669-1699.
- ELIASSEN, J.-E., VAHL, O. 1982a. Seasonal variations in biochemical composition and energy content of liver, gonad and muscle of mature and immature cod, *Gadus morhua* (L.) from Balsfjorden, northern Norway *Journal of Fish Biology* 20: 707-716.
- ELIASSEN, J.-E., VAHL, O. 1982b. Seasonal variations in the gonad size and the protein and water content of cod, *Gadus morhua* (L.), muscle from Northern Norway. *Journal of Fish Biology* 20: 527-533.
- EVERITT, B.S., HAND, D.J. 1981. Finite mixture distributions. Chapman and Hall, London, 143 p.
- FRÉCHET, A. 1987. Biology and fishery of Greenland halibut in the Gulf of St. Lawrence. NAFO SCR Doc. 87/95. 11 p.
- FRETWELL, S.D. LUCAS, H.L. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.
- FROESCHKE, J., STUNZ, G. 2012. Hierarchical and interactive habitat selection in response to abiotic and biotic factors: The effect of hypoxia on habitat selection of juvenile estuarine fishes. *Environmental Biology of Fishes* 93: 31-41.
- FRÖLICHER, T. L., JOOS, F., PLATTNER, G. K., STEINACHER, M. DONEY, S. C. 2009. Natural variability and anthropogenic trends in oceanic oxygen in a coupled carbon cycle in a coupled carbon cycle-climate model ensemble. *Global Biogeochemical Cycles* 23, GB1003.
- FRY, F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: Hoar, W.S., Randall, D.J. (Eds.), *Environmental Relations and Behavior* (VI). Academic Press, New York. pp. 1-98.
- FU, S.-J., BRAUNER, C.J., CAO, Z.-D., RICHARDS, J.G., PENG, J.-L., DHILLON, R., WANG, Y. X. 2011. The effect of acclimation to hypoxia and sustained exercise

- on subsequent hypoxia tolerance and swimming performance in goldfish (*Carassius auratus*). *The Journal of Experimental Biology* 214: 2080-2088.
- GAGNON, P. 1991. The effects of set to strata allocation adjustments. Canadian Atlantic Fisheries Scientific Advisory Committee Research Document, 1991/062. 8 p.
- GENOVESI, L., DE VERNAL, A., THIBODEAU, B., HILLAIRES-MARCEL, C., MUCCI, A., GILBERT, D. 2011. Recent changes in bottom water oxygenation and temperature in the Gulf of St. Lawrence: Micropaleontological and geochemical evidence. *Limnology and Oceanography* 56: 1319-1329.
- GEWIN, V. 2010. Dead in the water. *Nature* 466: 812-814.
- GIBSON, R.N. 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* 32: 191-206.
- GILBERT, D. 2004. Propagation of temperature signals from the northwest Atlantic continental shelf edge into the Laurentian Channel. ICES CM 2004/N:07.
- GILBERT, D., CHABOT, D., ARCHAMBAULT, P., RONDEAU, B., HÉBERT, S. 2007. Appauvrissement en oxygène dans les eaux profondes du Saint-Laurent marin: causes possibles et impacts écologiques. *Naturaliste Canadien* 131: 67-75.
- GILBERT, D., SUNDBY, B., GOBEIL, C., MUCCI, A., TREMBLAY, G.-H. 2005. A seventy-two year record of diminishing deep-water oxygen in the St. Lawrence estuary: the northwest Atlantic connection. *Limnology and Oceanography* 50: 1654-1666.
- GILLOOLY, J. F., BROWN, J. H., WEST, G. B., SAVAGE, V. M., CHARNOV, E. L. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248-2251.
- GORECKI, A. 1975. Calorimetry in ecological studies. In *Methods for ecological bioenergetics*. IBP Handbook N° 24. Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp. 275-289.

