



# **Relation entre la croissance et la survie larvaire du maquereau bleu (*Scomber scombrus*) mesurée chez des juvéniles ingérés par le fou de Bassan**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© SAFOUANE KHAMASSI

Mars 2020



**Composition du jury :**

**Fanny Noisette, présidente du jury, Université du Québec à Rimouski**

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

**Magella Guillemette, codirecteur de recherche, Université du Québec Rimouski**

**Pascal Sirois, examinateur externe, Université du Québec à Chicoutimi**

Dépôt initial le 29 juillet 2019

Dépôt final le 28 février 2020



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.



## AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise est composé de trois chapitres : le premier et le dernier correspondent respectivement à l'introduction générale et la conclusion générale qui sont rédigées en français. Le chapitre 2 est sous forme d'article scientifique rédigé en anglais. Cet article a été soumis pour évaluation par les pairs dans le journal scientifique *Marine Ecology Progress Series*. La numérotation des titres et l'emplacement des figures ont été modifiés pour s'accommoder au format de ce mémoire.

Cet article est le fruit d'une collaboration de quatre auteurs, dont moi-même qui est le premier auteur. Dans ce projet, ma contribution a été de mener le travail de terrain pendant 4 mois, d'effectuer la majeure partie de l'analyse en laboratoire, de réaliser les analyses statistiques, de participer à des communications scientifiques diverses et de rédiger le principal de l'article scientifique.

Le projet résulte aussi d'une belle collaboration sur le niveau institutionnel entre UQAR-ISMER, WWF-Canada, MPO et Sépaq.

J'aimerais tout d'abord commencer par remercier mon directeur de recherche Dominique Robert pour les incroyables opportunités qu'il m'a offertes pendant ma maîtrise, la confiance qu'il m'a accordée, le partage de ses grandes connaissances et sa positivité infaillible. Je remercie également mon co-directeur Magella Guillemette pour une expérience mémorable sur le terrain avec les oiseaux et son expertise dans ce domaine qui a été très enrichissante.

Pendant mon travail de terrain, j'ai eu l'occasion de travailler avec des gens formidables que je remercie fortement pour leur contribution et leur bonne humeur, David Pelletier, Judith Savoie, Jolanie Roy et Sandrine Gingras. Je salue aussi le personnel du parc

national Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé dont le directeur Rémi Plourde, Catherine Boulay (responsable) et les naturalistes Tom Richard et Suzanne Joncas avec qui je partage de très beaux souvenirs.

J'exprime ma gratitude à WWF-Canada, l'organisme qui a financé ce projet, où j'ai eu le plaisir de collaborer avec Aurelie Cosandey-Godin et Brianne Kelly qui ont tout fait pour mener à bien ce projet du début jusqu'à la fin.

De même, je remercie les collègues de MPO à l'Institut Maurice-Lamontagne en particulier Martin Castonguay pour son aide précieuse, ainsi qu'Andrew Smith pour son expertise sur le maquereau et l'intérêt qu'il porte dans le présent travail de recherche.

Mes remerciements s'adressent aussi à Réjean Tremblay qui m'a accueilli dans son laboratoire à l'ISMER pour utiliser le système de microscopie KEYENCE. Je me suis bien amusé devant cette machine étonnante avec Lola Coussau qui m'a grandement aidé dans les analyses et m'a beaucoup soutenu pendant ma maîtrise.

Cette maîtrise ma fait connaître quelqu'un de tout simplement incroyable qui aura toujours une place spéciale dans mon cœur, Sarah Letaief. À mes amis qui n'ont pas cessé de m'encourager pendant mon cursus : Marouane, Sabri, Firas, Racen, Habib et Habib.

Mes Parents Alia et Ferid, mes frères Othman et Adel qui ont toujours été là pour moi, qui m'ont toujours encouragé à réaliser mes rêves, à me surpasser et qui m'ont donné leur amour inconditionnel, MERCI !

Et finalement, à l'amour de ma vie, Fatma, avec qui j'ai commencé cette aventure et avec qui je bâtis mon avenir. Merci de donner un sens à ma vie et d'être ma complice dans ma vie et dans ma carrière.



« حوت ياكل حوت و قليل الجهد يموت. »

*Ce vieux dicton populaire tunisien qui a toujours trotté dans ma tête et qui se traduit littéralement par : « un poisson mange un poisson, et c'est le plus faible qui meurt. »*



## RÉSUMÉ

Le maquereau bleu (*Scomber scombrus*) est un poisson pélagique migrateur qui fait l'objet d'une pêche importante dans le golfe du Saint-Laurent. Ce stock a connu une baisse continue de la biomasse au cours des 15 dernières années et est maintenant considéré comme effondré. L'absence d'évènements de fort recrutement à la suite de la dernière forte cohorte de 1999 est un facteur important qui a limité son potentiel de rétablissement. Il a été démontré pour ce stock que les forts évènements de recrutement résultent d'une combinaison de conditions favorisant la croissance rapide et de faibles pressions de sélection (i.e. mortalité par prédation) pendant les stades larvaire et juvénile. Présentement, une forte classe d'âge n'est détectée qu'au recrutement à la pêche commerciale (âge de deux ans pour le maquereau). Le stade juvénile de l'année (âge 0) représente actuellement une boîte noire en raison de la difficulté à capturer ce stade de vie, et l'effet de la prédation au-delà du stade larvaire sur la force de recrutement demeure méconnu. Dans cette étude, nous avons utilisé le fou de Bassan (*Morus bassanus*) de l'île Bonaventure, un prédateur important du maquereau, comme échantillonneur des juvéniles d'âge 0 des cohortes de 2015 et 2017. Leurs trajectoires de croissance ont été reconstruites à l'aide de l'analyse de la microstructure des otolithes et ont été comparées à celles des juvéniles d'âge 1 de la même cohorte capturés l'année suivante lors du suivi annuel de Pêches et Océans Canada. La comparaison de la croissance larvaire au sein des juvéniles âgés entre 2 et 3 mois montre une forte sélection pour la croissance rapide lors de la première phase du stade juvénile. Les résultats indiquent que le « Endpoint », l'âge où la force de la cohorte est établie, est de 3 mois pour le maquereau bleu. Il serait ainsi possible de cibler ce stade de vie en utilisant le fou de Bassan pour développer un outil d'évaluation de la force du recrutement.

Mots clés : Juvénile – Recrutement – microstructure des otolithes– croissance larvaire – Endpoint –Mortalité – maquereau bleu – fou de Bassan

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	vii
RÉSUMÉ.....	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xii
LISTE DES FIGURES.....	xiv
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES .....	xv
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
1.1 LE MAQUEREAU BLEU ( <i>SCOMBER SCOMBRUS</i> L.) ET SA PECHERIE DANS LE GOLFE DU SAINT-LAURENT .....	1
1.2 ÉTAT DE LA PECHERIE DU MAQUEREAU BLEU DANS LE GOLFE DU SAINT- LAURENT .....	2
1.3 LE RECRUTEMENT, UN FACTEUR DETERMINANT POUR LES STOCKS DE POISSONS .....	3
1.4 MORTALITE DEPENDANTE DE LA CROISSANCE .....	4
1.5 SELECTION POUR LA CROISSANCE RAPIDE CHEZ LE MAQUEREAU BLEU .....	5
1.6 UTILISATION DU FOU DE BASSAN ( <i>MORUS BASSANUS</i> L.) COMME PLATEFORME D’ECHANTILLONNAGE.....	6
1.7 OBJECTIFS DU MEMOIRE DE MAITRISE .....	7
CHAPITRE 2 EVIDENCE OF POST-LARVAL GROWTH-SELECTIVE MORTALITY IN ATLANTIC MACKEREL REVEALED BY THE COLLECTION OF YOUNG-OF-THE-YEAR JUVENILES INGESTED BY THE NORTHERN GANNET .....	9
2.1 ABSTRACT .....	9

2.2	INTRODUCTION .....	10
2.3	MATERIALS AND METHODS .....	12
2.3.1	Study area.....	12
2.3.2	Sampling of Atlantic mackerel young-of-the-year (YOY) juveniles .....	14
2.3.3	Sampling of one-year-old (OYO) juvenile Atlantic mackerel.....	14
2.3.4	Otolith microstructure analysis.....	15
2.3.5	Growth analysis .....	17
2.4	RESULTS .....	17
2.4.1	Between-year variability in larval growth trajectory .....	17
2.4.2	Selection for fast growth: contrasting between YOY and OYO juveniles within a given year class .....	18
2.5	DISCUSSION .....	22
2.5.1	Methodological considerations and the measure of growth-dependent mortality .....	22
2.5.2	The Endpoint of selection for fast growth .....	23
2.5.3	Growth-dependent mortality and recruitment of Atlantic mackerel.....	26
	CHAPITRE 3 CONCLUSION GÉNÉRALE.....	29
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	32

## LISTE DES FIGURES

Fig.1. Map of the Gulf of St. Lawrence with Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) Subdivisions. ....	13
Fig. 2. Sagittal otolith of a one-year-old (OYO) Atlantic mackerel juvenile measured at 2500× magnification. Numbers indicate age in days. ....	16
Fig. 3. (a) Mean otolith increment width of one-year-old (OYO) juveniles for 2015 and 2017; (b) Mean daily growth ratio of OYO juveniles of 2017 over OYO juveniles of 2015; (c) Mean otolith increment width of young of the year (YOY) juveniles for 2015 and 2017; (d) Mean daily growth ratio of YOY juveniles of 2017 over YOY juveniles of 2015. Error bars represent the standard error. Shaded areas represent days of significant difference between groups. ....	19
Fig. 4. (a) Mean otolith increment width of young of the year (YOY) and one-year-old (OYO) juveniles from 2015; (b) Mean daily growth ratio of OYO over YOY juveniles for 2015; (c) Mean otolith increment width of YOY (2- and 3-months-old juveniles combined) and OYO juveniles of 2017; (d) Mean daily growth ratio of OYO over YOY juveniles (2- and 3-months-old juveniles combined) from 2017. Error bars represent the standard error. Shaded areas represent days of significant difference between groups. ....	20
Fig. 5. (a) Mean otolith increment width of 2-months-old and 3-months-old juveniles of 2017; (b) Mean daily growth ratio of 3-months-old over 2-months-old juveniles for 2017; (c) Mean otolith increment width of 3-months-old and one-year-old (OYO) juveniles of 2017; (d) Mean daily growth ratio of OYO over 3-months-old juveniles from 2017. Error bars represent the standard error. Shaded areas represent days of significant difference between groups. ....	21
Fig. 6. Average increment width at age of one-year-old (OYO) juveniles from Robert et al. (2007) (1997, 1998, 1999, 2000) and from the present study (2015, 2017) with corresponding ± SE. ....	27

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

<b>DFO</b>	Fisheries and Oceans Canada (Aussi MPO en français)
<b>MANOVA</b>	Multivariate analysis of variance
<b>MPO</b>	Pêches et Océans Canada (Aussi DFO en anglais)
<b>NB</b>	New Brunswick
<b>NL</b>	Newfoundland and Labrador
<b>NS</b>	Nova Scotia
<b>OPANO</b>	Organisation des pêches de l'Atlantique Nord-Ouest
<b>OYO</b>	one-year-old
<b>PE</b>	Prince Edward Island
<b>QC</b>	Québec
<b>Sépaq</b>	Société des établissements de plein air du Québec
<b>WWF-Canada</b>	World Wildlife Fund Canada
<b>YOY</b>	young of the year

## CHAPITRE 1

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

#### 1.1 LE MAQUEREAU BLEU (*SCOMBER SCOMBRUS* L.) ET SA PECHERIE DANS LE GOLFE DU SAINT-LAURENT

Le Canada est membre de l'Organisation des pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO). Cette organisation regroupe 12 parties contractantes et préconise une approche écosystémique pour la gestion et la conservation des ressources halieutiques de ses membres. La gestion de la pêcherie du maquereau bleu (*Scomber scombrus*, Linnaeus, 1758) dans les eaux canadiennes concerne les sous-régions 3 et 4 de l'OPANO (Fig. 1). Ces sous-régions s'étalent le long des côtes Atlantiques, du détroit de Belle-Isle jusqu'au sud de la Nouvelle-Écosse, et dans le golfe du Saint-Laurent (Grégoire et al. 2013). Le golfe du Saint-Laurent est une mer semi-fermée qui relie le fleuve Saint-Laurent à l'océan Atlantique par les détroits de Belle-Isle et de Cabot (Fig. 1). Il couvre une surface de 226 000 km<sup>2</sup> avec une profondeur moyenne de 152 m et soutient plusieurs pêcheries d'espèces démersales et pélagiques à haute valeur commerciale comme le homard, le flétan atlantique le hareng et le maquereau bleu (DFO 2019).

