



Écophysiologie du flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) : influence de la température, du sexe et de l'origine sur la croissance et la condition des juvéniles

Thèse présentée

dans le cadre du programme de doctorat en océanographie

en vue de l'obtention du grade de *Philosophiæ Doctor* es océanographie

PAR

© Léopold Ghinter

Décembre 2020

Composition du jury :

Dominique Robert, président du jury, Université du Québec à Rimouski

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

Yvan Lambert, codirecteur de recherche, Pêches et Océans Canada

Jean-Sébastien Moore, examinateur externe, Université Laval

Dépôt initial le 22 juillet 2020

Dépôt final le 11 décembre 2020

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion 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 tante Sophie, à ton combat,
ta force et ton amour. Cet ouvrage en est
imprégné. *Pili*

REMERCIEMENTS

L'aide que l'on peut recevoir au cours d'une telle aventure n'est pas mesurable. Il y a l'imposant savoir scientifique et technique qui m'a été partagé. Les innombrables conseils et commentaires qui m'ont été donnés. L'assistance bienveillante, quasi omniprésente, dans ma démarche, ma rédaction, mes décisions et mes manipulations. L'appui matériel considérable dans mes missions, mes expériences et mon laboratoire. Et le dernier, mais pas le moindre, l'indispensable soutien moral de toutes les belles personnes qui entouraient de près ou de loin ce projet. C'est pourquoi, en préambule de cette thèse, j'aimerais prendre le temps de saluer l'ensemble des personnes et des organismes qui m'ont aidé à mener à bien ce projet de recherche.

Tout d'abord, je tiens à remercier ma directrice de recherche Céline Audet, de m'avoir accepté dans son équipe, de m'avoir pris sous son aile et pour sa super supervision. Merci pour ton investissement sans faille, tes conseils avisés et ta confiance. Je ne compte plus les réunions, les entretiens téléphoniques et les tasses de café dans ton bureau, mais chacune de tes interventions m'a grandement aidé dans toutes les étapes de ce travail. Tu as été une véritable mentore qui as su partager avec moi ta passion. Tu as également été une guide avertie, qui grâce à tes instructions, tes encouragements et tes coups d'épaule m'a permis de garder le cap tout au long de cette aventure. Merci Céline.

Dans un second temps, j'aimerais remercier Yvan Lambert, mon co-directeur de recherche pour son aide de grande valeur dans la réalisation de ce projet. Merci de m'avoir ouvert les portes de l'Institut Maurice-Lamontagne et de sa salle des bassins ! Merci de m'avoir permis de participer à plusieurs missions océanographiques embarquées qui ont pour moi une valeur inestimable. Mais je tiens surtout à te remercier pour ton aide assidue, tes suggestions réfléchies et la sagesse de chacun de tes conseils.

Merci à mes deux directeurs Céline et Yvan pour la complémentarité exemplaire dans la supervision de cette étude.

Je tiens également à remercier Wahiba Ait Youcef et Joanne Morgan, co-autrices de mon troisième chapitre, sans qui il n'aurait pu avoir lieu. Merci Wahiba d'avoir pris de ton temps personnel pour te replonger dans l'océan de données de ton doctorat et d'avoir répondu aux 1 000 questions que je t'ai posées. Thank you Joanne, for also answering the 1000 questions, for having enriched this chapter, but also for allowing me to sail alongside the Newfoundlanders in the northwest Atlantic Ocean. A memory forever engraved in my memory, where swell, wind, snow and sea meet.

Je tiens aussi à remercier tout spécialement Dominique Robert et Jean-Sébastien Moore, en tant que président et membre externe du jury respectivement, pour avoir accepté d'évaluer mon travail et pour leurs précieux conseils et suggestions.

Un tel projet ne serait possible sans l'important soutien financier et logistique de différentes institutions et organismes. J'aimerais donc remercier à ce titre, le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie (CRSNG) du Canada, le Ministère des Pêches et des Océans (MPO), l'Institut des Sciences de la mer de Rimouski (ISMER) ainsi que le Ressources Aquatiques Québec (RAQ).

J'aimerais également saluer et remercier la bienveillance, la gentillesse et le dévouement du personnel de l'ISMER tout particulièrement, merci à Martine Belzile, Nancy Lavergne, Marielle Lepage et Brigitte Dubé pour avoir résolu de très nombreux problèmes administratifs, logistiques et parfois presque personnels, au cours de mon doctorat. J'allais toujours vous voir avec grand plaisir !

Je remercie l'équipe du MPO, Jérôme Gagnon, Johanne Gautier, Sylvie St. Pierre, Tania Hansen, Luc Beaudin, François Tremblay et Yves Gagnon pour leurs conseils et leur aide dans la capture, l'entretien et les manipulations des poissons en milieu expérimental. Je tiens à remercier également les équipages des navires du MPO *Teleost* et *Leim* et particulièrement Eugène Lee de l'équipe de Terre-Neuve. Merci à toutes ces personnes pour leur collaboration

dans la capture et les échantillonnages des poissons à travers l'Atlantique nord-ouest, mais également pour le partage de leurs connaissances, de leur bonne humeur et de leur culture !

Merci à la TEAM Céline, à mes collègues de laboratoire et particulièrement à Renée Gagné et Emile Vadboncoeur pour leur énorme aide tout au long de ce doctorat. Merci à Renée, Clémence et Maria pour votre aide, votre soutien et les longues discussions qui me remontaient grandement le moral quand les manipulations n'étaient pas aisées.

Merci aux étudiants impliqués dans ce projet, aux étudiants d'été, en micro-thèse, en initiation à la recherche qui m'ont apporté un soutien matériel non négligeable dans l'acclimatation et l'alimentation des poissons, ainsi qu'en laboratoire. Merci spécialement à David Picard et Santiago Jarquin pour leur aide cruciale à l'été 2016 et 2017 respectivement.

Je tiens à remercier également mes amis, mes acolytes de bureau « les pipettes du 0.262 » ainsi que les géologues du sous-sol de l'ISMER qui refont surface de temps à autre pour jaser. Merci à eux pour la franche camaraderie, le soutien, les fous-rire, le sport, les lundis pâtisseries, les pauses café et notre « incroyable savoir quant aux statistiques... Merci aux habitants de la maison jaune, Tony, Laoul, Camille, Tinou, Peter et David et de la bonne ambiance qui y règne. Merci à toute la gang de Rimouski !

Un énorme MERCI à mes deux bras droits de doctorat, Renée Gagné et Jérôme Gagnon. Merci à tous les deux de m'avoir aidé à prendre mes marques au début de mon doctorat à l'ISMER et au MPO respectivement. Merci aussi pour TOUS vos conseils, votre aide, votre soutien et votre gentillesse. Travailler avec vous fut un véritable plaisir !

Enfin, merci à ma famille, à mes parents et beaux-parents, ma sœur et mes frères qui ont suivi et soutenu à distance l'avancée de cette aventure. Merci pour votre présence malgré l'océan qui nous sépare et merci pour votre soutien, indispensable à la réussite de ce projet. Et merci à Andy, pour ton amour, ton soutien, ta gentillesse, tes encouragements, ta confiance en moi. Tu m'as toujours poussé à me surpasser depuis le début de ce doctorat et en voilà le résultat.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire présente les résultats de recherches menées sur l'influence du sexe, de la température et de l'origine sur la croissance des juvéniles de flétan du Groenland.

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° 478827-2015 STPGP), en partenariat avec Pêches et Océans Canada, octroyée à L. Bernatchez (responsable) de l'Université Laval, C. Audet, R. Tremblay, de l'Institut des sciences de la mer de Rimouski/Université du Québec à Rimouski, P. Sirois, de l'Université du Québec à Chicoutimi, Y. Lambert, M.J. Morgan, de Pêches et Océans Canada de l'Institut Maurice-Lamontagne et Northwest Atlantic Fisheries Centre respectivement et K. Praebel, de Arctic University of Norway. Cette étude s'inscrit donc dans un projet plus large visant à améliorer les connaissances sur l'écologie et la nature des stocks de flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest à des fins de gestion durable et de conservation de l'espèce.

Les objectifs visés par cette thèse sont multiples et font appel à des expertises de différents domaines tels que l'halieutique, l'écophysiologie et l'écologie. Par une approche combinant travail de terrain et expériences en milieu contrôlé à l'étude de l'écophysiologie du flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*), l'objectif est de déterminer l'influence du sexe, de la température et de l'origine sur la croissance des juvéniles. J'ai réalisé cette étude sous la direction de Céline Audet (directrice de recherche) et d'Yvan Lambert (co-directeur).