- GUNDERSEN, A. C., KJESBU, O. S., NEDREAAS, K. H., STENE, A. 1999. Fecundity of northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 25: 29-36.
- HASTIE, T. TIBSHIRANI, R. 1986. Generalized Additive Models. Statistical Science 1: 297-310.
- HASTIE, T., TIBSHIRANI, R. 1990. Generalized Additive Models. London: Chapman & Hall. 352 p.
- HAUG, T., GULLIKSEN, B. 1982. Size, age, occurrence, growth, and food of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) in coastal waters of western Spitzbergen. Sarsia. 68: 293-297.
- HELLY, J.J., LEVIN, L.A. 2004. Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 51: 1159-1168.
- HEMPEL G. A. 1957. Short note on the relationship between stock density and growth. Joint ICES/ICNAF/FAO Scientific meeting. ICNAF Special Publications. 2: 35.
- HIDDINK, J.G., TER HOFSTEDÉ, R. 2008. Climate induced increases in species richness of marine fishes. Global Change Biology 14: 453-460.
- HILBORN, R., WALTHERS, C.J. 1992. Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty. New York: Chapman and Hall. 570 p.
- HOLDWAY, D.A. BEAMISH. F.W.H. 1984. Specific growth rate and body composition of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 81: 147-170.
- HOUDE, E.D. 1997. Patterns and consequences of selective processes in teleost early life histories. In: Chambers, R.C., Trippel, E.A. (Eds.), Early Life History and Recruitment in Fish Populations. Chapman and Hall, London. pp. 173-196.
- ILES T.C., BEVERTON R.J. 2000. The concentration hypothesis: the statistical evidence. ICES Journal of Marine Science 57: 216-227.

- IMSLAND, A.K., FOSS, A., GUNNARSSON, S., BERNTSSEN, M.H., FITZGERALD, R., BONGA, S. W., HAM, E. V., NÆVDAL, G., STEFANSSON, S.O. 2001. The interaction of temperature and salinity on growth and food conversion in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture* 198: 353-367.
- IRIE, T., FISCHER, K. 2009. Ectotherms with a calcareous exoskeleton follow the temperature-size rule-evidence from field survey. *Marine Ecology Progress Series* 385: 33-37.
- JOBLING, M. 1993. Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. In: J.C. Rankin & F.B. Jensen. *Fish ecophysiology*. Chapman & Hall, London. pp. 1-44.
- JOBLING, M., KNUDSEN, R., PEDERSEN, P.S., DOS SANTOS, J. 1991. Effects of dietary composition and energy content on the nutritional energetics of cod, *Gadus morhua*. *Aquaculture* 92: 243- 257.
- JØRGENSEN, O.A. 1997a. Movement patterns of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum), at west Greenland, as inferred from trawl survey distribution and size data. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 21: 23-38.
- JØRGENSEN, O.A. 1997b. Pelagic occurrence of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum), in west Greenland waters. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 21: 39-50.
- JUANES, F. 2007. Role of habitat in mediating mortality during the post-settlement transition phase of temperate marine fishes. *Journal of Fish Biology* 70: 661-677.
- JUSTIC, D., RABALAIS, N.N., TURNER, R.E. 1996. Effects of climate change on hypoxia in coastal waters: a doubled CO₂, scenario for the northern Gulf of Mexico. *Limnology and Oceanography* 41: 992-1003.
- KAARTVEDT, S., ROSTAD, A. KLEVJER, T. A. 2009. Sprat *Sprattus sprattus* can exploit low oxygen waters for overwintering. *Marine Ecology Progress Series* 390: 237-249.

- KAMYKOWSKI, D., ZENTARA, S-J. 1990. Hypoxia in the world ocean as recorded in the historical data set. *Deep Sea Research* 37: 1861-1874.
- KENNEDY, J., GUNDERSEN, A.C., BOJE, J. 2009. When to count your eggs: Is fecundity in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* W.) down-regulated? *Fisheries Research* 100: 260-265.
- KJESBU, O.S., J. KLUNGSØYR, H. KRYVI, P.R. WITTHAMES. GREER WALKER. M. 1991. Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 48: 2333-2343.
- KOUTITONSKY, V., BUGDEN, G. L. 1991. The physical oceanography of the Gulf of the St. Lawrence: A review with emphasis on the synoptic variability of the motion. Dans *Le Golfe du Saint-Laurent : Petit Océan ou Grand Estuaire ?*, Therriault, J. C. (Ed.), Publication Spéciale Canadienne des Sciences Halieutiques et Aquatiques 113: 57-90.
- KRAMER, D.L. 1987. Dissolved oxygen and fish behaviour. *Environmental Biology of Fishes* 18: 81-92.
- KRUSE, G.H., BEZ, N., BOOTH, A., DORN, M.W., HILLS, S., LIPCIUS, R.N., PELLETIER, D., ROY, C., SMITH, S.J. WITHERELL, D. 2001. Spatial processes and management of marine populations. Anchorage, Alaska: University of Alaska Sea Grant. 170 p.
- LAMBERT, Y., DUTIL, J.-D. 1997a. Condition and energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*) during the collapse of the northern Gulf of St. Lawrence stock. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2388-2400.
- LAMBERT, Y., DUTIL, J.-D. 1997b. Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54 (Suppl. 1): 104-112.
- LANGE, A.M. 1991. Alternative survey indices for predicting availability of longfin squid to seasonal northwest Atlantic fisheries. *North American Journal of Fisheries Management* 11: 443-443.