Le maquereau bleu (*Scomber scombrus*) est un poisson pélagique appartenant à la famille des scombridés. Le contingent canadien hiverne au niveau du Banc Georges, dans les eaux côtières américaines avant d'amorcer sa migration vers le golfe du Saint-Laurent entre avril et mai. Les femelles pondent en moyenne 400 000 œufs de juin à juillet (Sette 1943, Anderson 1980, Scott & Scott 1988) traditionnellement au niveau des Îles-de-la-Madeleine et jusqu'à la Baie des Chaleurs (Castonguay et al. 1998, Grégoire & Beaudin 2014). Les larves éclosent 6 jours après la ponte et se nourrissent d'abord de copépodes tel que *Pseudocalanus* sp. Le régime alimentaire change ensuite pour une dominance de cladocères



et de larves de poissons incluant celles de leur propre espèce, ce qui souligne leur caractère cannibale (Lett 1980, Fortier & Villeneuve 1996, Robert et al. 2008). Les larves se métamorphosent en juvéniles vers l'âge de 20 jours et croissent rapidement pour devenir adultes vers l'âge de 2 ans (D'Amours et al. 1990, Ringuette et al. 2002, Robert et al. 2014, Pepin et al. 2015). Les poissons migrent ensuite vers des zones d'alimentation plus au nord et atteignent la côte Est de Terre-Neuve avant d'entamer le retour vers les zones d'hivernage du Banc George à partir du mois de septembre (Savenkoff 2005). Ce poisson est une espèce fourragère jouant un rôle essentiel dans l'écosystème marin. Il constitue une proie de choix pour les grands prédateurs comme le petit rorqual (*Balaenoptera acutorostrata*) et le phoque gris (*Halichoerus grypus*) (Savenkoff 2005), ainsi que plusieurs oiseaux marins dont le fou de Bassan (*Morus bassanus* Linnaeus, 1758) (Montevicchi & Porter 1980, Nelson 2010, Garthe et al. 2014, Guillemette et al. 2018).

## **1.2 ÉTAT DE LA PECHERIE DU MAQUEREAU BLEU DANS LE GOLFE DU SAINT-LAURENT**

Le maquereau bleu a une haute valeur commerciale et fait l'objet d'une pêcherie commerciale importante qui concerne cinq provinces canadiennes qui bordent le golfe du Saint-Laurent : Nouveau-Brunswick (NB), Terre-Neuve-et-Labrador (NL), Québec (QC), Nouvelle-Écosse (NS) et l'Île-du-Prince-Édouard (PE) (DFO 2019). De plus, il est la cible d'une pêche récréative et d'une pêche à l'appât qui prélève une biomasse comparable à celle issue de la pêche commerciale (Van Beveren et al. 2017). Il existe plus de 15 000 pêcheurs qui exploitent le maquereau commercialement (DFO 2014). En 2015, 407 bateaux ont déclaré être en activité et ont déclaré leurs captures (Van Beveren et al. 2017). Il s'agit particulièrement d'une pêche côtière multi-engins, misant principalement sur la senne, la ligne à la main, le filet maillant et la trappe (DFO 2014). La valeur globale des débarquements pendant le début des années 1990 était de 7 millions de dollars en moyenne par année. Ce chiffre a atteint son maximum en 2005 avec une valeur exceptionnelle d'environ 25 millions de dollars (DFO 2019). L'année 2005 correspond également au maximum historique des captures, qui a été atteint grâce à la forte classe d'âge de 1999 ayant alimenté le stock pendant le début des années 2000 (Robert et al. 2007, DFO 2017). Durant la seconde moitié de la

décennie, les captures se sont intensifiées sur les cohortes suivantes qui étaient moins abondantes et le stock a subi une surpêche à partir de 2007 (DFO 2014, Grégoire & Beaudin 2014). La valeur des débarquements a recheté jusqu'à atteindre 8,9 millions de dollars en 2015, soit une baisse de 70% en 10 ans (DFO 2019). En termes de débarquements, ceci correspond à un déclin de 92,5 % allant de 54 621 t en 2005 à 4 143 t en 2015 (DFO 2017).

Certaines faiblesses dans l'évaluation et la gestion du stock ont limité le potentiel de son rétablissement. D'une part, des captures non déclarées, attribuables aux rejets en mer de poissons plus petits que la taille minimale autorisée, à la pêche pour appât, et à la pêche récréative représentent entre 150 et 200% des débarquements commerciaux (Van Beveren et al. 2017). Par conséquent, la mortalité par pêche a été sous-estimée dans le modèle d'Analyse Séquentielle de Population (ASP) utilisé pour évaluer l'état du stock pour les années antérieures à 2017 (DFO 2017, Van Beveren et al. 2017). De plus, la taille minimale de capture autorisée (250 mm) avant 2013 était inférieure à la longueur moyenne à laquelle 50 % des individus sont matures ( $L_{50}$ ) qui est en moyenne de 263 mm, ce qui implique qu'une grande partie des poissons pêchés n'ont pas eu la chance de se reproduire (DFO 2014, 2017). En outre, le Total Autorisé des Captures (TAC) n'a jamais été atteint antérieurement à l'année 2016 et n'a donc pas limité la pêche. En effet, il était souvent fixé à une valeur plusieurs fois supérieure à celle recommandée par l'avis scientifique. Il était par exemple défini à 8 000 t par rapport à l'avis scientifique de 800 t pour l'année 2015 avec des débarquements déclarés à plus de 4 000 t (DFO 2014, 2015, 2017). Il est donc possible que l'effondrement du stock soit directement lié à l'absence d'évènements de fort recrutement depuis la dernière forte cohorte de 1999 d'une part, et à une surpêche d'autre part (DFO 2017).

### **1.3 LE RECRUTEMENT, UN FACTEUR DETERMINANT POUR LES STOCKS DE POISSONS**

Le recrutement est défini comme étant le nombre d'individus d'une classe d'âge annuelle qui survivent jusqu'à atteindre la taille minimale de capture autorisée, et qui par conséquent entrent dans la portion exploitable et reproductrice de la population. Il constitue ainsi le seul intrant qui alimente le stock (Anderson 1980). Depuis la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle, les scientifiques et les pêcheurs se sont intéressés à comprendre les mécanismes affectant la

variabilité de l'abondance des poissons d'une année à une autre (Hjort 1914). Les travaux de Hjort ont été une influence majeure dans le domaine de l'halieutique. L'une de ces contributions novatrices stipule que les variations de l'abondance des poissons à un endroit donné sont dues aux variations dans la force des cohortes annuelles, et donc au succès du recrutement plutôt qu'à des variations des patrons migratoires (Anderson 1980, Houde 2008, Browman 2014). Une autre avancée importante pour la recherche sur le recrutement a été la découverte des anneaux journaliers de croissance observés sur les otolithes de poissons (Pannella 1971). Ces marques peuvent être lues sur les otolithes de maquereau pour estimer avec précision l'âge en jours lors du stade larvaire et d'estimer les taux de croissances journaliers (Sette 1943, Scott & Scott 1988, Robert et al. 2007). Il a été établi plus tard qu'il existe une corrélation positive entre une croissance journalière moyenne élevée chez une larve et ses chances de survivre pendant la première année, puisqu'elle dépasse rapidement les jeunes stades de vies vulnérables (Anderson 1988, Houde 2008).

En dépit du progrès accompli, notre habilité à prédire le recrutement de manière à gérer efficacement les stocks de poissons reste modeste (Anderson 1988, Browman 2014). De manière générale, les taux de mortalité au sein des cohortes sont plus élevés chez les jeunes stades de vies. La survie elle-même dépend de plusieurs mécanismes comme la disponibilité de la nourriture, les conditions environnementales et les interactions intra- et interspécifiques. Dans ce projet, nous allons nous focaliser sur le rôle de la croissance larvaire dans la variabilité de la force de la cohorte.

#### **1.4 MORTALITE DEPENDANTE DE LA CROISSANCE**

Il est généralement admis que la variabilité de la survie au stade larvaire joue un rôle clé dans la détermination de l'intensité du succès du recrutement des poissons (Houde 1987). Le processus de sélection pour la croissance rapide montre que dans un environnement où la pression de prédation est forte, les larves à croissance rapide ont une plus grande probabilité de survie que leurs congénères à croissance lente (Anderson 1988, Cushing 1990, Takasuka et al. 2016). Trois mécanismes complémentaires interviennent en faveur de ce concept.

Premièrement, le mécanisme « bigger-is-better » propose que les larves à croissance rapide atteignent une taille somatique plus grande que les larves à croissance lente du même âge, et que de ce fait, elles augmentent leur potentiel de survie en étant moins vulnérables à la prédation (Miller et al. 1988). Deuxièmement, le mécanisme « stage-duration » se base sur le fait que les larves à croissance rapide se métamorphosent au stade juvénile plus tôt que leurs congénères à croissance lente, restant ainsi moins de jours au stade larvaire, durant lequel les taux de mortalité sont extrêmement élevés (Chambers & Leggett 1987). Troisièmement, le mécanisme « growth-selective predation » considère que les larves à croissance rapide profitent de meilleures aptitudes physiologiques que les larves à croissance lente à une taille donnée, ce qui leur confère un avantage important pour éviter les prédateurs en termes d'efficacité du métabolisme (Takasuka et al. 2003).

Cependant, l'observation d'une croissance rapide chez des survivants peut signifier soit une croissance rapide pour la majorité des individus résultant en une forte classe d'âge, ou bien une pression de prédation massive dirigée contre les individus à croissance lente. Ce dernier scénario mène à un faible nombre de survivants et ainsi un faible potentiel pour une forte classe d'âge (Robert et al. 2007). Pour discriminer ces possibilités divergentes, il est nécessaire de comparer la croissance larvaire moyenne de la population initiale (e.g. larves) avec la croissance larvaire moyenne des survivants issus de cette population initiale (e.g. juvéniles). Une différence significative entre deux périodes indique que les individus à faible croissance qui étaient présents dans la population initiale ont été massivement éliminés et donc qu'il y a eu une forte sélection pour la croissance rapide.

## **1.5 SELECTION POUR LA CROISSANCE RAPIDE CHEZ LE MAQUEREAU BLEU**

Cette présente étude fait suite aux travaux de Robert *et al.* (2007) ayant testé le mécanisme de sélection pour la croissance rapide sur 4 cohortes annuelles (1997, 1998, 1999, 2000) du maquereau bleu du golfe du Saint-Laurent. La comparaison de trajectoires de croissance de larves et de juvéniles âgés d'un an, issus d'une forte et de trois faibles classes d'âge, a permis la compréhension des conditions ayant favorisé l'émergence de la dernière

forte cohorte de 1999. Cette étude a démontré que la génération d'un recrutement exceptionnel repose sur la combinaison d'une forte croissance et d'une faible pression de prédation. Les auteurs ont déduit que les mécanismes de sélection pour la croissance rapide se produisent pendant le premier mois de vie larvaire. Cependant, il n'était pas possible de vérifier si la survie sélective en faveur des individus à croissance rapide se poursuit au niveau du stade juvénile lors de la première année de vie. La raison principale est la difficulté d'obtenir un sous-échantillon représentatif des poissons âgés entre 1 et 6 mois. Ces juvéniles post-larvaires sont difficile ou pratiquement impossible à attraper à l'aide de filets à ichtyoplancton ou d'engins de pêche commerciale. Par conséquent, ce stade de vie constitue une boîte noire où la dynamique de croissance et de mortalité demeure méconnue. Ceci augmente la difficulté d'estimer le « Endpoint », défini comme l'âge précis où le recrutement et la force de la cohorte sont établis.