RÉSUMÉ

Comprendre la croissance lors des premiers stades de la vie est fondamental pour la gestion des pêches commerciales. La condition des poissons et l'état de leurs réserves énergétiques sont des outils faciles à mesurer et qui peuvent s'avérer très utiles dans les décisions d'évaluation et de gestion des stocks. Dans le contexte actuel de réchauffement des eaux de fond de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent (EGSL) et de la détérioration de la qualité de l'habitat (hausse de la température, diminution de l'oxygène dissous, modification des communautés) pour le flétan du Groenland, *Reinhardtius hippoglossoides*, cette étude apporte de nouvelles connaissances sur l'influence du sexe, de la température et des différences spatio-temporelles sur la croissance et la condition des juvéniles de flétans du Groenland.

Un grand dimorphisme de taille et de masse lié au sexe est présent chez cette espèce. Ce dimorphisme a un fort impact sur les captures commerciales, avec plus de 80% de femelles présentes dans les débarquements dans l'EGSL. Les mâles, dont l'investissement énergétique dans la reproduction est moindre que celui des femelles, deviennent matures à une taille relativement plus petite que les femelles. Atteindre la maturité sexuelle est un tournant dans l'allocation de l'énergie où la croissance somatique diminue et la croissance germinale augmente. Des expériences en laboratoire ont été réalisées à l'Institut Maurice-Lamontagne de 2016 à 2018 sur des juvéniles capturés dans l'EGSL pour une durée allant de 12 à 18 mois afin d'étudier l'influence du sexe et de la température sur la croissance des juvéniles. Malgré l'absence d'allocation énergétique dans la reproduction, les femelles juvéniles avaient un meilleur gain en masse et en longueur que les mâles juvéniles et atteignaient plus rapidement leur indice de condition maximal par rapport aux mâles. Aucune différence dans le stockage d'énergie hépatique ou musculaire n'a été trouvée entre les sexes. Les divergences dans la croissance juvénile présentes avant la maturation sexuelle pourraient entraîner ou accentuer le dimorphisme sexuel lié à la taille et observé en milieu naturel chez les adultes.

On a constaté que la température affectait la croissance des juvéniles de flétan du Groenland ainsi que leur survie. La mortalité était plus élevée à 7,5°C qu'à 4,0°C et la croissance relative, normalisée en degrés-jours, était plus faible à 7,5°C qu'aux deux autres températures testées (4,0 et 5,5°C). L'efficacité de conversion des aliments, la teneur en énergie musculaire et l'indice de condition de Fulton n'étaient pas influencés par la température, mais l'apport alimentaire a augmenté significativement au fil du temps à 5,5°C. Dans l'ensemble, les résultats suggèrent que les conditions optimales de température ont été dépassées à 7,5°C et que toute nouvelle augmentation de la température pourrait diminuer considérablement la survie et amenuiser la croissance des juvéniles.

L'utilité d'outils faciles à mesurer a été mise en évidence pour analyser le statut énergétique et la condition des juvéniles de flétan du Groenland. Étant donné que la plupart des réserves énergétiques des juvéniles sont stockées dans le muscle, l'indice de condition de Le Cren, Kn, ainsi que la teneur en eau du muscle fournissent une évaluation robuste des

réserves énergétiques chez les juvéniles. Kn fluctue au fil des saisons, avec une condition plus élevée en hiver et au printemps par rapport à l'été et à l'automne. Ces variations peuvent résulter de l'activité de prédation pélagique exercée par cette espèce et de la disponibilité relative des proies. Les juvéniles capturés dans l'EGSL étaient plus gros mais avaient un Kn inférieur à ceux capturés dans l'Atlantique Nord-Ouest, ce qui pourrait indiquer des divergences dans les traits biologiques selon les nourriceries/environnements de croissance. Les outils développés pourraient être très utiles dans des études ultérieures sur l'alimentation, les liens trophiques et l'état de l'écosystème et ainsi servir pour l'évaluation des stocks et la gestion du flétan du Groenland.

Mots clés : Flétan du Groenland, Juvéniles, Croissance, Condition, Survie, Maturité sexuelle, Température, Sexe.

ABSTRACT

Understanding growth during early life stages is fundamental for commercial fisheries management. Condition of the fish and the status of their energy reserves are easy tools to measure and can be particularly useful for stock assessment and management decisions. In the current context of warming of the bottom waters of the estuary and the Gulf of St. Lawrence (EGSL), and the deterioration of the habitat quality (increased temperature conditions, decrease of dissolved oxygen, changes in communities) for the Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides*, this study brings new knowledge on the influence of sex, temperature and space-time differences on the growth and condition of juvenile Greenland halibut.

Size and mass sexual dimorphism is present in this species. Sex dimorphism has a strong impact on commercial catches, with more than 80% of females present in the EGSL landings. Males, whose energy investment in reproduction is lower than that of females, become mature at a relatively smaller size than females. Reaching sexual maturity is a turning point in energy allocation when somatic growth decreases and germ growth increases. Laboratory experiments were carried out at the Maurice Lamontagne Institute from 2016 to 2018 on juveniles captured in the EGSL, for a period ranging from 12 to 18 months, in order to study the influence of sex and temperature on juvenile growth. In the absence of energy allocation to gonad development, female juveniles were larger than male juveniles, with a greater gain in mass and length. They reached a higher Fulton condition index compared to male juveniles. No difference in liver or muscle energy storage was found between sexes. Pre-maturation divergences in juvenile growth could result in or accentuate the size-related sexual dimorphism observed in nature among adults.

Temperature influenced growth and survival in Greenland halibut juveniles. Mortality rate was higher at 7.5°C than at 4.0°C. Relative growth (normalized in degree-days) was lower at 7.5°C than at the other two temperatures tested (4.0 and 5.5°C). Food conversion efficiency, muscle energy content, and the Fulton condition index were not influenced by temperature, but food intake significantly increased over time at 5.5°C. Overall, the results suggest that optimal temperature conditions were exceeded at 7.5°C and that any further increase in temperature would significantly decrease survival and reduce growth of juveniles.

The use of simple and easy tools was assessed to evaluate the energy status and condition of Greenland halibut juveniles. Since most of energy reserves are stored in muscle, the Le Cren condition index, Kn, and the muscle water content provide a robust assessment of the energy reserves present in juvenile Greenland halibut. Kn has been found to fluctuate throughout the year, with higher condition in winter and spring compared to summer and fall. Such variations may result from this species' pelagic predation activity and prey availability.

Juveniles captured in the EGSL were larger but had a lower condition index than those captured in the Northwest Atlantic, which may indicate differences in biological traits across nurseries / growing environments. The tools that have been developed could be useful in future studies on feeding, trophic links and the ecosystem status. They could also be used in stock evaluation et management of the Greenland halibut.

Keywords: Greenland halibut, Juveniles, Growth, Condition, Survival, Sexual maturity, Temperature, Sex.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
AVANT-PROPOS	xiii
RÉSUMÉ	xv
ABSTRACT.....	xvii
TABLE DES MATIÈRES	xix
LISTE DES TABLEAUX	xxiv
LISTE DES FIGURES	xxv
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xxviii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
ÉCOLOGIE DU FLÉTAN DU GROENLAND.....	1
Distribution et habitat	1
Cycle biologique et traits d’histoire de vie	3
Régime alimentaire du flétan du Groenland	6
HALIEUTISME ET FLÉTAN DU GROENLAND.....	8
CROISSANCE DU FLÉTAN DU GROENLAND ET SES DÉTERMINISMES.....	17
Influence de l’alimentation et de l’oxygène dissous sur la croissance	18
Influence de la température sur la croissance.....	21
Croissance et dimorphisme sexuel.....	25
PROBLÉMATIQUE	28
OBJECTIFS	31

CHAPITRE 1 INFLUENCE DU SEXE SUR LA CROISSANCE DES JUVÉNILES DE FLËTAN DU GROENLAND (<i>REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES</i>) DANS L’ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT	33
1.1 RÉSUMÉ.....	33
1.2 INFLUENCE OF SEX ON GROWTH OF JUVENILE GREENLAND HALIBUT (<i>REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES</i>) IN THE ESTUARY AND GULF OF ST-LAWRENCE.....	35
1.3 ABSTRACT	35
1.4 INTRODUCTION	36
1.5 MATERIALS AND METHODS	39
1.5.1 Capture, rearing conditions, and experimental design	39
1.5.2 Samplings	40
1.5.3 Morphological calculations.....	41
1.5.4 Physiological measurements.....	41
1.5.5 Statistical analysis	42
1.6 RESULTS.....	43
1.6.1 Fish growth and condition factor	43
1.6.2 Maturity stage	45
1.6.3 Hepatic and muscle energy storage.....	46
1.6.4 Cortisol levels	49
1.7 DISCUSSION.....	50
1.8 CONCLUSION	54
1.9 FUNDINGS.....	54
1.10 ACKNOWLEDGMENTS.....	54