- LAVOIE, D., STARR, M., ZAKARDJIAN, B. LAROUCHE, P. 2007. Identification of ecologically and biologically significant areas (EBSA) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence: primary production. Canadian Science Advisory Secretariat Science Research Document. 2007/079. 33 p.
- LAWSON, J. W., MAGALHAES, A. M., MILLER, E. H. 1998. Important prey species of marine vertebrate predators in the northwest Atlantic: Proximate composition and energy density. Marine Ecology Progress Series 164:13-26.
- LE CREN, C.D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in perch, *Perca fluviatilis*. Journal of Animal Ecology 20: 201-209.
- LEIM, A. H., TIBBO, S. N., DAY, L. R. 1957. Explorations for herring in Canadian Atlantic waters, 1945-1950. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada 111: 35-83.
- LESAGE, V., GOSSELIN, J.F., LAWSON, J., HAMMILL, O. 2007. Ecologically and biologically significant areas (EBSAs) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence - a marine mammal perspective. Canadian Science Advisory Secretariat Science Research Document.2007/046. 96 p.
- LOVE, M. 1980. The chemical biology of fishes, volume 2. Advances 1968-1977. Academic Press, Toronto.
- LOVE, R.M. 1970. The chemical biology of fishes. Academic Press, New York.
- MACCALL, A.D. 1976. Density Dependence of catchability coefficient in the California Pacific sardine, *Sardinops Sagax Caerulea*. Purse Seine Fishery. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report. pp. 136-148.
- MACCALL, A.D. 1990. Dynamic geography of marine fish populations. Seattle: University of Washington Press. 163 p.
- MACDONALD, P., WITH CONTRIBUTIONS FROM J. DU. 2011. Mixdist: Finite Mixture Distribution Models. R package version 0.5-2. PUBLISHER. Website accessed February 20, 2011, at <http://www.r-project.org>.

- MACDONALD, P.D.M. 1987. Analysis of length-frequency distributions. In: Summer felt, R.C., Hall, G.E. (Eds.), Age and Growth of Fish. Iowa State University Press, Ames. IA, pp. 371-384 .
- MADDOCK, D.M., BURTON, M.P.M. 1994. Some effects of starvation on the lipid and skeletal muscle layers of the winter flounder, *Pleuronectes americanus*. Canadian Journal of Zoology 72: 1672-1679.
- MARAVELIAS, C.D. REID, D.G. 1997. Identifying the effects of oceanographic features and zooplankton on prespawning herring abundance using generalized additive models. Marine Ecology Progress Series 147: 1-9.
- MARSHALL, C.T., FRANK, K.T. 1995. Density-dependent habitat selection by juvenile haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) on the south western Scotian Shelf. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 52: 1007-1017.
- MCLEESE, J. M., MOON. T.W. 1989. Seasonal changes in the intestinal mucosa of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum), from Passamaquoddy Bay, New Brunswick. Journal of Fish Biology 35:381-393.
- MCMAHON, B.R. 2001. Respiratory and circulatory compensation to hypoxia in crustaceans. Respiration Physiology 128: 349-364.
- MEJRI, S., TREMBLAY, R., LAMBERT, Y., AUDET, C. 2012. Influence of different levels of dissolved oxygen on the success of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) egg hatching and embryonic development. Marine Biology 159: 1693-1701.
- MORIN, B., BERNIER, B. 2003. Assessment of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Gulf of St. Lawrence in 2002. DFO. Canadian Science Advisory Secretariat Research Document. 2003/08. 75 p.
- MORIN, B., BERNIER, B., CHABOT, D., MAGUIRE, J.J. 1995. Evaluation et biologie du flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 1995. Document de recherche sur les pêches dans l'Atlantique 95/59: pp. 1-47.