#### **1.6 UTILISATION DU FOU DE BASSAN (*MORUS BASSANUS* L.) COMME PLATEFORME D'ECHANTILLONNAGE**

Depuis des décennies, l'utilisation de contenus stomacaux des prédateurs est une pratique courante en écologie marine pour l'étude du régime alimentaire (Hyslop 1980). Bien que les oiseaux marins partagent souvent les mêmes réseaux trophiques que les poissons pélagiques, l'utilisation des contenus stomacaux des oiseaux en écologie halieutique demeure très limitée (Cairns 1992). Pourtant, les populations d'oiseaux marins sont généralement bien étudiées, ont une large distribution spatiale et sont sensibles aux variations de leurs proies (Cury et al. 2011, Cook et al. 2014, Scopel et al. 2018). Des études plus récentes, menées sur des espèces fourragères dans le golfe d'Alaska et dans le golfe du Maine, ont réussi à tirer avantage des oiseaux piscivores en les utilisant comme outil pour échantillonner des poissons juvéniles d'âge 0 (Hatch & Sanger 1992, Cunningham et al. 2018, Scopel et al. 2018).

Le fou de Bassan est un grand oiseau piscivore dont la proie préférentielle est le maquereau bleu (Montevecchi & Porter 1980, Nelson 2010) qui lui fournit la valeur énergétique la plus élevée parmi ses captures (Montevecchi et al. 1984). Cette part importante du maquereau dans le régime alimentaire du fou de Bassan a été validée pour la colonie de

l'île Bonaventure où le maquereau correspond à l'espèce la plus consommée en termes de fréquence (49 à 91% - Garthe et al., 2014) et de masse (37.7 à 90.7 % - Guillemette et al., 2018). Cette colonie, qui niche au parc national de l'île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé, est la plus grande d'Amérique du Nord et l'une des plus grandes au monde avec environ 60 000 couples reproducteurs recensés en 2009 (Chardine et al. 2013, Rail et al. 2013). Cependant, le succès de reproduction des fous de Bassan est à la baisse depuis 2010 suite au déclin du stock de maquereau et les adultes sont forcés de parcourir de plus longues distances à la recherche de leurs proies, laissant ainsi les poussins livrés à eux-mêmes sur la colonie (Rail et al. 2013, Franci et al. 2014, Guillemette et al. 2018). Cette forte dépendance face à sa proie principale suggère que le fou de Bassan est un échantillonneur de maquereau fiable à long terme. Dans la présente étude, nous utilisons les régurgitations de fou de Bassan pour échantillonner le stade juvénile post-larvaire du maquereau bleu dans le golfe du Saint-Laurent. La colonie de l'Île Bonaventure étant exceptionnellement importante dans sa taille et facile d'accès, puisqu'elle fait l'objet d'un monitoring annuel entre mai et septembre par le laboratoire d'ornithologie marine de l'UQAR. Plusieurs nids sont suivis pour évaluer l'état de santé de la population et les oiseaux sont souvent capturés pour les identifier avec des bagues métalliques, mesurer leur poids et leur envergure, et les marquer à l'aide de balises GPS. Durant ces opérations, les fous de Bassan stressés ont le réflexe de régurgiter les proies qu'ils viennent de capturer. Ces régurgitations sont collectées et congelées pour étudier le régime alimentaire (Rail et al. 2013, Guillemette et al. 2018). Notre échantillonnage n'induit donc pas de stress supplémentaire sur la colonie d'oiseaux.

## **1.7 OBJECTIFS DU MEMOIRE DE MAITRISE**

Dans la présente étude, nous utilisons une méthode d'échantillonnage originale pour avoir accès à des classes de taille qui ne peuvent pas être obtenues par des méthodes traditionnelles. Nous avons pour objectif de déterminer la durée de la période critique caractéristique à la première année de vie du maquereau bleu, pendant laquelle une mortalité sévère peut affecter la force du recrutement. A l'aide de l'analyse de la microstructure des otolithes, nous rétro-calculons les trajectoires de croissance réalisées par des juvéniles de

l'année collectés dans les régurgitations du fou de Bassan de l'Île Bonaventure, ainsi que des juvéniles âgés d'un an capturés avec lignes et hameçons pendant le relevé annuel de Pêches et Océans Canada (MPO) pour deux cohortes annuelles, 2015 et 2017. Dans un premier temps, nous comparons la croissance larvaire entre les juvéniles post-métamorphose âgés de 2 mois et les juvéniles âgés de 3 mois (avant l'hivernage) de la même cohorte pour vérifier si une sélection pour la croissance rapide est détectée après le stade larvaire. Dans un deuxième temps, la croissance larvaire des juvéniles de l'année (âge 0) est comparée à celle de juvéniles d'un an (âge 1) en vue de définir le moment des mécanismes de sélections pour la croissance rapide. L'estimation plus précise de la variabilité interannuelle du « endpoint » nous permettra de mieux comprendre la dynamique affectant la force du recrutement et pourrait devenir un atout pour l'évaluation du stock du maquereau bleu du golfe du Saint-Laurent.

CHAPITRE 2

EVIDENCE OF POST-LARVAL GROWTH-SELECTIVE MORTALITY IN  
ATLANTIC MACKEREL REVEALED BY THE COLLECTION OF YOUNG-OF-  
THE-YEAR JUVENILES INGESTED BY THE NORTHERN GANNET

**2.1 ABSTRACT**

The Growth-Survival Paradigm predicts that year-class strength is determined by growth-dependent mortality during the larval stage. In Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*), the possibility that strong growth-dependent mortality extends into the early juvenile stage has not previously been tested because of the difficulty in sampling young-of-the-year (YOY) juveniles. The objective of the present study was to determine the timing of the ‘endpoint’ during the early ontogeny when growth-selective mortality decreases and recruitment is set. We relied on regurgitations from one of the main predators of mackerel, the northern gannet (*Morus bassanus*), as a source of YOY juveniles. Early growth trajectories of YOY mackerel were reconstructed from the otolith microstructure and were compared to that of one-year-old (OYO) juveniles from the same cohort for the year classes of 2015 and 2017. In both cohorts, the early growth trajectory of OYO fish was faster than that of YOY juveniles, indicating that growth-selective mortality extended beyond the larval stage. For the 2017 cohort, the comparison of larval growth trajectories between 2-month-old YOY, 3-month-old YOY, and OYO juveniles indicated that strong selection for fast growth persisted until the pre-wintering period, but that winter mortality likely did not play an important role in shaping year-class strength. These findings suggest that in Atlantic mackerel, the endpoint when the relative strength of cohorts is fixed occurs at the age of 3 months. These results point to the importance of considering growth-dependent mortality processes occurring beyond the larval stage to obtain a better understanding of causes of recruitment variability.

**KEYWORDS:** Juvenile – Recruitment – otolith microstructure – Larval growth – Endpoint  
– Mortality - Atlantic mackerel – northern gannet



## 2.2 INTRODUCTION

It is generally assumed that variability in growth and mortality rates during the larval stage are key determinants of year-class strength in fish populations (e.g. Houde 1987, Bailey & Houde 1989, Litvak & Leggett 1992). The “Growth-Survival Paradigm” predicts optimal larval survival under the combination of average fast larval growth facilitated by optimal environmental conditions, and low predation pressure (Anderson 1988, Cushing 1990, Houde 2009). Three complementary mechanisms explain the survival advantage generally experienced by fast-growing individuals: (1) the ‘Bigger is better’ mechanism (Miller et al. 1988) stipulates that at a given age, larger individuals suffer lower predation mortality rates than their smaller counterparts due to their superior ability in escaping gape-limited predators; (2) the ‘Stage duration’ mechanism (Chambers & Leggett 1987, Houde 1987) predicts that fast-growing larvae experience a lower cumulative mortality rate by metamorphosing at a younger age compared to slow-growing individuals, reducing the duration of the pelagic larval stage when vulnerability to predation is highest; (3) and the ‘Growth-selective predation’ mechanism (Takasuka et al. 2003, Takasuka et al. 2007) proposes that at a given body size, faster growth reflects a better physiological condition relative to that of slow-growing individuals, providing a physiological advantage in escaping predators. Under this conceptual framework, larval survival and subsequent recruitment strength are predicted to be positively correlated to observed growth within a larval cohort.

As previously outlined by Robert et al. (2007), a typical problem may arise when interpreting the meaning of observed fast larval growth in the context of recruitment prediction. Without a direct measure of mortality rates, fast growth observed within a given cohort may reflect either the expected scenario where the average individual experienced fast growth under optimal conditions (implying high survival and a high potential for a strong year class), or the alternate scenario where massive predation pressures directed against slow-growing individuals decimated the cohort, only allowing for a low number of fast-growing individuals to survive (implying low potential for a strong year class). To discriminate between these diametrically-opposed scenarios resulting in observed average fast growth

among survivors, an effective approach is to assess the level of growth-selective mortality by contrasting the larval growth-rate frequency distribution of a given cohort between the initial larval population and the life stage when recruitment is set (Meekan & Fortier 1996, Robert et al. 2007, Takasuka et al. 2016). For example, when contrasting growth rate frequency distributions achieved during larval life between the initial larval population and one-year-old juvenile survivors in four annual cohorts of Atlantic mackerel (*Scombrus scombrus*), Robert et al. (2007) concluded that the emergence of a strong year class resulted from fast larval growth within the initial larval population combined to low growth-selective mortality during the larval stage. Even though it was assumed that recruitment-relevant growth and mortality processes primarily occurred during the larval stage, the contrast between the initial larval population and one-year-old juveniles could not inform on the exact duration of the period when growth-selective processes operated during the first year of life.

An important problem in recruitment studies is the identification of the “endpoint”, defined as the stage when the relative strength of year classes is fixed and recruitment is set (Houde 1997). This problem is primarily attributable to the difficulty of obtaining representative samples of a given cohort between the larval stage, when individuals are easily captured using ichthyoplankton nets, and the late-juvenile stage, when they become vulnerable to commercial fishing gear. Post-larval juveniles during their first growth season are particularly difficult to sample, so that the contribution of processes occurring during that stage to recruitment variability remains poorly understood for most populations. The few studies that have successfully considered the early juvenile stage have pointed out that intrinsic factors such as density dependence (Myers & Cadigan 1993) or extrinsic factors such as variability in temperature and food availability, particularly during the first winter of life (Sogard 1997, Hurst & Conover 1998, Hurst 2007), may result in significant variability in mortality impacting year-class strength.

In the present study, we assess the potential role of post-larval mortality in regulating recruitment in Atlantic mackerel from the Gulf of St. Lawrence. To obtain a representative sample of young-of-the-year (YOY) juveniles, we move away from traditional sampling gear

and instead rely on gut contents of the northern gannet (*Morus bassanus*), one of the most important predators of YOY mackerel in the area (Garthe et al. 2014, Guillemette et al. 2018). By looking into the dynamics of this intermediate life stage between larvae and one-year-old (OYO) juveniles, our main purpose is to provide a robust test of the hypothesis by Robert et al. (2007) that growth-selective mortality is limited to the larval stage, by precisely identifying the timing of the endpoint during the first year of life of mackerel. To do so, we assess the potential for growth-selective mortality beyond the larval stage by comparing larval growth trajectories of YOY juveniles captured during the pre-winter period to that of OYO juveniles from the same cohort captured the following summer for the 2015 and 2017 year classes. We further investigate growth-selective mortality within the YOY stage for the 2017 year class by comparing the larval growth trajectories of newly metamorphosed (aged ~2 months) to that of pre-wintering (aged ~3 months) juveniles.