CHAPITRE 2 CROISSANCE DES JUVÉNILES DE FLÉTAN DU GROENLAND (<i>REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES</i>) DANS LE CONTEXTE DE RÉCHAUFFEMENT DE LA TEMPÉRATURE DANS L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT	55
2.1 RÉSUMÉ	55
2.2 JUVENILE GREENLAND HALIBUT (<i>REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES</i>) GROWTH IN THE CONTEXT OF RISING TEMPERATURE IN THE ESTUARY AND GULF OF ST-LAWRENCE	57
2.3 ABSTRACT.....	57
2.4 INTRODUCTION	58
2.5 MATERIAL AND METHODS	60
2.5.1 Capture, rearing conditions, and experimental design	60
2.5.2 Samplings	62
2.5.3 Morphological calculations	63
2.5.4 Feeding calculations.....	63
2.5.5 Physiological and histological measurements	64
2.5.6 Statistical analysis.....	64
2.6 RESULTS.....	66
2.6.1 Survival, growth, and feeding.....	66
2.6.2 Physiological and histological measurements	70
2.7 DISCUSSION.....	75
2.8 CONCLUSION	79
2.9 FUNDING	80
2.10 ACKNOWLEDGMENTS.....	80

CHAPITRE 3 RELATIONS LONGUEUR-MASSE, INDICES DE CONDITION ET STATUT ÉNERGÉTIQUE DES JUVÉNILES DE FLÉTAN DU GROENLAND DANS L'ATLANTIQUE NORD-OUEST	81
3.1 RÉSUMÉ.....	81
3.2 LENGTH–MASS RELATIONSHIPS, CONDITION INDICES AND ENERGY STATUS OF JUVENILE GREENLAND HALIBUT IN THE NORTHWEST ATLANTIC.....	83
3.3 ABSTRACT	84
3.4 INTRODUCTION	84
3.5 MATERIAL AND METHODS	89
3.5.1 Capture and sampling design.....	89
3.5.2 Morphological calculations and physiological measurements	93
3.5.3 Statistical analysis	95
3.6 RESULTS.....	96
3.6.1 Length–mass relationship and condition factor	96
3.6.2 Tissue energy content.....	99
3.6.3 Relationships between tissue energy, water contents, Kn, and HSI index.....	100
3.6.4 Sex and maturity of fish captured in the EGSL and Northwest Atlantic	103
3.7 DISCUSSION.....	105
3.7.1 Condition index.....	105
3.7.2 Energy reserves estimation.....	108
3.8 CONCLUSION	110
3.9 FUNDING	110
3.10 ACKNOWLEDGMENTS.....	110

DISCUSSION GÉNÉRALE.....	111
CONTEXTE DE L'ÉTUDE	111
CROISSANCE ET SEXE DES JUVÉNILES DE FLÉTAN DU GROENLAND	112
TEMPÉRATURE ET CROISSANCE DES JUVÉNILES DE FLÉTAN DU GROENLAND.....	113
INDICATEURS DE CONDITION	114
IMPORTANCE DE CE TYPE D'ÉTUDES EN APPUI AUX SCIENCES HALIEUTIQUES.....	117
DIFFICULTÉS RENCONTRÉES AU COURS DE LA RÉALISATION DE CE DOCTORAT.....	120
PERSPECTIVES	121
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	123
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	126

LISTE DES TABLEAUX

Table 1: Initial average length and mass of juveniles (average per tank; N = 8 for each temperature treatment).....	61
Table 2: Summary of linear regression parameters for lengths and masses with degree-days (Figure 16)	68
Table 3: Average Fulton condition index of juveniles at each temperature and sampling date (average per tank; N = 8 for each temperature treatment and sampling date)	68
Table 4: Average food intake (g j^{-1}) per temperature and experimental period.....	69
Table 5: Initial average length and mass of female and males juvenile Greenland halibut	70
Table 6: Summary of linear regression parameters for lengths and masses with degree-days (Figure 18)	71
Table 7: Average Fulton condition index of juveniles at each sampling date	71
Table 8: Summary of ANOVA analyses	74
Table 9: Summary of oceanographic features at the five different sampling locations, fishing characteristics, and numbers of Greenland halibut juveniles caught.....	91
Table 10: Summary of linear regression parameters of LN(length) plotted against LN(mass) for Greenland halibut juveniles captured in spring, summer, and fall in the Estuary and Gulf of St. Lawrence from 2006–2009 and in the Northwest Atlantic from 2000–2018	94
Table 11: Overall mean of plasma sexual steroids concentrations, length, mass, Kn, and muscle energy content in Greenland halibut juveniles captured in the Estuary and Gulf of St. Lawrence and Northwest Atlantic.....	99

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Carte de la répartition mondiale du flétan du Groenland	2
Figure 2 : Diagramme des analyses de fréquence-longueur pour les quatre premiers groupes d'âge de flétan du Groenland dans l'estuaire du St. Laurent	5
Figure 3 : Débarquements déclarés (t) de flétan du Groenland depuis 1970 et total autorisé des captures (TAC)	10
Figure 4 : Biomasse exploitable (> 40 cm) du flétan du Groenland évaluée d'après les données du relevé de Pêches et Océans Canada (MPO)	12
Figure 5 : Diagramme des interactions entre facteurs abiotiques et biotiques d'un environnement sur la croissance, la survie et le recrutement de juvéniles de poissons plats	17
Figure 6 : Diagramme simplifié de l'évolution du registre aérobique en fonction de la température chez des organismes ectothermes	22
Figure 7 : Diagramme simplifié de l'évolution du bilan énergétique : ingéré (alimentation), dépensé ou perdu (métabolisme standard et pertes sous forme de fèces ou d'excrétions) et investi dans la croissance (énergie ingérée – énergie dépensée ou perdue)	23
Figure 8 : Diagramme illustrant la croissance biphasique chez les poissons	26
Figure 9: Evolution of (A) mass, (B) length, and (C) Fulton condition index throughout the experiment at the four sampling dates (July and December 2016 and 2017)	44
Figure 10: Histological sections of Greenland halibut gonads	45
Figure 11: Plasma estradiol concentration in female juveniles	46
Figure 12: (A) Liver lipid content, and (B) total liver (grey) and muscle (black) energy content throughout the experiment.....	47

Figure 13: Mean total hepatic energy content in Greenland halibut juveniles	48
Figure 14: (A) Plasma cortisol concentration in female and male juveniles and (B) average cortisol level at the different sampling times	49
Figure 15: Cumulative proportion of survival (Kaplan-Meier analysis) in juvenile Greenland halibut reared at 4.0, 5.5, or 7.5°C for one year	66
Figure 16: Length (A) and mass (B) plotted against degree-days in juvenile Greenland halibut reared at 4.0, 5.5, or 7.5°C for one year	67
Figure 17: Fulton condition index plotted against degree-days in juvenile Greenland halibut	69
Figure 18: Length (A) and mass (B) plotted against degree-days for female (black line and squares) and male (white circle and dotted line) juvenile Greenland halibut reared at 4.0 (1), 5.5 (2), or 7.5°C (3) for one year	72
Figure 19: Linear regression of plasma 17β-estradiol as a function of female juvenile length ($1.1316 + 0.1025x$, $R^2 = 0.37$, $F_{1,117} = 67.71$, $P < 0.001$)	73
Figure 20: Sampling sites of juvenile Greenland halibut in the Northwest Atlantic and the Estuary and Gulf of St. Lawrence	90
Figure 21: Linear regression of LN (length) plotted against LN (mass) for Greenland halibut juveniles captured in spring, summer, and fall in the Estuary and Gulf of St. Lawrence for the 2006–2009 period and in the Northwest Atlantic between 2000 and 2018	96
Figure 22: Seasonal variations of Kn for juvenile Greenland halibut captured from 2006 to 2009 in the Estuary and Gulf of St. Lawrence	97
Figure 23: Mean seasonal variations of ΔKn in Greenland halibut juveniles captured from 2006 to 2009 in the Estuary and Gulf of St. Lawrence	98
Figure 24: Average total hepatic energy content in Greenland halibut juveniles captured in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in 2017	100