- MPO, 2007. Évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2006. MPO, Secrétariat canadien de consultation scientifique, Avis scientifique, 2007/044, 15.
- MPO, 2008. Évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2007. Secrétariat canadien de consultation scientifique, Avis scientifique, 2008/044. 15.
- MPO, 2009. Évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2008. Secrétariat canadien de consultation scientifique, Avis scientifique, 2009/020.
- MPO, 2010. Évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2009. Secrétariat canadien de consultation scientifique, Avis scientifique. 2010/028.
- MPO, 2013. Évaluation du flétan du Groenland du golfe Saint-Laurent (4RST) en 2012. Secrétariat canadien de consultation scientifique, Avis scientifique, 2013/039.
- MUETER, F.J. NORCROSS, B.L. 1999. Linking community structure of small demersal fishes around Kodiak Island, Alaska, to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* 190: 37-51.
- MURAWSKI, S.A. FINN, J.T. 1988. Biological bases for mixed-species fisheries: species co-distribution in relation to environmental and biotic variables. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1720-1735.
- MYERS, R.A., STOKES, K. 1989. Density-dependent habitat utilization of groundfish and the improvement of research surveys. *ICES Journal of Marine Science C.M. Document* 1989/D:15, 10pp.
- NANTON, D.A., LALL, S.P., MCNIVEN, M.A. 2001. Effects of dietary lipid level on liver and muscle lipid deposition in juvenile haddock, *Melanogrammus aeglefinus* L. *Aquaculture Research* 32, 225-234.
- NATIONAL RESEARCH COUNCIL (NRC), 1993. Nutrient requirements of fish. National Academy Press, Washington, DC, 114pp.

- NEUENFELDT, S., BEYER, J.E. 2003. Oxygen and salinity characteristics of predator-prey distributional overlaps shown by predatory Baltic cod during spawning. *Journal of Fish Biology* 62: 168-183.
- NIXON, S.W. 1995. Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41: 199-219.
- OLSVIK, P.A., KRISTENSEN, T., WAAGBØ, R., TOLLEFSEN, K-E., ROSSELAND, B.O., TOFTEN, H. 2006. Effects of hypo- and hyperoxia on transcription levels of five stress genes and the glutathione system in liver of Atlantic cod *Gadus morhua*. *Journal of Experimental Biology* 209: 2893-2901.
- OUELLET, P. 2007. Contribution to the identification of ecologically and biologically significant areas (EBSA) for the Estuary and the Gulf of St. Lawrence: the fish eggs and larvae and crustacean decapods larvae layer. Canadian Science Advisory Secretariat Science Research Document. 2007/011. 70 p.
- OUELLET, P., BUI, A. O. V., BERNIER, B. 2011. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* Walbaum, 1792) early stage distribution in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 43: 121-129.
- PAULY, D., KINNE, O. 2010. Gasping fish and panting squids: oxygen, temperature and the growth of water-breathing animals: In: Kinne O (ed) Excellence in ecology. Book 22. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe. 216 p.
- PELLETIER, D., GUDERLEY, H., DUTIL, J.-D. 1993. Effects of growth rate, temperature, season and body size on glycolytic enzyme activities in the white muscle of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Journal of Experimental Zoology* 265: 477-487.
- PERRY, A.L., LOW, P.J., ELLIS, J.R., REYNOLDS, J.D. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308: 1912-1915.
- PERRY, R.I., SMITH, S.J. 1994. Identifying habitat associations of marine fishes using survey data: an application to the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 589-602.