## **2.3 MATERIALS AND METHODS**

### **2.3.1 Study area**

The Gulf of St. Lawrence is a semi-enclosed sea that connects the St. Lawrence River to the Atlantic Ocean via the Belle Isle and Cabot straits (Fig. 1). It covers a 226,000 km<sup>2</sup> surface area with an average depth of 152 m. The Gulf of St. Lawrence supports several demersal and pelagic fisheries of importance for the 5 surrounding Canadian provinces (New Brunswick, Newfoundland and Labrador, Nova Scotia, Prince Edward Island and Quebec) (DFO 2017). In particular, the southern portion of the Gulf is the main spawning ground for the Canadian spawning contingent of the Northwest Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) stock. Mackerel spawning is historically concentrated around the Magdalen Islands and the Chaleur Bay between June and July (Sette 1943, Anderson & Paciorek 1980, Scott & Scott 1988, Castonguay et al. 1998). In parallel, northern gannet (*Morus bassanus*) migrate from the Atlantic coast of U.S.A. to the Gulf of Saint Lawrence where they reside for the breeding season between April and October (Fifield et al. 2014). During this period, gannet primarily

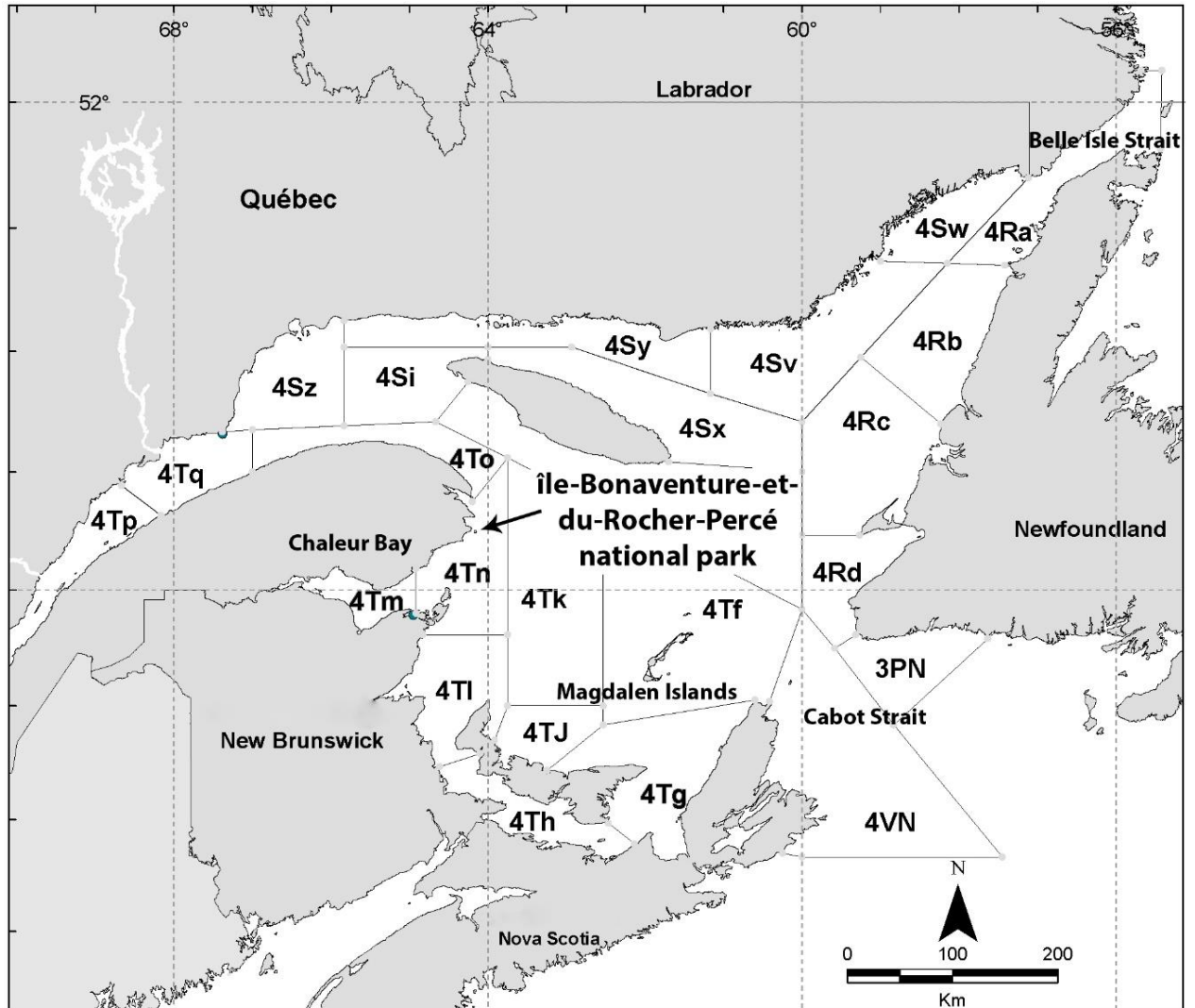


Fig.1. Map of the Gulf of St. Lawrence with Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) Subdivisions.

prey on Atlantic mackerel (Guillemette et al. 2018), and their feeding area covers a wide region around the island that includes a large proportion of the YOY juvenile habitat.

### **2.3.2 Sampling of Atlantic mackerel young-of-the-year (YOY) juveniles**

A monitoring program of the Bonaventure Island northern gannet colony is carried out between May and September on an annual basis (Guillemette et al. 2018). Monitoring operations on adult birds include biometric measurements, blood sampling, as well as conventional and GPS tagging. Birds manipulated during monitoring operations regularly regurgitate fish they have just captured (Guillemette et al. 2018). Regurgitations were collected, and ingested fish prey were identified to the species level and preserved frozen. In 2015, an average of 10 regurgitations per week were collected with the objective of describing gannet diet composition. The sampling frequency was increased with the collection of all regurgitations in 2017 to maximise the collection of YOY mackerel. In 2015, a total of 88 YOY mackerel were collected between August 28 and September 29. In 2017, 265 YOY mackerel were collected between August 8 and September 22. According to the egg abundance index covering year classes from 1979 until 2018, spawning occurs between June 5 and July 22 with an average peak on June 21. Spawning in 2015 and 2017 did not differ from the average, with peaks measured on June 22 and June 24, respectively (Andrew Smith, Fisheries and Oceans Canada, pers. comm.). In 2015, due to the limited number of YOY mackerel samples, we considered one group of individuals with estimated age ranging between 2 and 3 months. In 2017, the numerous YOY mackerel samples were split in two periods of interest. YOY mackerel captured during the period of August 8-20 were considered representative of 2-month-old fish, while those captured during the period of September 18-22 were considered representative of 3-month-old individuals.

### **2.3.3 Sampling of one-year-old (OYO) juvenile Atlantic mackerel**

OYO juveniles are collected on an annual basis by Fisheries and Oceans Canada (DFO) through their commercial catch sampling program (DFO 2017). Mackerel from all age

classes are randomly sampled throughout the Gulf of St. Lawrence and otoliths are routinely extracted from frozen specimens and preserved in a resin for ageing purpose and subsequent archival. OYO mackerel otoliths from the 2015 and 2017 year classes were obtained from NAFO subdivisions 4To, 4Tn, 4Tm and 4Tg (Fig.1).

### **2.3.4 Otolith microstructure analysis**

Following Robert et al. (2007), all juvenile mackerel otoliths were mounted on slides on the proximal side using Crystalbound® thermoplastic cement. Otoliths were then polished on the distal side using 30  $\mu\text{m}$ , 15  $\mu\text{m}$ , 9  $\mu\text{m}$  and 3  $\mu\text{m}$  metallurgical lapping films until the initial daily growth increments became clearly visible. Each otolith was then photographed at a magnification of 2500 $\times$  using a VHX-2000 KEYENCE Digital Microscope. Prior to growth analyses, images were enhanced using a custom filter in Adobe Lightroom Classic CC to optimize visibility of increments and minimize reading errors. The distance between the hatch mark and consecutive daily increments was measured with the KEYENCE VHX-2000 software until accessory primordia precluded the visualization of further increments (Fig. 2).

For some of the otoliths analyzed, a number of initial growth increments could not be clearly detected after polishing the microstructure. Laboratory experiments led by Migoya (1989) have shown that the measure of hatch mark radius is very conservative in Northwest Atlantic mackerel, with means ranging between 8.15 and 8.3  $\mu\text{m}$  across a wide range of rearing temperatures. Moreover, Robert et al. (2007) demonstrated that width of the first 4 increments is conservative and does not differ among years, even when comparing growth trajectories of extremely fast- and slow-growing cohorts. In 91 of 151 otoliths considered in the present study, the otolith radius at the first visible increment was significantly larger than the known hatch mark range. To estimate the age corresponding to the first visible increment in these otoliths, we used mean otolith radius at age reported by Robert et al. (2007) for OYO juveniles. Estimated age at first visible increment ranged between 1 and 3 days in all otoliths for which this procedure was applied.

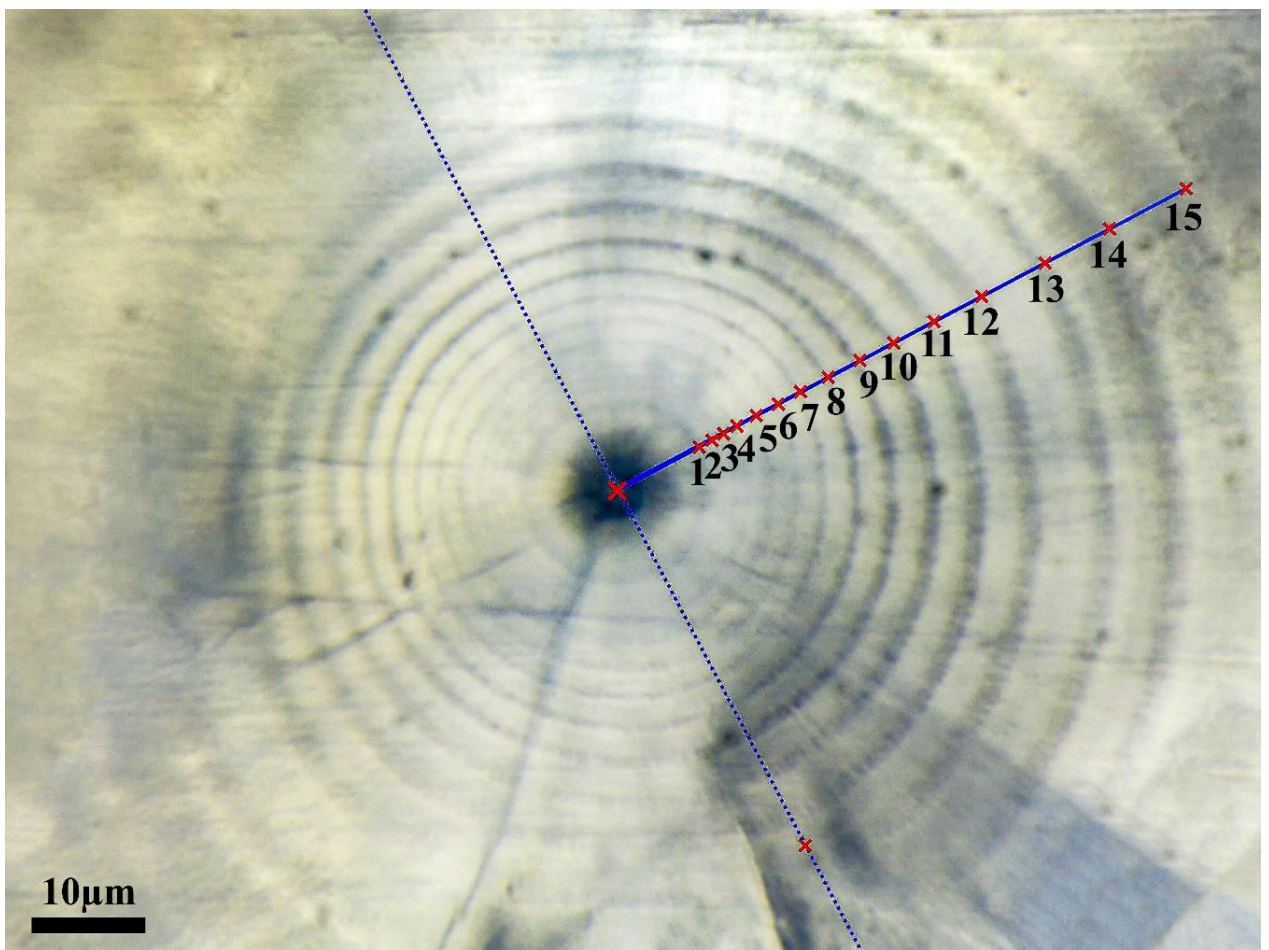


Fig. 2. Sagittal otolith of a one-year-old (OYO) Atlantic mackerel juvenile measured at 2500 $\times$  magnification. Numbers indicate age in days.