Figure 25: Relationship between specific energy content (kJ g^{-1} of wet mass) and tissue water content (%) in (A) muscle tissue and in (B) liver tissue of Greenland halibut juveniles captured in spring and summer 2009 in the Estuary and Gulf of St. Lawrence	101
Figure 26: Relationship between tissue energy content (kJ g^{-1} wet mass) and condition indices in juveniles Greenland halibut captured in spring and summer 2009 in the Estuary and Gulf of St. Lawrence: (A) Le Cren condition factor (Kn) and muscle energy content; (B) hepatosomatic index (HSI) and liver energy content	102
Figure 27: Histological sections of Greenland halibut gonads captured in the EGSL (A and B) and in Northwest Atlantic (C and D)	103
Figure 28: Plasma testosterone concentrations in female (black circles) and male (grey squares) Greenland halibut juveniles	104
Figure 29 : Analyses comparatives de l'influence du sexe (figure de droite) et de la température (figure de gauche) sur les indices de conditions de Le Cren (Kn).....	116
Figure 30 : Schéma conceptuel des relations interdépendantes entre les facteurs abiotiques (octogones), biotiques (rectangles) et la physiologie d'un organisme influençant la condition, la survie et le recrutement d'une population	119

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

ANOVA(s)	Analyse(s) de variance
ANOVAR	Analyse de variance à mesures répétées
CCGS	Canadian coast guard ship
DFO	Fisheries and Oceans Canada
EGSL	Estuaire et Golfe du St. Laurent / Estuary and Gulf of St. Lawrence
ELISA	Enzyme-linked immunosorbent assay
ESL	Estuaire du St. Laurent
FCE	Food conversion efficiency
FI	Food intake
HSI	Hepatosomatic index
IML	Institut Maurice-Lamontagne
ISMER	Institut des sciences de la mer de Rimouski
K	Indice de condition de Fulton / Fulton condition index
Kn	Indice de condition de Le Cren / Le Cren condition index
L	Length
L₅₀	Longueur à 50% de maturité
LI	Length increment

MI	Mass increment
MS 222	Sulfonate de tricaïne méthane
NAFO	Northwest Atlantic Fisheries Organization
NEA	North East Anticosti
O₂	Dioxygène
OPANO	Organisation des Pêches de l'Atlantique Nord-Ouest
PIT Tag	Passive integrated transponder Tag
RA	Registre aérobie
RAQ	Ressources Aquatiques Québec
RIA	Radioimmunoassay
SD	Standard deviation
SLE	St. Lawrence estuary
SSD	Size-related sexual dimorphism
TAC	Taux annuel de capture
TMM	Taux métabolique maximal
TMS	Taux métabolique standard
UQAR	Université du Québec à Rimouski
USA	United states of America
W	Weight

INTRODUCTION GÉNÉRALE

ÉCOLOGIE DU FLÉTAN DU GROENLAND

Distribution et habitat

Le flétan du Groenland, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum, 1792), également appelé flétan noir ou plus communément turbot, est une espèce marine démersale de la famille des Pleuronectidés. Il est présent dans les eaux froides (-0,5 et 6,0°C, Bowering et Nedreaas, 2000) et profondes, principalement entre 130 et 1 600 m de fond (Scott et Scott, 1988 ; Bowering et Power, 1995 ; Bowering et Nedreaas, 2000) et parfois jusqu'à 2 200 m (Boje et Hareide, 1993). Espèce circumpolaire, on retrouve le flétan du Groenland sur les plateaux et talus continentaux des océans et mers de hautes latitudes (> 45° N, Hedges *et al.*, 2017) (Figure 1).

Dans l'océan Arctique, il est présent dans la mer de Barents (Albert, 2003) ainsi que de manière moindre, dans la mer de Beaufort (Chiperzak *et al.*, 1995 ; Giraldo *et al.*, 2018). Le flétan du Groenland est également présent dans l'océan Pacifique Nord, au niveau de la péninsule Tchouktches, de la mer de Béring et des îles Aléoutiennes (Federov, 1971 ; Alton *et al.*, 1988 ; Cooper *et al.*, 2007). Il s'étend alors vers le sud, du côté ouest du Pacifique, jusqu'au Nord du Japon et de manière plus anecdotique du côté est le long des côtes canadiennes et américaines (voire Chiperzak *et al.*, 1995). Dans l'océan Atlantique Nord, le flétan du Groenland est observé à l'est, depuis les côtes norvégiennes jusqu'à l'est du Groenland en passant par l'Angleterre et l'Islande (voire Dyck *et al.*, 2007) et à l'ouest, où il est abondant du détroit de Davis jusqu'au Nord des Grands Bancs de Terre-Neuve (Bowering et Chumakov, 1989). Plus au sud, le flétan du Groenland est distribué dans l'estuaire et le Golfe du Saint-Laurent (EGSL, Bowering, 1982 ; Ait Youcef *et al.*, 2013) jusqu'au plateau

Néo-Écossais (Templeman, 1973). Comparativement aux autres populations de l'Atlantique Nord-Ouest, les flétans de l'EGSL occupent des zones moins profondes allant principalement de 200 à 400 m où les températures, variant entre 4,4 et 5,7°C, sont parmi les plus élevées sous lesquelles on observe cette espèce (MPO, 2019a). Dans l'océan Atlantique Nord-Ouest, l'EGSL représente la limite sud de distribution du flétan du Groenland. Seules quelques captures témoignent de sa présence plus au sud, dans le Golfe du Maine, lors de périodes froides (Boyar, 1964).

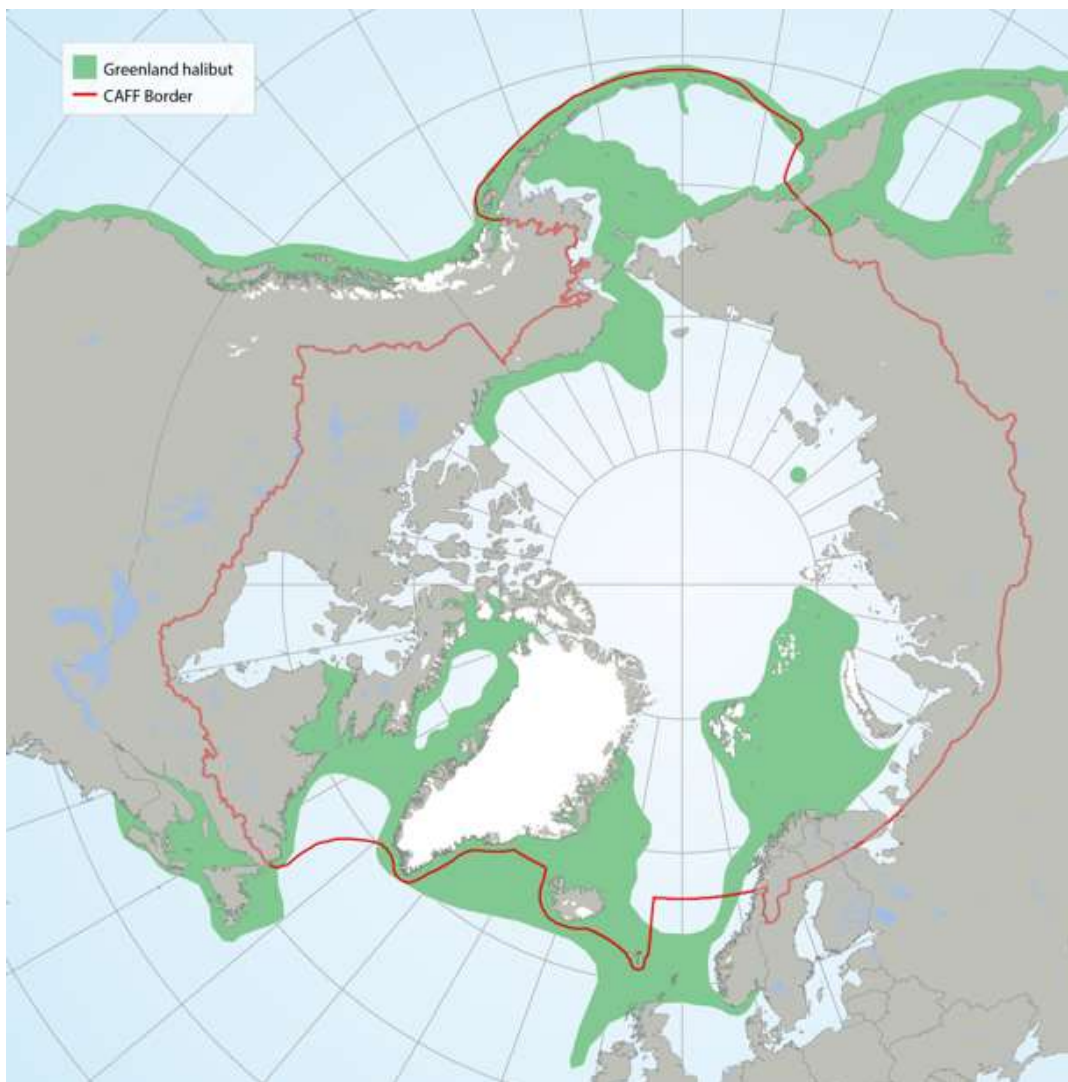


Figure 1 : Carte de la répartition mondiale du flétan du Groenland. Figure tirée de Hedges *et al.* (2017)

Cycle biologique et traits d'histoire de vie

Le flétan du Groenland peut atteindre une longueur de 120 cm et une masse de 25 kg (Scott et Scott, 1988) pour un âge qui dépasse rarement les 20 ans (Alton *et al.*, 1988 ; Gregg *et al.*, 2006 ; Cooper *et al.*, 2007 ; Albert, 2016). Cependant des études récentes indiquent la présence d'individus qui dépassent cette limite et atteignent parfois jusqu'à plus de 30 ans de longévité (Treble *et al.*, 2008 ; Albert *et al.*, 2009 ; Dwyer *et al.*, 2016).