- PETITGAS, P. 1998. Biomass-dependent dynamics of fish spatial distributions characterized by geostatistical aggregation curves. *ICES Journal of Marine Science* 55: 443-453.
- PIHL, L. 1994. Changes in the diet of demersal fish due to eutrophication-induced hypoxia in the Kattegat, Sweden. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 321-336.
- PIHL, L., BADEN, S.P., DIAZ, R.J. 1991. Effets of periodic hyoxia on distribution of demersal fish and crustaceans. *Marine Biology* 108: 349-360.
- PILLET, M. 2013 Détermination des contraintes métaboliques en fonction du niveau d'hypoxie chez des espèces commercialement exploitées dans le Saint- Laurent. Mécanismes biochimiques et génomiques. Thèse de Doctorat. Université du Québec à Rimouski, Rimouski: 160 p.
- PLANTE, S., AUDET, C., LAMBERT, Y., DE LA NOUE, J. 2005: Alternative methods for measuring energy content in winter flounder. *North American Journal of Fisheries Management* 25: 1-6.
- PLANTE, S., CHABOT, D., DUTIL, J.D. 1998. Hypoxia tolerance in Atlantic cod. *Journal of Fish Biology* 53, 1342-1356.
- PLOURDE, S., DODSON, J.J., RUNGE, J.A. THERRIault, J.C. 2002. Spatial and temporal variations in copepod community structure in the lower St. Lawrence Estuary, Canada. *Marine Ecology Progress Series* 230: 211-224.
- PLOURDE, S., JOLY, P., RUNGE, J.A., DODSON, J. ZAKARDJIAN, B. 2003. Life cycle of *Calanus hyperboreus* in the lower St. Lawrence Estuary and its relationship to local environmental conditions. *Marine Ecology Progress Series* 255: 219-233.
- PLOURDE, S., JOLY, P., RUNGE, J.A., ZAKARDJIAN, B. DODSON, J.J. 2001. Life cycle of *Calanus finmarchicus* in the lower St. Lawrence Estuary: the imprint of circulation and late timing of the spring phytoplankton bloom. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 647-658.

- PLOURDE, S., MCQUINN, I.A. 2010. Ecologically and biologically significant areas in the Gulf of St. Lawrence: zooplankton and secondary production. Canadian Science Advisory Secretariat Science Research Document. 2009/104. 31 p.
- PLOURDE, S., WINKLER, G., JOLY, P., ST-PIERRE, J.F. STARR, M. 2010. Long-term seasonal and interannual variations of krill spawning in the lower St Lawrence estuary, Canada, 1979-2009. *Journal of Plankton Research* 33: 703-714.
- PÖRTNER, H.O. 2010. Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems. *Journal of Fish Biology* 213: 881-893.
- PÖRTNER, H.O., KNUST, R. 2007. Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science* 315: 95-97.
- PÖRTNER, H.O., PECK, M.A. 2010. Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. *Journal of Fish Biology* 77: 1745-1779.
- QUINN, G. P., KEOUGH, M. J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge. 556 p.
- R, 2010. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- RAÄTZ, H. J., LLORET, J. 2005. Long-term variability of growth and recruitment of cod (*Gadus morhua*) off Greenland. *Journal of Marine Science* 62: 1310-1321.
- RABALAIS, N. N., DÍAZ, R. J., LEVIN, L. A., TURNER, R. E., GILBERT, D., ZHANG, J. 2010. Dynamics and distribution of natural and human-caused hypoxia. *Biogeosciences* 7: 585-619.
- RADOVICH, J. 1976. Catch-per-unit-of-effort: Fact, fiction or dogma. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report 18: 31-33.
- RAO, C.R. 1965. Linear statistical inference and its applications. Wiley, New York, NY.

- RICHARDSON, A.J., SCHOEMAN, D.S. 2004. Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science* 305: 1609-1612.
- RICHMOND, C.; MARCUS, N.H.; SEDLACEK, C.; MILLER, G.A., OPPERT, C. 2006. Hypoxia and seasonal temperature: Short-term effects and long-term implications for *Acartia tonsa dana*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 328: 177-196.
- RICKER, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bulletin 191 of the Fisheries Research Board of Canada. 400 p.
- RICKER, W.E. 1979. Growth rates and models. In *Fish physiology. Bioenergetics and growth*, edited by W.S. Hoar, D.J. Randall and J.R. Brett. London, Academic Press, pp. 677-744.
- ROBB, T., ABRAHAMAS, M. V. 2003. Variation in tolerance to hypoxia in a predator and prey species: an ecological advantage of being small? *Journal of Fish Biology* 62: 1067-1081.
- RODRIGUEZ-MARIN, E., PUNZÓN, A. AND PAZ, J. 1995. Feeding patterns of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in Flemish Pass (Northwest Atlantic). *NAFO Scientific Council Studies* 23: 43-54.
- ROSA, R., SEIBEL, B.A. 2008. Synergistic effects of climate-related variables suggest future physiological impairment in a top oceanic predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 20776-20780.
- ROSE, G.A. LEGGETT, W.C. 1991. Effects of biomass-range interactions on catchability of migratory demersal fish by mobile fisheries: an example of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 843-848.
- SARMIENTO, J. L., GRUBER, N. 2006. *Ocean Biogeochemical Dynamics*, Princeton University Press, Princeton. NJ. 526 p.
- SAVENKOFF, C., VALOIS, S., CHABOT, D., HAMMIL, M. O. 2009. Input data and parameter estimates for ecosystem models of the northern Gulf of St. Lawrence