### 2.3.5 Growth analysis

To assess between-group (within and between cohorts) differences in daily growth trajectories, we used repeated-measures MANOVAs in JMP 14 statistical software, given that growth rate trajectories are back-calculated from the same individuals within a given group (Chambers & Miller 1995, Meekan & Fortier 1996, Robert et al. 2007, Takasuka et al. 2016). Post hoc F-tests were then performed to determine daily ages at which growth rates differed among groups. YOY and OYO growth trajectories were first compared between the 2 year classes. Within the 2015 year class, the larval growth trajectory of YOY juveniles ( $n = 31$ ) was also compared to that of OYO juveniles ( $n = 32$ ). Within the 2017 year class, the systematic sampling of gannet regurgitations allowed for comparisons among 2-months-old YOY juveniles ( $n = 31$ ), 3-months-old YOY juveniles ( $n = 30$ ), and OYO juveniles ( $n = 30$ ).

## 2.4 RESULTS

### 2.4.1 Between-year variability in larval growth trajectory

Larval growth trajectories of OYO juveniles were significantly different between 2015 and 2017 year classes (Fig. 3). The trajectories followed a sigmoid pattern as the daily growth was slow after hatch, before increasing rapidly to reach a plateau close to age 25 d for the 2015 cohort and age 19 d for the 2017 cohort. Mean otolith growth of 2017 OYO juveniles was 1.5× higher than 2015 OYO juveniles at the age of 5 d, up to 2.3× higher at the age of 14 d, and 1.2× higher at the age of 26 d (Fig. 3).

A comparison of early growth trajectories of YOY juveniles between the 2015 and 2017 (2- and 3-months-old individuals combined) year classes showed a similar sigmoid pattern with age, where growth rate increased with age until reaching an asymptote. This asymptote was reached at the ages of 24 d in 2015, and 18 d in 2017. A significant difference in growth trajectories was found between the 2 year classes (Fig. 3, repeated-measures MANOVA:  $p < 0.0001$ ). Mean otolith growth of 2017 YOY juveniles was 1.5× higher than



that of 2015 YOY juveniles at age 5 d, up to 2.4× higher at age 11 d, and 1.3× higher at age 25 d (Fig. 3).

#### **2.4.2 Selection for fast growth: contrasting between YOY and OYO juveniles within a given year class**

When comparing larval growth trajectories between OYO and YOY juveniles from the 2015 cohort, significant but moderate selection for fast growth was detected (Fig. 4a: repeated-measures MANOVA:  $p < 0.01$ ). Significant differences in growth were detected only at the ages 20, 23 and 24 d (post-hoc F-tests:  $p < 0.05$ ). Growth rate ratio between 2015 OYO and YOY juveniles was close to 1 with a moderate increase starting from age 18 d, leading to a ~30% difference at age 24 d (Fig. 4b).

A comparison between larval growth rates of YOY (2- and 3-months-old juveniles combined) and OYO juveniles from the 2017 cohort also revealed significant but mild selection for fast growth (Fig. 4c: repeated-measures MANOVA:  $p < 0.01$ ). Post-hoc F-tests indicated that growth trajectories differed for several ages between 15 and 30 d ( $p < 0.05$ ) (Fig. 4d).

When comparing the average increment width of 3-months-old juveniles to that of 2-months-old juveniles of the 2017 year class, strong selection for fast growth was observed starting from the age of 16 d (Fig. 5a, b; repeated-measures MANOVA:  $p < 0.0001$ ; post-hoc F-tests:  $P < 0.01$ ). In contrast, only weak selection for fast growth was found between the larval growth trajectories of OYO and 3-months-old juveniles of the 2017 year class, with the only significant difference detected at the age of 21 d (Fig. 5c: repeated-measures MANOVA:  $p < 0.05$ ; post-hoc F-tests:  $P < 0.01$ ). The daily growth ratio between these two life stages was close to 1 for the entire time series, with a weak trend for faster growth in OYO survivors (Fig. 5d).

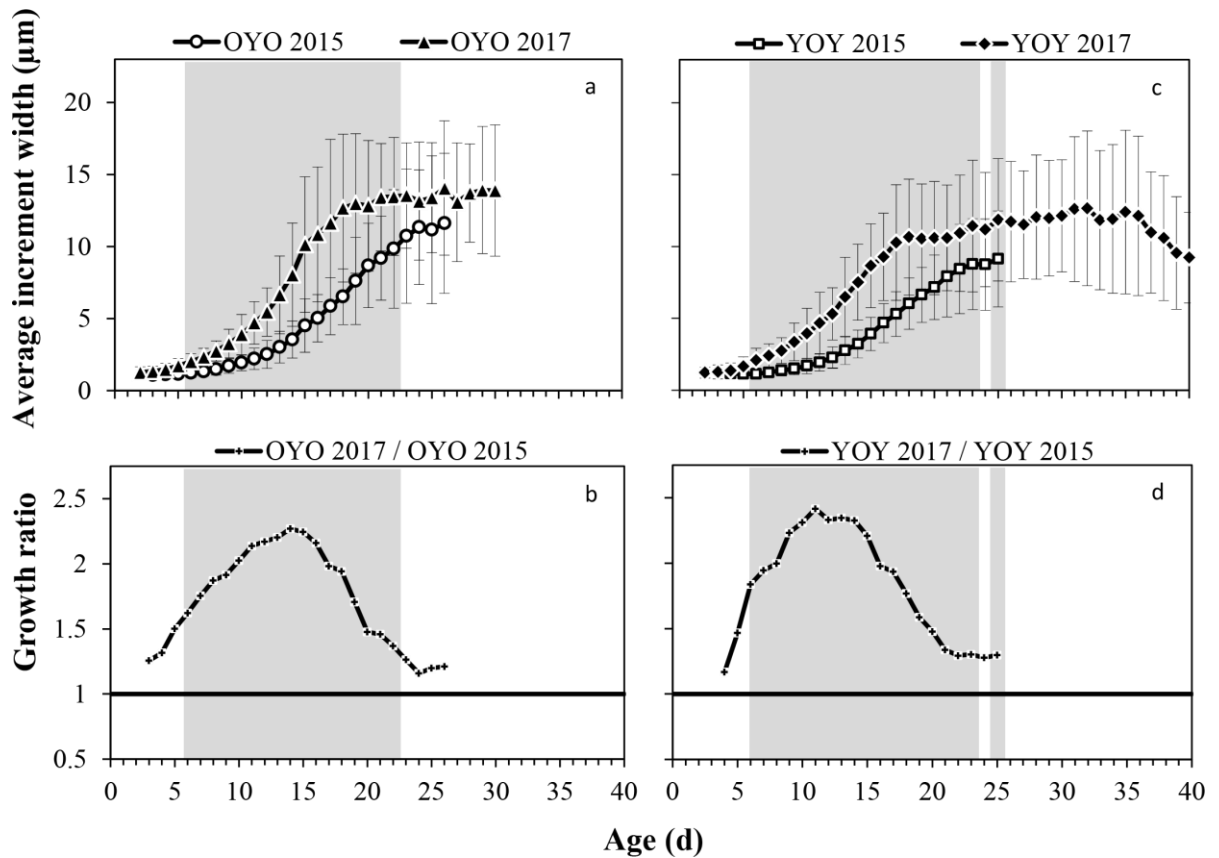


Fig. 3. (a) Mean otolith increment width of one-year-old (OYO) juveniles for 2015 and 2017; (b) Mean daily growth ratio of OYO juveniles of 2017 over OYO juveniles of 2015; (c) Mean otolith increment width of young of the year (YOY) juveniles for 2015 and 2017; (d) Mean daily growth ratio of YOY juveniles of 2017 over YOY juveniles of 2015. Error bars represent the standard error. Shaded areas represent days of significant difference between groups.

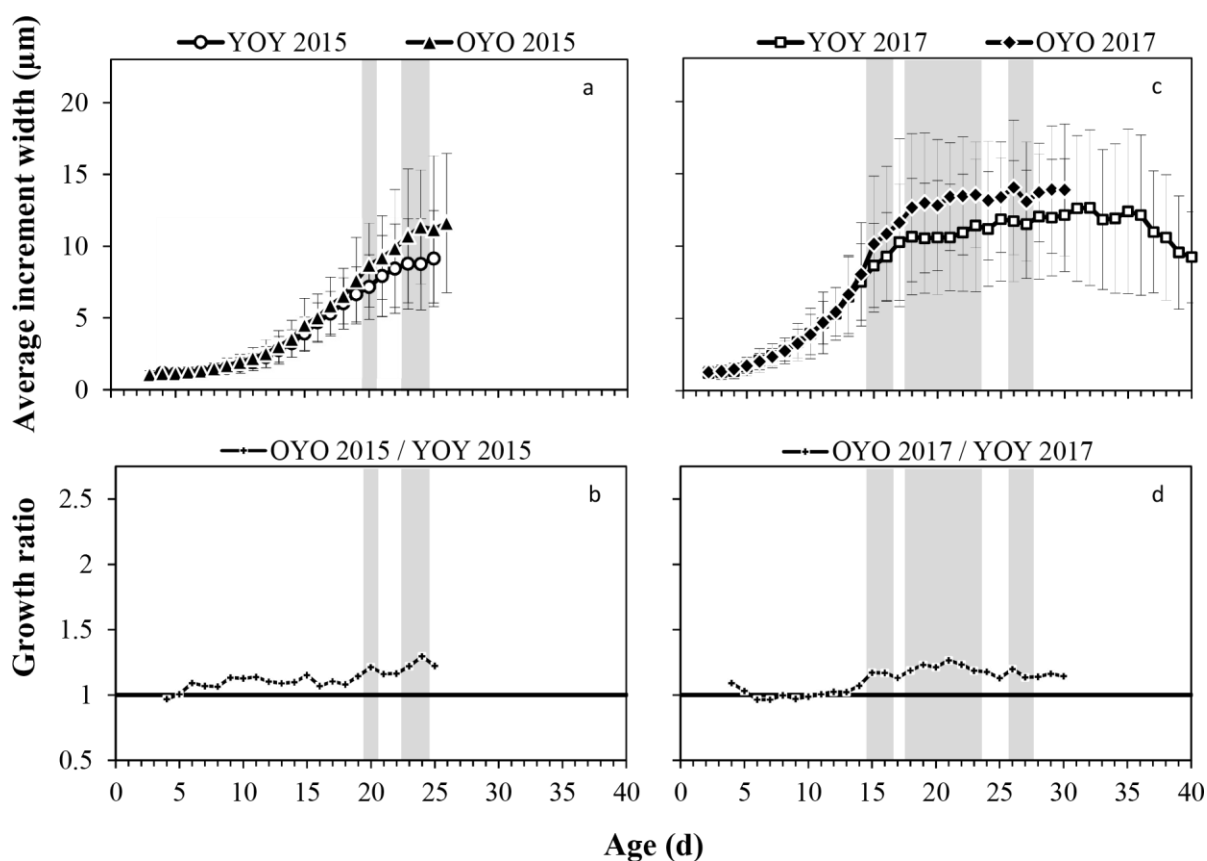


Fig. 4. (a) Mean otolith increment width of young of the year (YOY) and one-year-old (OYO) juveniles from 2015; (b) Mean daily growth ratio of OYO over YOY juveniles for 2015; (c) Mean otolith increment width of YOY (2- and 3-months-old juveniles combined) and OYO juveniles of 2017; (d) Mean daily growth ratio of OYO over YOY juveniles (2- and 3-months-old juveniles combined) from 2017. Error bars represent the standard error. Shaded areas represent days of significant difference between groups.