La période de reproduction varie selon la géographie et les populations, d'une manière générale elle se déroule de décembre à mars avec néanmoins la présence de reproduction ponctuelle sur une fenêtre beaucoup plus large (Albert *et al.*, 2001a ; Morgan *et al.*, 2003 ; Cooper *et al.*, 2007 ; Gundersen *et al.*, 2010 ; Kennedy *et al.*, 2011 ; Ouellet *et al.*, 2011). La reproduction a lieu au niveau des pentes et plateaux continentaux (Smidt, 1969 ; Templeman, 1973 ; Bowering, 1983 ; Albert *et al.*, 2001a) à des profondeurs allant de 900 à plus de 1200 m (Junquera et Zamarro, 1994 ; Jorgensen, 1997). La fécondité des femelles fluctue selon la population, la géographie et la taille/masse des géniteurs, cependant elle demeure relativement faible si on la compare à celle d'autres espèces de poissons (Lear, 1970 ; Gundersen *et al.*, 1999, 2000, 2001, 2009 ; Junquera *et al.*, 1999 ; Kennedy *et al.*, 2009). La durée d'incubation des œufs est étroitement liée à la température de l'eau environnante et varie par exemple de 27 jours à 5.0°C (Dominguez-Petit *et al.*, 2013) à plus de 50 jours à 4.0°C (Stene *et al.*, 1998). Après l'éclosion, les larves, alors bilatérales, remontent progressivement dans la colonne d'eau au fur et à mesure de l'épuisement de leur réserves vitellines afin de se nourrir sur des organismes pélagiques dans les 100 à 200 premiers mètres de profondeur (Simonsen *et al.*, 2006 ; Ouellet *et al.*, 2011). Les stades embryonnaire et larvaire sont des phases de dispersion passive où les œufs et les larves dérivent au gré des courants océaniques et rejoignent peu à peu les nourriceries (Riget et Boje, 1988 ; Bowering et Nedreaas, 2000 ; Albert *et al.*, 2001a ; Sohn *et al.*, 2010 ; Ouellet *et al.*, 2011). Comparativement à d'autres espèces, cette phase est relativement longue et peut durer jusqu'à 4 mois selon la température avant que les larves se métamorphosent en poissons de grandes profondeurs (Ouellet *et al.*, 2011). Dans l'EGSL, la reproduction aurait lieu en

profondeur dans le chenal Laurentien au sud-ouest de Terre-Neuve (Morin *et al.*, 1995 ; Ouellet *et al.*, 2011) où les œufs seraient déposés à 300 m, entre les mois de février et début mars (Ouellet *et al.*, 2011). À cause de la faible vitesse des courants de fond (Saucier *et al.*, 2003 ; Sourisseau *et al.*, 2006), l'éclosion aurait lieu proche des lieux de reproduction (Ouellet *et al.*, 2011). Ce n'est que pendant la phase larvaire, en surface, que les courants entraineraient les larves vers l'ouest dans la nourricerie de l'estuaire et vers le Nord dans celle au Nord de l'île d'Anticosti.

La durée de la phase juvénile varie selon la population de flétan du Groenland concernée et les déterminants en sont encore mal connus. Les facteurs influençant la croissance ainsi que la taille moyenne à l'atteinte de la maturité sexuelle vont déterminer l'étendue de la phase juvénile. La longueur à laquelle 50% des individus deviennent matures (L_{50}) démontre une grande variabilité géographique et temporelle (Morgan et Bowering, 1997 ; Morgan *et al.* 2003 ; Healey *et al.* 2010 ; MPO, 2019a). Dans l'Atlantique Nord, la moitié des femelles et des mâles sont matures avant d'avoir atteint les tailles de 65 cm et 50 cm respectivement (Junquera *et al.*, 1999 ; Morgan *et al.*, 2003), sauf au niveau de l'Atlantique Nord-Ouest, dans les sous-divisiones 2J et 3K de l'Organisation des Pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO) où les tailles à 50% de maturité (L_{50}) des femelles et des mâles sont plus élevées, soit 70 cm et 60 cm respectivement (Healey *et al.*, 2010). L'EGSL fait également figure à part, avec une L_{50} (moyennée depuis 1996) située bien en deçà, à 46 cm pour les femelles et 36 cm pour les mâles (MPO, 2019a).

Dans l'EGSL, en étudiant la distribution des fréquences de taille des poissons inférieurs à 40 cm, Ait Youcef *et al.* (2015) ont identifié quatre classes d'âge pour les individus de petite taille qui changent selon la période d'échantillonnage : une première entre 12 et 19 cm correspondant aux poissons âgés d'un an, une seconde entre 22 et 29 cm pour ceux de deux ans, une troisième entre 30 et 35 cm qui correspondrait aux flétans de 3 ans et une quatrième, entre 37 et 39 cm, qui serait constituée des poissons de 4 ans (Figure 2). Les deux derniers groupes d'âge se recoupent d'avantage et l'identification d'une classe d'âge y est moins fiable (Ait Youcef *et al.*, 2015). Durant leur croissance, les juvéniles restent

concentrés au niveau des nurseries de l'EGSL à savoir dans l'estuaire du St-Laurent et le Nord d'Anticosti (Ait Youcef *et al.*, 2013). Au fur et à mesure de leur croissance, lorsque les juvéniles atteignent des tailles avoisinant les 32 cm, ils commencent à quitter les nurseries et tendent, comme les adultes, à avoir une répartition plus homogène au sein de l'EGSL (Ait Youcef *et al.*, 2013).

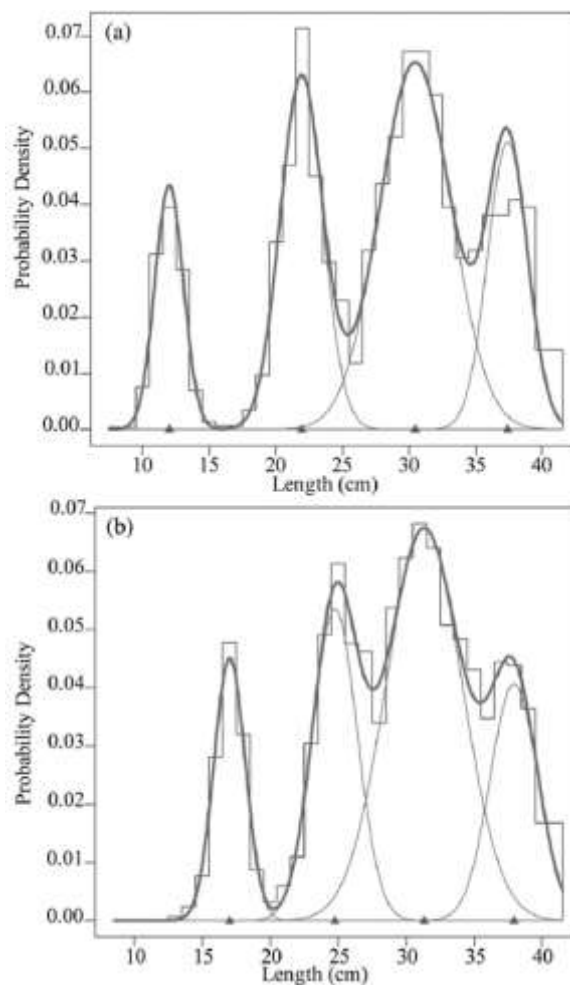


Figure 2 : Diagramme des analyses de fréquence-longueur pour les quatre premiers groupes d'âge de flétan du Groenland dans l'estuaire du St. Laurent. Figure tirée de Ait Youcef *et al.* (2015). Quatre composantes correspondant aux groupes d'âge sont ajustées aux distributions des fréquences de longueur du flétan du Groenland dans l'estuaire du St. Laurent en avril (a) et août (b) 2010. Les barres d'histogrammes représentent les fréquences de longueur observées, les lignes grises les composantes correspondant aux groupes d'âge et les lignes noires la somme des différentes composantes. Les triangles le long de l'axe des abscisses indiquent les longueurs moyennes des groupes d'âge

Proportionnellement à leur croissance, les flétans du Groenland semblent préférer des profondeurs de plus en plus importantes (Bowering, 1982 ; Riget et Boje, 1988 ; Morgan *et al.*, 2013 ; Wheeland et Morgan, 2020) ce qui explique une séparation souvent claire de la distribution spatiale des juvéniles et adultes (dans la mer de Barent, Godø et Haug, 1989 ; dans les eaux canadiennes de l'Atlantique Nord-Ouest, Bowering et Chumakov, 1989 ; dans l'Atlantique Nord, Bowering et Nedreaas, 2000 ; dans le Nord-Est Arctique, Albert *et al.*, 2003 ; dans l'EGSL, Ait Youcef *et al.*, 2013).