- (2003–2005). DFO Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2829: vi + 117 p.
- SCHAAF, W.E. 1980. An analysis of the dynamic population response of Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*, to an intensive fishery. Rapport. p.-v. Reunion. 243 p.
- SCHNEIDER, D.C., METHVEN, D.A. DALLEY, E.L. 1997. Geographic contraction in juvenile fish: a test with northern cod (*Gadus morhua*) at low abundances. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54: 187-199.
- SCHURMANN, H., CLAIREAUX, G., CHARTOIS, H. 1998. Changes in vertical distribution of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) during a hypoxic episode. Hydrobiologia, 207-213.
- SCHURMANN, H., STEFFENSEN, J.F. 1992. Lethal oxygen levels at different temperatures and the preferred temperature during hypoxia of the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. Journal of Fish Biology 41: 927-93.
- SCOTT, W. B., SCOTT, M. G. 1988. Atlantic fishes of Canada. Dans Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences, Department of Fisheries and Oceans (Eds.), Toronto, University of Toronto Press, vol. 219: 731 p.
- SHACKELL, N. L., K. T. FRANK, BRICKMAN, D. W. 2005. Range contraction may not always predict core areas: an example from marine fish. Ecological Applications 15: 1440-1449.
- SHEPHERD, T.D., LITVAK, M.K. 2004. Density-dependent habitat selection and the ideal free distribution in marine fish spatial dynamics: considerations and cautions. Fish and Fisheries 5: 141-152.
- SHERIDAN, J.A., BICKFORD, D. 2011. Shrinking body size as an ecological response to climate change. Nature Climate Change 1: 401-406.
- SIMARD, Y., DE LADURANTAYE, R., THERRIAULT, J-C. 1986. Aggregation of euphausiids along a coastal shelf in an upwelling environment. Marine Ecology Progress Series 32: 203-2151.

- SINCLAIR, A. F., SWAIN, D. P., HANSON, J.M. 2002. Disentangling the effects of size-selective mortality, density, and temperature on length-at-age. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 372-382.
- SMITH, S.J. 1990. Use of statistical models for the estimation of abundance from groundfish trawl survey data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 894-903.
- SOGARD, S.M. 1997. Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *Bulletin of Marine Science* 60: 1129-1157.
- SPRINGER, T.A., MURPHY, B.R., GUTREUTER, S., ANDERSON, R.O., MIRANDA, L.E., JACKSON D.C. 1990. Properties of relative weight and other condition indices. *Transactions of the American Fisheries Society* 119: 1048-1058.
- STENBERG, C. 2007. Recruitment processes in West Greenland waters: with special focus on Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*, W). Ph.d. thesis. Technical University of Denmark. 44 p.
- STOREY, K. B. 1996. Oxidative stress: Animal adaptations in nature. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 29: 1715-1733.
- SÜNKSEN, K., STENBERG, C., GRØNKJÆR, P. 2010. Temperature effects on growth of juvenile Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* Walbaum) in West Greenland waters. *Journal of Sea Research* 64: 125-132.
- SWAIN, D. P., SINCLAIR, A. F. HANSON, J. M. 2007. Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population. *Proceedings of the Royal Society* 274: 1015-1022.
- SWAIN, D.P. BENOÎT, H.P. 2006. Change in habitat associations and geographic distribution of thorny skate (*Amblyraja radiata*) in the southern Gulf of St Lawrence: density-dependent habitat selection or response to environmental change? *Fisheries Oceanography* 15: 166-182.
- SWAIN, D.P. MORIN, R. 1996. Relationships between geographic distribution and abundance of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the southern