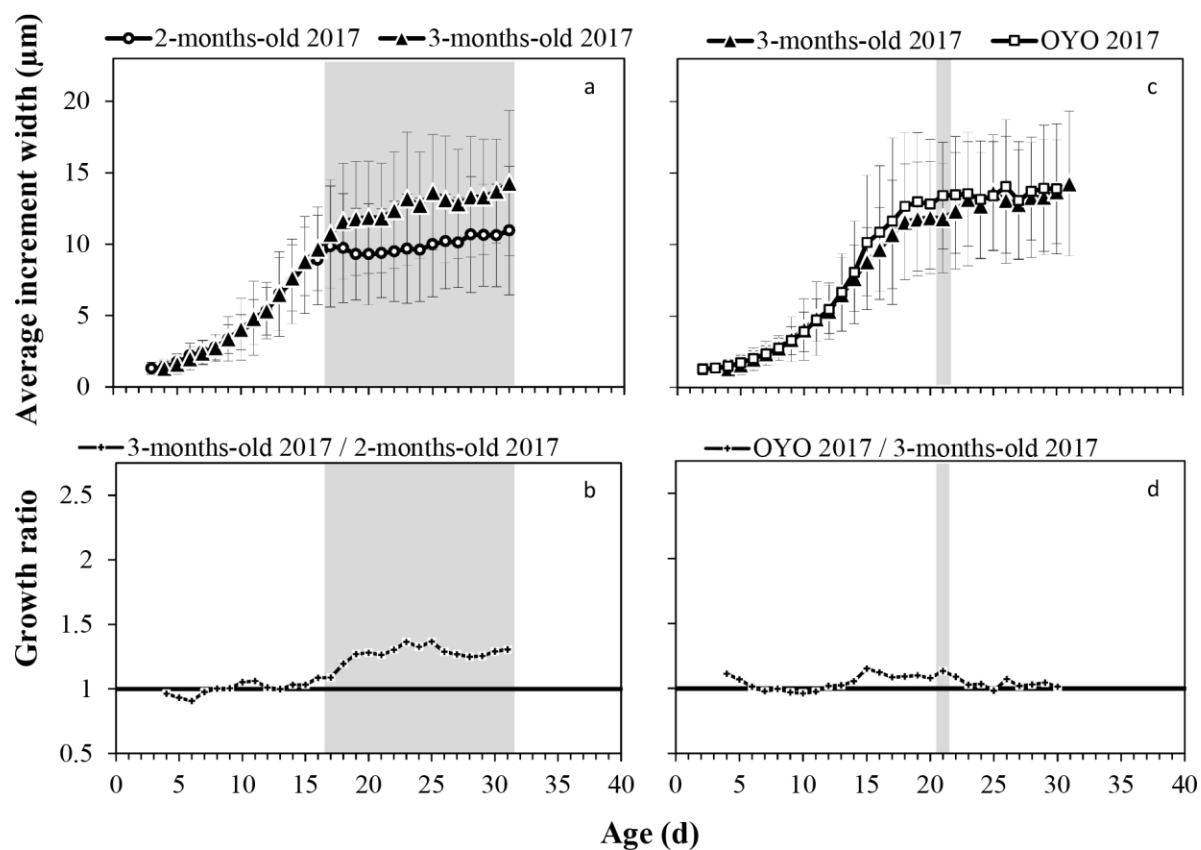


Fig. 5. (a) Mean otolith increment width of 2-months-old and 3-months-old juveniles of 2017; (b) Mean daily growth ratio of 3-months-old over 2-months-old juveniles for 2017; (c) Mean otolith increment width of 3-months-old and one-year-old (OYO) juveniles of 2017; (d) Mean daily growth ratio of OYO over 3-months-old juveniles from 2017. Error bars represent the standard error. Shaded areas represent days of significant difference between groups.

## 2.5 DISCUSSION

### 2.5.1 Methodological considerations and the measure of growth-dependent mortality

The robust estimation of growth-selective mortality through the comparison of larval growth-frequency distributions between consecutive life stages depends on two key assumptions. First, samples being compared are assumed to share the same spatio-temporal origin. In Atlantic mackerel, because of the systematic development of accessory primordia on the sagittal otolith after metamorphosis (Robert et al. 2007), it was not possible to estimate the age and hatch date of YOY and OYO juveniles analyzed in the present study to provide a direct test to that assumption. However, given that the spawning season of mackerel from the Southern Gulf of St. Lawrence (SGSL) is generally constrained over a period of 1 month (Grégoire et al. 2013) in June, we are confident that YOY juveniles sampled during a given year and OYO juveniles sampled the following year originated from the same cohort and shared a similar history of environmental conditions.

The second assumption is that for each life stage considered, samples must be representative of the full extent of variability in growth rates that exists within the cohort. Sampling methodologies that select for certain sizes within the population can result in major biases when interpreting observed growth-selective mortality patterns (Van der Veer et al. 1997). In the present study, OYO mackerel were captured by the commercial fishery through hand lines, while YOY mackerel were obtained from the guts of an important predator. Robert et al. (2007) have previously concluded that the DFO hand line fishery subsampling program yields representative samples for a given cohort. While we do not rely on a direct assessment of size or growth selectivity in gannet predation on YOY mackerel, we contend that the feeding mode of this avian predator allows to obtain samples that are representative of the range in growth rates that characterizes a given cohort.

Northern gannet dive at a speed of up to 194 km/h to strike and stun their prey (Garthe et al. 2014). Such high speeds allow this bird to prey efficiently on a wide size range among several pelagic fish species. In mackerel, prey size ranged from ~10 cm YOY juveniles to

~35 cm adults (S. Khamassi, unpublished data). Regurgitations are also composed of various sizes of sand lance (*Ammodytes* sp.), capelin (*Mallotus vitellus*) and Atlantic herring (*Clupea harengus*). Sogard (1997) cautioned that birds often select for the largest individuals within a given YOY juvenile fish population. In the present study, the possibility that gannet selectively captured fast-growing YOY juveniles would have translated to observed selection for slow-growing individuals when comparing growth trajectories of YOY and OYO juveniles. Instead, we observed selection for fast growth in both cohorts, including strong selection for fast growth within YOY stages in 2017, where all samples came from gannet regurgitations. While we cannot rule out the possibility that at a given time gannet predation was size dependent, we consider that the level of potential size-selective predation from gannet is negligible relative to recruitment-relevant growth-selective pressure measured among life stages. Another potential source of bias linked to gannet predation is the potential difference of spatial coverage relative to that offered by the systematic Gulf-wide mackerel fishery subsampling program for OYO juveniles. A recent electronic tagging study revealed that each year, foraging trips cover the entire SGSL for a diet composed of ~50% of mackerel (Guillemette et al. 2018). The validity of the assumption that gannet provided representative samples of mackerel cohorts is supported by the similarity in growth trajectories (0-15 d) between gannet-captured YOY juveniles and hand line-captured OYO fish for each cohort considered in the present study.

### **2.5.2 The Endpoint of selection for fast growth**

The Growth-Survival Paradigm states that mortality processes that drive recruitment variability primarily occur during the larval stage (Houde 1987, Anderson 1988, Cushing 1990). The paradigm also predicts that slower-growing individuals generally suffer higher mortality rates because of longer duration of the larval stage when mortality rate is maximum (Chambers & Leggett 1987), as well as higher vulnerability to predation due to smaller size (Miller et al. 1988) and lower physiological condition (Takasuka et al. 2003). The positive correlation between larval growth rate and survivorship was corroborated by several studies that observed selection for fast-growing individuals within larval cohorts (e.g. Meekan &

Fortier 1996, Sirois & Dodson 2000, Shoji & Tanaka 2006). However, most of these studies providing support to the paradigm have assumed that year-class strength was set prior to metamorphosis, even though evidence exists that the period of high variability in mortality may extend to the juvenile stage (Sogard 1997, Hurst 2007).

The primary factor that is hypothesized to drive variability in survivorship during the juvenile stage is predation (Sogard, 1997). Despite the scarcity of studies that have looked into the role of predation during the juvenile stage in driving year-class strength, some evidence is available primarily from small lake systems (e.g. Tonn & Paszkowski 1986, Post & Prankevicius 1987), as well as from flatfish populations (e.g. Pihl 1990, Bailey 1994, Van der Veer et al. 1997), that predation processes occurring during post-larval stages can significantly contribute to recruitment variability. Predation mortality during the juvenile stage is often size or growth dependent. Sogard (1997) and Van der Veer et al. (1997) have reviewed how different predators can inflict various types of size-selective mortalities on a given YOY juvenile cohort. They concluded that predators of juvenile fish generally feed preferentially on smaller individuals, with the exception of avian predators that have often been observed to select for the largest juveniles available. Hence, predation during the juvenile stage should be considered as a potentially important source of growth-dependent mortality driving recruitment variability.

In temperate and boreal ecosystems, another factor that may generate variability in survivorship during the first year of life is the harshness of the first winter. Winter mortality is attributed to the combination of thermal stress, starvation, predation and disease (reviewed by Hurst 2007). Variability in environmental conditions during the first overwintering season has most often been recognized as a potential recruitment driver in freshwater systems (e.g. Tonn & Paszkowski 1986, Quinn & Peterson 1996), but also in some estuarine (e.g. Hurst & Conover 1998, Lankford & Targett 2001) and marine (e.g. Ohtani & Azumaya 1995, Quinn & Niebauer 1995) populations. Within a given cohort of YOY juveniles, individuals characterized by the smallest sizes are generally more vulnerable to winter mortality (Sogard 1997, Hurst & Conover 1998, Hurst 2007). Winter kills thus usually result in observed

selection for fast growth when comparing growth-rate frequency distributions between pre-wintering YOY juveniles and OYO juveniles the following year.

In the present study, we confirmed that growth-dependent mortality can extend beyond the larval stage in Atlantic mackerel. Our initial investigation of post-larval growth-selective mortality revealed the existence of significant but apparently modest selection for fast growth between the YOY (when all individuals were pooled) and OYO stages in both yearly cohorts considered. The increased gannet regurgitations sampling effort in 2017 allowed for a detailed investigation of the timing when growth-dependent mortality operated, with the contrast of three consecutive juvenile stages for the 2017 cohort: 2-month-old post-larval YOY, 3-month-old pre-wintering YOY, and OYO. For that cohort, we detected strong selection for fast growth between YOY juveniles aged 2 and 3 months, but no significant difference in early growth trajectories between 3-month-old YOY and OYO juveniles. Even though the present dataset does not allow inferring on the level of growth selection that has occurred during the larval stage, or on factors driving mortality, our findings strongly suggest that severe growth-dependent predation against slow-growing individuals extended from the larval stage to the pre-wintering juvenile stage. This result, combined to the absence of growth-dependent mortality during winter, led us to conclude that the endpoint at which year-class strength was set for the 2017 cohort corresponded to an age of ~3 months. An important next step is to assess juvenile growth dynamics in several successive mackerel year classes to appreciate the level of variability in the ontogenic timing of the recruitment endpoint.

The large majority of field-based results revealing the importance of growth-dependent mortality in YOY juveniles comes from the freshwater literature (e.g. Nielsen 1980, Post & Prankevicius 1987, Danylchuk & Tonn 2006, Nakazawa et al. 2007). Besides the notable exception of flatfishes, where predation mortality during the juvenile stage has been recognized as an important source of recruitment variability (Van der Veer et al. 1997), the role of juvenile mortality in shaping year-class strength constitutes a black box in marine fish populations. The scarcity of investigations focusing on the links between juvenile mortality and recruitment could partly reflect the prescriptions of the Growth-Survival Paradigm, which states that mortality processes that drive recruitment variability primarily operate



during the larval stage. Moreover, it is notably difficult to obtain representative samples of post-larval life stages in open marine systems, after individuals have grown out of zooplankton gear vulnerability, and before they have been recruited to commercial fishing gear. Despite the difficulty in sampling juvenile fish, our results point to the importance of considering growth-dependent mortality processes occurring beyond the larval stage to obtain a better understanding of causes of recruitment variability. Our findings also advocate for the need to determine the timing of the endpoint in a given population for a robust assessment of the sources and effect of growth-dependent mortality on recruitment.