Régime alimentaire du flétan du Groenland

Malgré sa morphologie, le flétan du Groenland est considéré comme un remarquable nageur (Smidt, 1969 ; de Groot, 1970) et un prédateur vorace (Scott et Scott, 1988 ; Bowering et Brodie, 1991 ; Woll et Gundersen, 2004). Il effectue des migrations trophiques verticales (Jorgensen, 1997 ; Vollen et Albert, 2008 ; Albert *et al.*, 2011) et s'alimente ainsi de proies épibenthiques et bathypélagiques (Bowering et Lilly, 1992 ; Dawe *et al.*, 1998 ; Solmundsson, 2007 ; Dennard *et al.*, 2009). Il est reconnu comme étant un prédateur opportuniste se nourrissant d'une grande variété de proies (Dwyer *et al.*, 2010) comprenant des espèces macrozooplanctoniques, des céphalopodes et des poissons (Bowering et Lilly, 1992 ; Pedersen et Riget, 1993 ; Savenkoff, 2012), incluant également la présence de cannibalisme pour les plus gros individus (Rodriguez-Marin *et al.*, 1995 ; Dwyer *et al.*, 2010).

La taille des individus semble être l'un des principaux facteurs influençant le régime alimentaire, mais d'autres paramètres tels que la géographie, la profondeur, la disponibilité relative en proies, la température de l'eau et la période de l'année peuvent également moduler le type de proies ingérées (Bowering et Lilly, 1992 ; Rodriguez-Marin *et al.*, 1995 ; Orr et Bowering, 1997 ; Dawe *et al.*, 1998 ; Dwyer *et al.*, 2010).

Dans l'EGSL, les larves pélagiques, après l'épuisement de leurs réserves vitellines, se nourrissent principalement de copépodes (Ouellet *et al.*, 2011). Après établissement sur les fonds marins, les juvéniles de moins de 20 cm s'alimentent essentiellement de zooplancton tels que amphipodes hypéridés, euphausides et autres invertébrés. Avec l'augmentation en taille, les poissons et crevettes prennent une place importante dans l'alimentation. Les individus entre 30 et 40 cm vont tendre à s'alimenter de petits poissons, principalement du capelan (*Mallotus villosus*), et de crevettes nordiques (*Pandalus borealis*). Les plus grands individus (> 40 cm) quant à eux ont un régime principalement à base de crevettes, de harengs (*Clupea harengus*) et de petits poissons démersaux tels que la motelle à quatre barbillons *Enchelyopus cimbrius*, le grenadier du grand banc *Nezumia bairdii*, des Lycodes *Lycodes* spp ainsi que depuis peu, de plus en plus de sébastes *Sebastes* spp. (Savenkoff, 2012 ; MPO, 2019a). Il est à noter que les espèces de poissons consommées sont surtout des pélagiques se distribuant dans la colonne d'eau, relativement loin du fond, ce qui implique des migrations verticales majeures en lien avec l'alimentation.

Le flétan du Groenland est également une proie clé pour certains grands prédateurs comme le requin du Groenland (*Somniosus microcephalus*, Fisk *et al.*, 2002), le narval (*Monodon monoceros*, Laidre *et al.*, 2004), le phoque à capuchon (*Cystophora cristata*, Kapel, 2000) et de manière moindre le phoque annelé (*Phoca hispida*, Siegstad *et al.*, 1998), le phoque du Groenland (*Pagophilus groenlandicus*, Kapel, 2000) et le béluga (*Delphinapterus leucas*, Marcoux *et al.*, 2012). Le flétan du Groenland joue donc rôle écologique important en tant que maillon clé dans les réseaux trophiques où il est présent (Stasko *et al.*, 2016 ; Giraldo *et al.*, 2018). En tant que prédateur supérieur, sa disparition de l'écosystème pourrait entraîner une cascade trophique, comme observé précédemment dans le cas de la morue (*Gadus morhua*, Frank *et al.*, 2005 ; Morissette *et al.*, 2009).

HALIEUTISME ET FLÉTAN DU GROENLAND

En biologie, le terme « population » est un terme très utilisé dont la définition peut varier (Wells et Richmond, 1995). Dans cet ouvrage, une population définira un groupe d'individus de la même espèce, capable de se reproduire entre eux, isolés de manière reproductrice des autres groupes de la même espèce (Secor, 2015). Les individus d'une même population occupent généralement un même milieu qui est géographiquement délimité et isolé des habitats des autres populations de cette espèce. En sciences halieutiques, à des fins de gestions, le terme « stock » vient définir une unité de pêche exploitée, c'est à dire un groupe arbitraire de poissons disponible à l'exploitation dont la définition peut varier selon les cas (Cadrin *et al.*, 2013). Il s'agit généralement d'une sous-unité d'une population puisqu'elle comprend la portion exploitable (vulnérable à la pêche) de cette dernière (voir définition dans Ricker, 1975 ; Milton et Shaklee, 1987). La définition du recrutement quant à elle peut varier d'un cas à l'autre. La définition générale pourrait se décrire comme étant un nombre d'individus qui atteignent un âge (ou taille) donné(e) pour rejoindre une partie spécifique d'une population (*e.g.*, les larves, les juvéniles, la partie exploitable ou encore la partie mature de la population) (Van der Veer *et al.*, 2000). En écologie, à l'échelle d'une population, le terme vient généralement définir l'abondance des individus atteignant la maturité sexuelle (voir définition utilisée dans Gibson, 1994 ; Van der Veer *et al.*, 1994 ; Hidalgo *et al.*, 2008). En sciences halieutiques, le recrutement représente plus généralement l'abondance des différentes classes d'âge, comme par exemple les poissons de 1 an, c'est à dire la force de la nouvelle cohorte (voir définition utilisée dans MPO, 2019a). Il peut également caractériser l'abondance de poissons entrant dans la partie exploitable d'une population, c'est-à-dire le stock. Il s'agit d'individus atteignant une taille minimale fixée pour l'exploitation par les gestionnaires. Dans le cas du flétan du Groenland de l'EGSL, la partie exploitable de la population concerne tous les poissons de taille supérieure ou égale à 40 cm (MPO, 2019a).

Lors des évaluations de stock, de nombreux indicateurs sont utilisés pour caractériser l'état d'une population et quantifier ainsi sa partie exploitable. Parmi les principaux, on compte la biomasse (totale et exploitable), le recrutement, la croissance, l'abondance des cohortes, la structure de taille, la condition des individus, l'âge/la taille à maturité. La connaissance de ces variables est nécessaire pour prédire l'évolution d'une population, estimer le recrutement et la productivité d'un stock et donc pour définir la quantité exploitable d'une ressource à des fins de gestion durable.

Depuis le milieu du vingtième siècle, à l'échelle mondiale mais surtout au niveau de l'Atlantique Nord, le flétan du Groenland est la cible d'une pêche commerciale soutenue de grand fond qui en font l'une des espèces dont les débarquements sont les plus élevés (Victorero *et al.*, 2018). Dans l'Atlantique Nord-Ouest (Bowering et Brodie, 1995), mais aussi dans l'EGSL (MPO, 2019a), il représente un intérêt socio-économique considérable. Cette attention envers le flétan du Groenland débute au cours des années 1960 sur la côte est du Canada avec le développement de nouvelles techniques de pêche (Bowering et Brodie, 1995). La pêche au flétan du Groenland prend de l'ampleur progressivement, notamment au cours des années 1990 lors de l'effondrement des principales ressources de poissons de fond dans l'Atlantique Nord-Ouest, tel que celui de la morue ou du sébaste (*Sebastes* spp.) (MPO, 2019a). Avec la disparition des principaux prédateurs de l'écosystème, la crevette nordique voit sa biomasse considérablement augmentée durant ces mêmes années. Parallèlement à cela, le flétan du Groenland va suivre cette même tendance et devenir le principal prédateur de son environnement (MPO, 2019a). Depuis, il représente pour le Canada, à l'échelle de l'Atlantique Nord-Ouest l'une des principales ressources halieutiques démersales.