- Gulf of St. Lawrence. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53: 106-119.
- SWAIN, D.P. SINCLAIR, A.F. 1994. Fish distribution and catchability: what is the appropriate measure of distribution? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 51: 1046-1054.
- SWAIN, D.P., WADE, E.J. 1993. Density-dependent geographic distribution of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St. Lawrence. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 50: 725-733.
- SWAIN, D.P., CHOUINARD, G.A., MORIN, R. DRINKWATER, K.F. 1998. Seasonal variation in the habitat associations of Atlantic cod (*Gadus morhua*) and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) from the southern Gulf of St. Lawrence. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55: 2548-2561.
- SWARTZMAN, G., HUANG, C. KALUZNY, S. 1992. Spatial analysis of Bering Sea groundfish survey data using generalized additive models. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 49: 1366-1378.
- TAKEUCHI, T., WATANABE, T., OGINO, C. 1978. Supplementary effects of lipids in a high protein diet for rainbow trout. Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish 44: 677-681.
- TAMDRARI, H., CASTONGUAY, M., BRÊTHES, J.C. DUPLISEA, D. 2010. Density-independent and -dependent habitat selection of Atlantic cod (*Gadus morhua*) based on geostatistical aggregation curves in the northern Gulf of St Lawrence. ICES Journal of Marine Science 67: 1676-1686.
- THIBODEAU, B., DE VERNAL, A., HILLAIRE-MARCEL, C., MUCCI, A. 2010. Twentieth century warming in deep waters of the Gulf of St. Lawrence: a unique feature of the last millennium. Geophysical Research Letters. 37. DOI: 10.1029/2010GL044771.
- THIBODEAU, B., DE VERNAL, A., MUCCI, A. 2006. Recent eutrophication and consequent hypoxia in the bottom waters of the lower Saint-Lawrence estuary: Micropaleontological and geochemical evidence. Marine Geology 231: 37-50.

- VAN DAM, A.A., PAULY, D. 1995. Simulation of the effects of oxygen on fish feeding and growth of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (L.). *Aquaculture Research*. 26: 427-440.
- VAN DER VEER, H.W., BERGHAWN, R. RIJNSDORP, A.D. 1994. Impact of juvenile growth on recruitment in flatfish. *Netherlands Journal of Sea Research*. 32: 153-173.
- VOLLEN, T., ALBERT, O. T. 2008. Pelagic behavior of adult Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *Fishery Bulletin* 106: 457-470.
- VOLLEN, T., ALBERT, O.H., NILSSEN, E.M. 2004. Diet composition and feeding behaviour of juvenile Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Svalbard area. *Journal of Sea Research* 51: 251-259.
- WEATHERLEY, A.H. H.S. GILL. 1987. *The biology of fish growth*. Academic Press. London.
- WINTERS, G.H. WHEELER, J.P. 1985. Interaction between stock area, stock abundance, and catchability coefficient. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 989-998.
- WOLL, A.K. GUNDERSEN, A.C. 2004. Diet composition and intra-specific competition of young Greenland halibut around southern Greenland. *Journal of Sea Research* 51: 243-249.
- WU, R.S.S. 2002. Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses. *Marine Pollution Bulletin* 45: 35-45.
- WU, R.S.S., ZHOU, B.S., RANDALL, D.J., WOO, N.Y.S., LAM, P.K.S. 2003. Aquatic hypoxia is an endocrine disruptor and impairs fish reproduction. *Environmental Science and Technology* 37: 1137-1141.
- ZHANG, W., CAO, Z.-D., PENG, J.-L., CHEN, B.-J., FU, S.-J. 2010b. The effects of dissolved oxygen level on the metabolic interaction between digestion and locomotion in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 157: 212-219.

- ZHANG, J., GILBERT, D., GOODAY, A.J., LEVIN, L., NAQVI, S.W.A., MIDDELBURG, J.J., SCRANTON, M., EKAU, W., PENA, A., DEWITTE, B., AL. 2010a. Natural and human-induced hypoxia and consequences for coastal areas: synthesis and future development. *Biogeosciences* 7: 1443-1467.
- ZHOU, S., ACKMAN, R. G., MORRISON, C. 1996. Adipocytes and lipid distribution in the muscle tissue of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53:326-332.