### **2.5.3 Growth-dependent mortality and recruitment of Atlantic mackerel**

Several studies have demonstrated that fast larval growth driven by high abundance of preferred zooplankton prey is a key condition for the emergence of a strong year class of Atlantic mackerel in the SGSL (Runge et al. 1999, Ringuette et al. 2002, Castonguay et al. 2008, Robert et al. 2009, Plourde et al. 2015). In addition to favorable feeding conditions resulting in fast average growth rate within the larval population, data presented by Robert et al. (2007) strongly suggested that strong year classes can only emerge when growth-selective mortality, interpreted as predation pressure, is low. In the present study, we detected growth-dependent mortality for both year classes considered. Moreover, the detailed analysis performed with the 2017 year class confirmed that selection was strong during the post-larval YOY stage during that year. A comparison of the growth trajectory of OYO juveniles between the 2015 and 2017 year-classes considered in this study, and the 1997-2000 year classes described by Robert et al. (2007), indicates that survivors from both recent cohorts were characterized by higher early growth rates relative to any of the past four cohorts considered (Fig. 6). Given that mackerel recruitment has remained low since the strong 1999 year class (DFO 2017), we interpret this result and the presence of growth-dependent mortality beyond the larval stage, as a symptom of high predation mortality rates throughout the first growth season. In the SGSL, several groundfish stocks are currently controlled at low abundance levels by a surge in predation pressure (e.g. Hammill et al. 2014, Neuenhoff et al. 2018, Swain et al. 2019). Even though sources of variability in juvenile mackerel



Fig. 6. Average increment width at age of one-year-old (OYO) juveniles from Robert et al. (2007) (1997, 1998, 1999, 2000) and from the present study (2015, 2017) with corresponding  $\pm$  SE.

predation mortality within the system remain to be identified, our data suggest that predation during the first growth season could interact with larval growth conditions to determine Atlantic mackerel recruitment.

Sampling of YOY Atlantic mackerel through northern gannet regurgitations during the monitoring of the Bonaventure Island colony revealed that growth-dependent mortality may extend until the end of the first growth season. The assessment of changes in early growth characteristics between larvae sampled in June-July and pre-wintering juveniles sampled in late September – early October could constitute a promising avenue to develop a recruitment index available within the year of spawning, almost one year earlier than the method proposed by Robert et al. (2007), which is based on OYO juveniles. Assembling a time series comprising a range of weak and strong year classes constitutes a necessary next step for validating the potential of the proposed method in contributing to stock assessment.

## CHAPITRE 3

### CONCLUSION GÉNÉRALE

Le maquereau bleu est considéré comme une ressource marine à valeur commerciale importante au Canada. En raison de la nature variable du recrutement chez ce poisson, les quantités débarquées ont subi de grandes fluctuations. Au début des années 2000, ce poisson a connu une pêche record qui a été liée directement à la forte cohorte de 1999, mais à partir de 2007, les quantités pêchées étaient supérieures à la capacité du stock à générer de nouvelles recrues, ce qui a mené à un déclin et dont le stock ne s'est toujours pas remis. La situation critique du maquereau suscite naturellement l'intérêt de la recherche et nous pousse à nous poser des questions sur les mécanismes mal connus du recrutement et à quels moments ils sont le plus déterminant pour une cohorte donnée.

Les jeunes stades juvéniles du maquereau sont encore peu étudiés. En revanche, la littérature comprend plusieurs études sur la dynamique du stade larvaire, notamment en ce qui a trait au régime alimentaire et à la relation entre la croissance et la mortalité (e.g. Ringuette et al., 2002, Robert et al., 2014). Bien que pertinentes, les connaissances acquises sur les larves restent limitées aux 3 à 4 premières semaines de vie, l'âge pendant lequel il est encore possible de capturer les larves en utilisant des filets à ichtyoplancton. Une telle limitation n'est pas spécifique au cas du maquereau bleu, et pose un problème récurrent dans la recherche sur le recrutement. De manière générale, il est primordial de s'affranchir des barrières d'échantillonnage pour étudier les cohortes au-delà du stade larvaire en vue d'identifier le « endpoint ». En effet, supposer que les résultats observés au niveau du stade larvaire prédominent sur ceux l'ensemble des mécanismes qui agissent lors du stade juvénile peut nous induire en erreur et cacher d'importants déterminants du recrutement.

Un des objectifs de ce projet de maîtrise a été de se s'affranchir de cette limite et d'évaluer la possibilité d'échantillonner des juvéniles de l'année en utilisant un oiseau prédateur des jeunes stades de vies du maquereau. Les otolithes de la cohorte de 2015 utilisés dans cette étude proviennent de données archivées. Le défi pour la cohorte de 2017 était donc d'optimiser l'échantillonnage et de déterminer la période en été pendant laquelle on commence à observer les juvéniles postlarves. En raison du stade de digestion avancé pour une majorité des régurgitations, la préservation des cranes des poissons dans des boîtes rigides ainsi que l'extraction des otolithes dans les cranes brisés sur le terrain ont permis la collecte d'un nombre important d'échantillons de façon régulière entre la deuxième semaine d'août et la troisième semaine de septembre, qui correspond à la fin de la période d'échantillonnage. Ceci a permis de tracer des courbes de croissance pour les individus âgés d'environ 2 à 3 mois, en plus des juvéniles âgés d'un an. Les résultats basés sur ces deux cohortes montrent que les individus à croissance larvaire lente subissent significativement plus de mortalité que les individus à croissance larvaire rapide jusqu'à l'âge du « endpoint », que nous avons estimé à environ 3 mois pour la classe d'âge de 2017.

Une des limites à laquelle nous avons été confrontés a été l'impossibilité d'inclure le stade larvaire dans les comparaisons en raison d'un bris de congélateur ayant entraîné la perte des larves de 2015, et d'un nombre d'échantillons insuffisant en 2017. Ces données auraient pu nous renseigner sur la croissance larvaire de la population initiale pour mieux quantifier l'intensité de la mortalité sélective et sa variabilité pendant la première année de vie, et éventuellement la comparer entre les années. Une deuxième limite est que cette étude, dans le cadre d'un projet de maîtrise, a été menée sur deux cohortes seulement. Ces résultats doivent donc être interprétés comme une démonstration de faisabilité qui pourrait mener à des travaux sur une plus longue période. En effet, l'itération de cette méthode sur une base annuelle pourrait nous renseigner sur la variabilité du « endpoint » pour des faibles et des fortes cohortes. Ceci pourrait aboutir à un outil pertinent dans le processus d'évaluation du stock qui permettrait d'estimer la force de la cohorte l'année même de la ponte en comparant la croissance larvaire des larves à celle de survivants ayant atteint le « endpoint ».

Ce nouvel accès à une classe d'âge très méconnue du cycle de vie du maquereau pourrait ouvrir de nouvelles possibilités de recherche, notamment sur les préférences alimentaires à ce stade de vie. Sur quelles proies se base le régime alimentaire des juvéniles de l'année ? Y'a-t-il une variabilité entre le stade juvénile post-larvaire et le stade juvénile pré-adulte ? Si oui, quel sont les autres facteurs responsables de cette variabilité et quelle est leur incidence sur la force du recrutement ? Une autre possibilité serait d'utiliser la population de fou de Bassan de l'île Bonaventure comme un indicateur biologique de l'état du stock. Le lien entre la distance parcourue par les fous de Bassan et l'abondance du maquereau en tant que proie disponible a déjà été caractérisé par Guillemette et al. (2018). Il serait donc intéressant de poursuivre un monitoring de ce type qui combinerait les données GPS récoltées sur les oiseaux, leurs succès d'alimentation et de reproduction, la proportion des régurgitations composées de maquereau adulte et de juvéniles de l'année. D'autre part, l'utilisation du fou de Bassan n'est pas strictement limitée à l'étude du maquereau. Le lançon, le hareng et le capelan sont aussi des espèces fourragères revêtant un grand intérêt écologique et économique, et qui font aussi partie des captures retrouvées dans les régurgitations (Guillemette et al., 2018). Et finalement, il faut penser à appliquer la méthode pour d'autres écosystèmes qui combindraient d'autres oiseaux prédateurs et d'autres espèces de poissons. Il est évident que des interactions importantes lient ces espèces marines sur le plan trophique et écologique. L'adoption d'une approche écosystémique intégrant les oiseaux marins, les poissons et leur habitat semble être une importante direction à considérer autant du point de vue de la recherche que de la gestion de l'environnement marin.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anderson ED, Paciorkowski AJ (1980) A review of the Northwest Atlantic mackerel fishery. Rapp P-V Réun Cons Int Explor Mer 177:175-211
- Anderson JT (1988) A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. J Northwest Atl Fish Sci 8:55-66
- Bailey KM (1994) Predation on juvenile flatfish and recruitment variability. Neth J Sea Res 32:175-189
- Bailey KM, Houde ED (1989) Predation on Eggs and Larvae of Marine Fishes and the Recruitment Problem. Adv Mar Biol 25:1-83
- Browman HI (2014) Commemorating 100 years since Hjort's 1914 treatise on fluctuations in the great fisheries of northern Europe: where we have been, where we are, and where we are going. ICES J Mar Sci 71:1989-1992
- Cairns DK (1992) Bridging the Gap between Ornithology and Fisheries Science: Use of Seabird Data in Stock Assessment Models. Condor 94:811-824
- Castonguay M, de Lafontaine Y, Runge JA (1998) Annual and spatial variability in zooplankton biomass and species composition, and in eggs and larvae of mackerel and cod in the southern Gulf of St. Lawrence between 1982 and 1991. Can Data Rep Fish Aquat Sci 1035
- Castonguay M, Plourde S, Robert D, Runge JA, Fortier L (2008) Copepod production drives recruitment in a marine fish. Can J Fish Aquat Sci 65:1528-1531
- Chambers R, Miller T (1995) Evaluating fish growth by means of otolith increment analysis: special properties of individual-level longitudinal data. In: Secor DS, Dean J, Campana SE (eds) Recent developments in fish otolith research. University of South Carolina Press, Columbia p 155-175
- Chambers RC, Leggett WC (1987) Size and age at metamorphosis in marine fishes: an analysis of laboratory-reared winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) with a review of variation in other species. Can J Fish Aquat Sci 44:1936-1947
- Chardine JW, Rail JF, Wilhelm S (2013) Population dynamics of Northern Gannets in North America, 1984–2009. J Field Ornithol 84:187-192

- Cook ASCP, Dadam D, Mitchell I, Ross-Smith VH, Robinson RA (2014) Indicators of seabird reproductive performance demonstrate the impact of commercial fisheries on seabird populations in the North Sea. *Ecol Indicators* 38:1-11
- Cunningham JT, Elliott KH, Cottenie K, Hatch SA, Jacobs SR (2018) Individual foraging location, but not dietary, specialization: implications for rhinoceros auklets as samplers of forage fish. *Mar Ecol Prog Ser* 605:225-240
- Cury PM, Boyd IL, Bonhommeau S, Anker-Nilssen T, Crawford RJM, Furness RW, Mills JA, Murphy EJ, Österblom H, Paleczny M, Piatt JF, Roux J-P, Shannon L, Sydeman WJ (2011) Global Seabird Response to Forage Fish Depletion—One-Third for the Birds. *Science* 334:1703-1706
- Cushing D (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv Mar Biol* 26:249-293
- D'Amours D, Landry JG, Lambert TC (1990) Growth of Juvenile (0-Group) Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*) in the Gulf of St. Lawrence. *Can J Fish Aquat Sci* 47:2212-2218
- Danylchuk AJ, Tonn WM (2006) Natural disturbance and life history: consequences of winterkill on fathead minnow in boreal lakes. *J Fish Biol* 68:681-694
- DFO (2014) Assessment of the Atlantic mackerel stock for the northwest Atlantic (subareas 3 and 4) in 2013. DFO Can Sci Advis Sec Sci Advis Rep 2014/030
- DFO (2015) Fisheries Management Decisions. Atlantic Mackerel – NAFO Subareas 3 and 4. <http://www.dfo-mpo.gc.ca/decisions/fm-2015-gp/atl-011-eng.htm>
- DFO (2017) Assessment of the Atlantic mackerel stock for the Northwest Atlantic (subareas 3 and 4) in 2016. DFO Can Sci Advis Sec Sci Advis Rep 2017/034
- DFO (2019) 2017 Value of Atlantic coast commercial landings, by region. Accessed 2019-04-18. <http://www.dfo-mpo.gc.ca/stats/commercial/land-debarq/sea-maritimes/s2017av-fra.htm>
- Fifield DA, Montevecchi WA, Garthe S, Robertson GJ, Kubetzki U, Rail J-F (2014) Migratory tactics and wintering areas of Northern Gannets (*Morus bassanus*) breeding in North America. *Ornithological Monographs*:i-63