Dans l'EGSL, jusqu'au milieu des années 1970, les débarquements de flétan du Groenland provenaient principalement des prises accessoires des chalutiers qui visaient la crevette et les poissons de fond (morue, sébastes ; MPO, 2019a). Une pêche dirigée au filet maillant s'est développée à la fin des années 1970 pour progressivement représenter la majeure partie des captures de l'espèce, jusqu'à plus de 99% depuis le milieu des années 1990 (MPO, 2019a) (Figure 3).

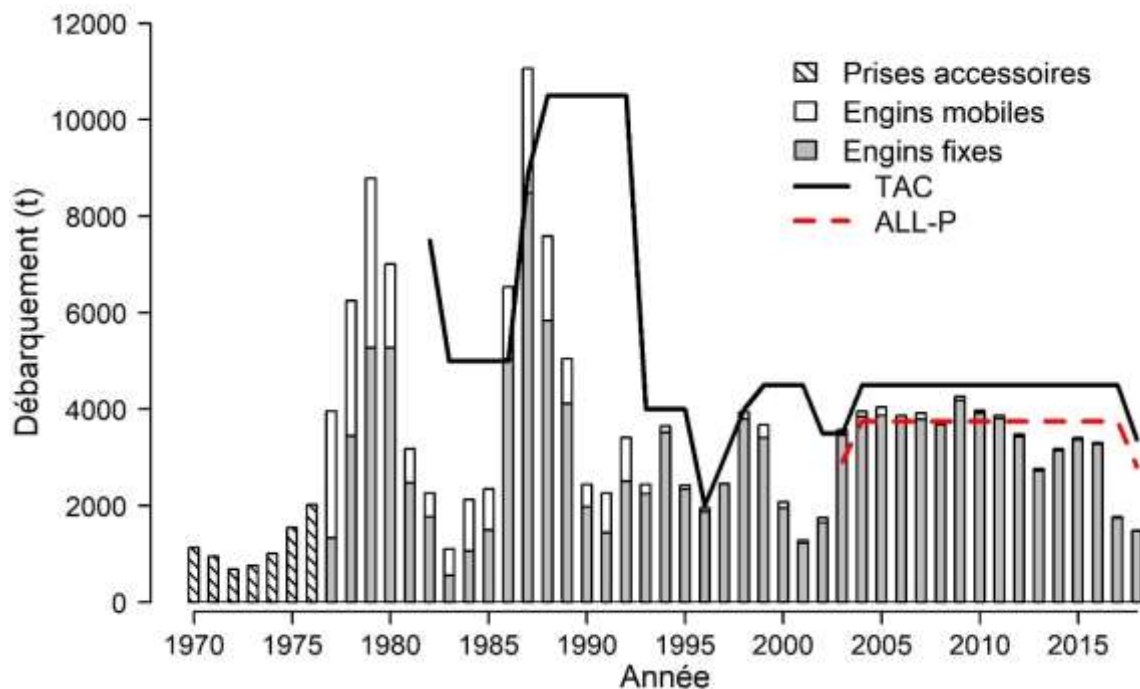


Figure 3 : Débarquements déclarés (t) de flétan du Groenland depuis 1970 et total autorisé des captures (TAC). Les données de 2017 et 2018 sont préliminaires. Figure tirée de MPO (2019a)

Dans les années 80, l'exploitation des ressources halieutiques dans l'Atlantique Nord-Ouest fut telle qu'elle a conduit à l'effondrement des principaux stocks de poissons démersaux. La surpêche se reflétait alors sur les débarquements de flétan du Groenland qui ont fluctué durant cette période de plus de 8 000 t à moins de 1 000 t certaines années (Bowering, 1982 ; MPO, 2019a) (Figure 3). Le stock a été fragilisé et a atteint des niveaux de biomasses (totale et exploitable) bien inférieures aux normes, incapables de soutenir une telle activité de pêche (Bowering et Lilly, 1992 ; Bowering et Brodie, 1995). Des mesures de gestion ont alors été mises en place au milieu des années 90 afin d'assurer la pérennité de la ressource. Le stock de l'EGSL est considéré comme une unité de gestion à part entière depuis le début des années 1990 après qu'une étude sur des parasites ait mis en évidence le caractère isolé de la population de l'EGSL relativement au reste de la population principale de l'Atlantique Nord-Ouest (Arthur et Albert, 1993). Parmi les mesures de gestion, on observe alors la réduction du taux annuel de captures (TAC) en 1993 (Figure 3), la mise en place

d'une maille plus importante pour les filets maillants (152 mm au lieu de 140 mm) en 1996 ainsi que de l'adoption d'une taille minimale de capture de 44 cm en 1997 (Bernier et Chabot, 2013). Les deux dernières mesures visent à capturer des poissons de plus grande taille et de diminuer ainsi le nombre de poissons immatures pêchés ainsi que la quantité d'individus par tonne pêchée. Ces mesures ont permis l'augmentation de la biomasse (totale et exploitable) du flétan du Groenland au cours des années 2000 et le maintien d'une biomasse totale annuelle à plus de 100 000 t jusqu'en 2016 (MPO, 2018a). Les débarquements sont demeurés relativement stables entre 2 000 t et 4 000 t depuis le début des années 1990 (Morin et Bernier, 2003 ; Bernier et Chabot, 2013 ; MPO, 2019a) (Figure 3). Cependant, cette stabilité a été ponctuée de deux périodes où les débarquements ont chuté ($\leq 2\,000$ t) : une première, au début des années 2000 (2001, 2002), qui a fait suite aux dernières décennies de surpêche, d'effondrements des ressources démersales et de mise en place de mesures de gestion de l'exploitation de cette ressource avec une biomasse exploitable (≥ 40 cm) relativement faible ; une seconde, de 2017 à aujourd'hui. Cette dernière est plus inquiétante, car depuis plus de 15 ans les débarquements étaient stables et la biomasse exploitable demeurait globalement supérieure au point de référence supérieur proposé pour cette espèce (MPO, 2019a) (Figures 3 et 4). Depuis 2016, la biomasse exploitable se situe dans la zone de prudence (entre le point de référence supérieur et limite, Figure 4). Depuis 2017, la situation du stock de flétan du Groenland de l'EGSL est considérée comme préoccupante par Pêches et Océans Canada (MPO, 2018a, 2019a).

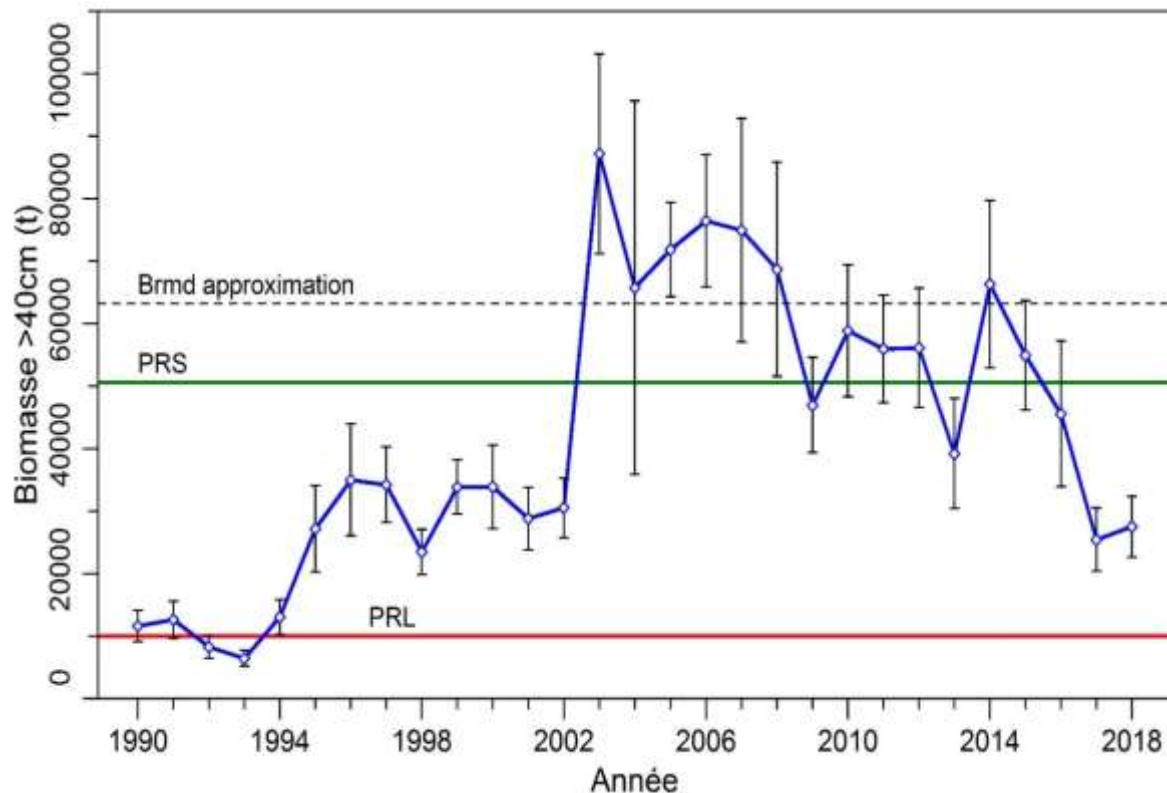


Figure 4 : Biomasse exploitable (> 40 cm) du flétan du Groenland évaluée d'après les données du relevé de Pêches et Océans Canada (MPO). La ligne horizontale du bas (rouge) situe le point de référence limite (PRL) dans le cadre de l'approche de précaution et délimite la zone critique de la zone de prudence. La ligne horizontale du haut (verte) situe le point de référence supérieur (PRS) proposé par les Sciences et délimite la zone de prudence de la zone saine. Les barres d'erreur indiquent l'intervalle de confiance à 95%. La ligne pointillée noire indique l'approximation de la biomasse du rendement maximal durable (Brmd). Figure tirée de MPO (2019a)