- Fortier L, Villeneuve A (1996) Cannibalism and predation on fish larvae by larvae of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*: Trophodynamics and potential impact on recruitment. Fish. Bull. 94: 268-281
- Franci CD, Guillemette M, Pelletier E, Chastel O, Bonnefoi S, Verreault J (2014) Endocrine status of a migratory bird potentially exposed to the Deepwater Horizon oil spill: a case study of northern gannets breeding on Bonaventure Island, Eastern Canada. Sci Total Environ 473-474:110-116
- Garthe S, Guse N, Montevecchi WA, Rail J-F, Grégoire F (2014) The daily catch: Flight altitude and diving behavior of northern gannets feeding on Atlantic mackerel. J Sea Res 85:456-462
- Grégoire F, Beaudin L (2014) Évaluation analytique du maquereau bleu (*Scomber scombrus* L.) des sous-régions 3-4 de l'OPANO en 2013. Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2014/079
- Grégoire F, Beaulieu J-L, Gendron M-H, Lévesque I (2013) The Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) in NAFO Subareas 3 and 4 in 2011. DFO Can Sci Advis Sec Res Doc 2013/049 vi + 130 p.
- Guillemette M, Grégoire F, Bouillet D, Rail J-F, Bolduc F, Caron A, Pelletier D (2018) Breeding failure of seabirds in relation to fish depletion: Is there one universal threshold of food abundance? Mar Ecol Prog Ser 587:235-245
- Hammill MO, Stenson GB, Swain DP, Benoît HP (2014) Feeding by grey seals on endangered stocks of Atlantic cod and white hake. ICES J Mar Sci 71:1332-1341
- Hatch SA, Sanger GA (1992) Puffins as samplers of juvenile pollock and other forage fish in the Gulf of Alaska. Marine ecology progress series Oldendorf 80:1-14
- Hjort J (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern europe : viewed in the light of biological research. Conseil permanent international pour l'exploration de la mer., Copenhagen
- Houde ED (1987) Fish early life dynamics and recruitment variability. Am Fish Soc Symp 2:17-29

- Houde ED (1997) Patterns and trends in larval-stage growth and mortality of teleost fish. *J Fish Biol* 51:52-83
- Houde ED (2008) Emerging from Hjort's shadow. *J Northwest Atl Fish Sci* 41:53-70
- Houde ED (2009) Recruitment variability. In: Jakobsen T, Fogarty M, Megrey B, Moksness E (eds) *Reproductive biology of fishes: implications for assessment and management*. Wiley-Blackwell, Oxford, p 91–171
- Hurst TP (2007) Causes and consequences of winter mortality in fishes. *J Fish Biol* 71:315-345
- Hurst TP, Conover DO (1998) Winter mortality of young-of-the-year Hudson River striped bass (*Morone saxatilis*): size-dependent patterns and effects on recruitment. *Can J Fish Aquat Sci* 55:1122-1130
- Hyslop EJ (1980) Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411-429
- Lankford TE, Targett TE (2001) Low-temperature tolerance of age-0 atlantic croakers: recruitment implications for U.S. mid-atlantic estuaries. *Trans Am Fish Soc* 130:236-249
- Lett PF (1980) A comparative study of the recruitment mechanisms of cod, and mackerel, their interaction, and its implication for dual stock assessment. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 988
- Litvak MK, Leggett WC (1992) Age and size-selective predation on larval fishes: the bigger-is-better hypothesis revisited. *Mar Ecol Prog Ser* 81:13-24
- Meekan MG, Fortier L (1996) Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian Shelf. *Mar Ecol Prog Ser* 137:25-37
- Migoya MC (1989) Étude de la croissance des larves de maquereau bleu (*Scomber scombrus* L.) dans le golfe du Saint-Laurent, à partir de l'examen de la microstructure des otolithes. MSc thesis, Université du Québec à Rimouski
- Miller TJ, Crowder LB, Rice JA, Marschall EA (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can J Fish Aquat Sci* 45:1657-1670

- Montevecchi WA, Porter J (1980) Parental investments by seabirds at the breeding area with emphasis on Northern Gannets, *Morus bassanus*. *Behavior of marine animals* 4:323-365
- Montevecchi WA, Ricklefs RE, Kirkham IR (1984) Growth Energetics of Nestling Northern Gannets (*Sula bassanus*). *The Auk* 101:334-341
- Myers RA, Cadigan NG (1993) Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish. *Can J Fish Aquat Sci* 50:1576-1590
- Nakazawa T, Ishida N, Kato M, Yamamura N (2007) Larger body size with higher predation rate. *Ecol Freshwat Fish* 16:362-372
- Nelson B (2010) *The GANNET*. T & AD Poyser Ltd
- Neuenhoff RD, Swain DP, Cox SP, McAllister MK, Trites AW, Walters CJ, Hammill MO (2018) Continued decline of a collapsed population of Atlantic cod (*Gadus morhua*) due to predation-driven Allee effects. *Can J Fish Aquat Sci* 76:168-184
- Nielsen LA (1980) Effect of Walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) predation on juvenile mortality and recruitment of yellow perch (*Perca flavescens*) in Oneida Lake, New York. *Can J Fish Aquat Sci* 37:11-19
- Ohtani K, Azumaya T (1995) Influence of interannual changes in ocean conditions on the abundance of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in the eastern Bering Sea. In R.J. Beamish (ed.) *Climate change and northern fish populations*. *Can Spec Publ Fish Aquat* 121:87-95
- Pannella G (1971) Fish Otoliths: Daily Growth Layers and Periodical Patterns. *Science* 173:1124-1127
- Pepin P, Robert D, Bouchard C, Dower JF, Falardeau M, Fortier L, Jenkins GP, Leclerc V, Levesque K, Llopiz JK, Meekan MG, Murphy HM, Ringuette M, Sirois P, Sponaugle S (2015) Once upon a larva: revisiting the relationship between feeding success and growth in fish larvae. *ICES J Mar Sci* 72:359-373
- Pihl L (1990) Year-class strength regulation in plaice (*Pleuronectes platessa* L.) on the Swedish west coast. *Hydrobiologia* 195:79-88

- Plourde S, Grégoire F, Lehoux C, Galbraith P, Castonguay M, Ringuette M (2015) Effect of environmental variability on body condition and recruitment success of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) in the Gulf of St. Lawrence 24:347–363
- Post JR, Prankevicius AB (1987) Size-selective mortality in young-of-the-year yellow perch (*perca flavescens*): evidence from otolith microstructure. Can J Fish Aquat Sci 44:1840-1847
- Quinn T, Niebauer HJ (1995) Relation of eastern Bering Sea walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) recruitment to environmental and oceanographic variables. In R.J. Beamish (ed.) Climate change and northern fish populations. Can Spec Publ Fish Aquat 121:497-507
- Quinn TP, Peterson NP (1996) The influence of habitat complexity and fish size on over-winter survival and growth of individually marked juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Big Beef Creek, Washington. Can J Fish Aquat Sci 53:1555-1564
- Rail J-F, Champoux L, Lavoie RA, Chapdelaine G (2013) Monitoring of the population and contamination of the northern gannet in Quebec, 1966-2009. Can. Wildl. Serv. Tech. Rep. Ser. No. 528
- Ringuette M, Castonguay M, Runge JA, Grégoire F (2002) Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) recruitment fluctuations in relation to copepod production and juvenile growth. Can J Fish Aquat Sci 59:646-656
- Robert D, Castonguay M, Fortier L (2007) Early growth and recruitment in Atlantic mackerel *Scomber scombrus*: discriminating the effects of fast growth and selection for fast growth. Mar Ecol Prog Ser 337:209-219
- Robert D, Castonguay M, Fortier L (2008) Effects of intra- and inter-annual variability in prey field on the feeding selectivity of larval Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). J Plankton Res 30:673-688
- Robert D, Castonguay M, Fortier L (2009) Effects of preferred prey density and temperature on feeding success and recent growth in larval mackerel of the southern Gulf of St. Lawrence. Mar Ecol Prog Ser 377:227-237

- Robert D, Pepin P, Dower JF, Fortier L (2014) Individual growth history of larval Atlantic mackerel is reflected in daily condition indices. *ICES J Mar Sci* 71:1001-1009
- Runge JA, Castonguay M, de Lafontaine Y, Ringuette M, Beaulieu J-L (1999) Covariation in climate, zooplankton biomass and mackerel recruitment in the southern Gulf of St Lawrence. *Fish Oceanogr* 8:139-149
- Savenkoff C (2005) Main prey and predators of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) in the northern and southern Gulf of St. Lawrence during the mid-1980s, mid-1990s, and early 2000s. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2619
- Scopel LC, Diamond AW, Kress SW, Hards AR, Shannon P (2018) Seabird diets as bioindicators of Atlantic herring recruitment and stock size: a new tool for ecosystem-based fisheries management. *Can J Fish Aquat Sci* 75:1215-1229
- Scott WB, Scott MG (1988) Atlantic fishes of Canada. University of Toronto Press. Department of Fisheries and Oceans., Toronto, Ottawa
- Sette OE (1943) Biology of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) of North America. Part I: Early life history, including growth, drift, and mortality of the egg and larval populations. *Fish Bull* 50:149-237
- Shoji J, Tanaka M (2006) Growth-selective survival in piscivorous larvae of Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius*: early selection and significance of ichthyoplankton prey supply. *Mar Ecol Prog Ser* 321:245-254
- Sirois P, Dodson JJ (2000) Critical periods and growth-dependent survival of larvae of an estuarine fish, the rainbow smelt *Osmerus mordax*. *Mar Ecol Prog Ser* 203:233-245
- Sogard SM (1997) Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: A review. *Bull Mar Sci* 60:1129-1157
- Swain DP, Benoît HP, Hammill MO, Sulikowski JA (2019) Risk of extinction of a unique skate population due to predation by a recovering marine mammal. *Ecol Appl* 0:e01921
- Takasuka A, Aoki I, Mitani I (2003) Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar Ecol Prog Ser* 252:223-238

- Takasuka A, Aoki I, Oozeki Y (2007) Predator-specific growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. *Mar Ecol Prog Ser* 350:99-107
- Takasuka A, Sakai A, Aoki I (2016) Dynamics of growth-based survival mechanisms in Japanese anchovy *Engraulis japonicus* larvae. *Can J Fish Aquat Sci* 74:812-823
- Tonn WM, Paszkowski CA (1986) size-limited predation, winterkill, and the organization of umbra–perca fish assemblages. *Can J Fish Aquat Sci* 43:194-202
- Van Beveren E, Castonguay M, Doniol-Valcroze T, Duplisea D (2017) Results of an informal survey of Canadian Atlantic mackerel commercial, recreational and bait fishers. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2017/02
- Van der Veer HW, Ellis T, Miller JM, Pihl L, Rijnsdorp AD (1997) Size-selective predation on juvenile North Sea flatfish and possible implications for recruitment. In: Chambers RC, Trippel EA (eds) *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. Chapman & Hall, London, p 279–303