Au cours des trois dernières décennies, en plus des variations de la biomasse, la population du flétan du Groenland de l'EGSL a été marquée par des modifications dans sa structure et ses paramètres biologiques qui pourraient traduire le caractère fragile du stock. Ainsi, jusqu'à la moitié des années 1990, 50% des femelles et des mâles présents dans l'EGSL atteignaient leur maturité à des tailles (L_{50}) respectives de 56 et 39-40 cm (Bowering, 1982 ; Morin *et al.*, 1995). Par la suite, ces valeurs ont fortement fluctué. De 1996 à 2001 les L_{50} ont diminué pour atteindre des valeurs d'environ 45 cm pour les femelles et 36 cm pour les mâles. S'en est suivi une période stable avec de faibles variations des L_{50} jusqu'en 2014.

Depuis 2015, les L_{50} des deux sexes demeurent sous les moyennes de leur série respective. Ainsi en 2018, la L_{50} des femelles a été estimée à 41.8 cm et celle des mâles à 34.3 cm (MPO, 2019a). Les tailles moyennes de capture ont également significativement fluctué au cours des trois dernières décennies (MPO, 2019a). À la suite de la surpêche, les gros individus étaient rares et la pêche ciblait alors des individus de plus en plus petits, si bien qu'en 1994 la taille moyenne des individus (femelles et mâles ensemble) était proche des 43 cm. À la suite de l'utilisation d'un maillage plus grand en 1996, les tailles moyennes de capture ont fortement augmenté et sont demeurées autour d'une moyenne d'environ 47 cm, ponctué de certaines fluctuations selon les années (MPO, 2019a). La sélection d'individus plus grands à la fin des années 90 ainsi que la diminution des tailles à maturité de la population de l'EGSL ont eu pour conséquence un déséquilibre important du sexe-ratio dans les captures de flétan du Groenland. Alors qu'en moyenne les femelles représentaient 57% des prises avant 1996, la proportion de femelles dans les captures est passée à 82% pendant la période qui a suivi (1996 à 2010 ; Bernier et Chabot, 2013). Depuis 2000, ce pourcentage est resté relativement stable autour des 80% (Bernier et Chabot, 2013 ; MPO, 2019a). D'un point de vue physiologique, ce déséquilibre s'explique par le fait que lorsqu'un poisson devient mature sexuellement, l'allocation d'énergie dans la croissance est diminuée au profit de la reproduction (Roff, 1983 ; Day et Taylor, 1997 ; Lester *et al.*, 2004). Ce ralentissement de la croissance a pour conséquence, relativement aux tailles respectives à la maturité, la création d'un dimorphisme sexuel morphologique qui accentue le rapport des sexes dans les prises commerciales en faveur des femelles (MPO, 2019a). Le recrutement, l'abondance des cohortes ainsi que la structure de taille de la population sont également des indicateurs qui ont significativement fluctué au cours des dernières décennies traduisant des altérations de l'état de la population et donc du caractère fragile du stock de flétan du Groenland de l'EGSL (MPO, 2019a).

La population de l'EGSL n'est pas la seule dont l'état est jugé préoccupant, au niveau de Terre-Neuve et du Labrador, les tailles à maturité des femelles ont chuté à la fin des années 1970 pour passer d'une moyenne de 80 à environ 75 cm, tandis que pour les mâles, elle est relativement stable depuis 1970 et fluctue dans un intervalle compris entre 60 et 70 cm (Morgan *et al.*, 2003 ; Healey *et al.*, 2010). Les captures sont principalement composées d'individus âgés de 5 à 9 ans (Brodie *et al.*, 2010 ; Regular *et al.*, 2017), ce qui correspond à des poissons de 35-37 cm à 57-59 cm, respectivement (Healey, 2013). Les captures sont donc majoritairement constituées de juvéniles dans l'Atlantique Nord-Ouest.

La diminution des tailles à maturité et des tailles moyennes dans les pêches sont des indicateurs de l'état des stocks considérés comme alarmants par Pêches et Océans Canada (MPO) (MPO, 2013, 2018a, 2019a). Les modifications des paramètres biologiques des stocks de flétans du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest peuvent à la longue avoir des conséquences importantes d'un point de vue écologique en ce qui concerne l'état des populations mais aussi d'un point de vue économique pour les pêcheries canadiennes.

De telles altérations des paramètres biologiques des populations de flétan du Groenland peuvent être en partie expliquées par une forte pression de sélection exercée par la pêche. Ce stress anthropique peut entraîner une évolution des traits phénotypiques et/ou génotypiques pouvant altérer les paramètres biologiques d'une population exploitée (Law, 2000, 2007 ; Therkildsen *et al.*, 2019). Une littérature abondante fait référence à des modifications de croissance, de taille/âge à maturité, de fécondité qui viennent alors affecter le recrutement et la productivité d'un stock chez de nombreuses espèces de poissons (Law et Grey, 1989 ; Trippel, 1995 ; Heino, 1998 ; Walsh *et al.*, 2006 ; Jørgensen *et al.*, 2007 ; Heino et Dieckmann, 2008 ; Heino *et al.*, 2015) incluant des poissons plats (Roff, 1982 ; Bowering et Brodie, 1991 ; Rijnsdorp, 1993 ; Barot *et al.*, 2005). Une surexploitation ou une pression de pêche importante entraîne dans de nombreux cas la sélection d'individus à croissance rapide et à maturation précoce en termes d'âge et de taille (Ernande *et al.*, 2004 ; Olsen *et al.*, 2004 ; Jørgensen *et al.*, 2007), ce qui a pour conséquence, à cause du ralentissement de la croissance post-maturation, la diminution globale des tailles des individus d'une

population exploitée (Bowering et Brodie, 1991 ; Trippel, 1995). À terme, cette sélection peut conduire à la mauvaise gestion d'un stock et à son effondrement (Birkeland et Dayton, 2005 ; Garcia *et al.*, 2012 ; Keyl *et al.*, 2015), comme ce fut le cas de la morue dans l'Atlantique Nord-Ouest (Myers *et al.*, 1997 ; Olsen *et al.*, 2004). Cependant, de telles altérations ne sont pas toujours évidentes. Dans le cas du flétan du Groenland, malgré le déclin du stock à la fin des années 1980 dans l'Atlantique Nord-Ouest, les paramètres biologiques de la population sont demeurés relativement stables durant cette période, suggérant une certaine résilience chez cette espèce (Junquera *et al.*, 1999). Dans le cas de l'EGSL, bien que des variations soient observées dans la structure et les paramètres biologiques de la population au cours des dernières décennies, l'effort de pêche a été maintenu stable depuis le début des années 2000. Cela suggère, qu'à elle seule, la pression de la pêche ne peut expliquer ces variations. D'autres facteurs viennent interagir et affecter les traits d'histoire de vie de cette espèce.

Dans le contexte actuel de changements climatiques, les nombreux indicateurs utilisés dans les évaluations de stocks ne sont plus suffisants pour prédire la dynamique d'une population exploitée. Il devient nécessaire de comprendre l'évolution des traits d'histoire de vie d'une population, tels que la croissance, la survie, l'âge (ou taille) à maturation, la fécondité, la distribution et l'abondance, face aux variations des paramètres biotiques et abiotiques d'un environnement.

L'étude de la condition des poissons pourrait aider à expliquer le lien entre les paramètres biologiques d'une population et son environnement. Les indices de condition, au sens strict, mesurent de manière directe ou indirecte, l'état des réserves énergétiques d'un individu, faisant ainsi référence à son bien-être et donc à son état de santé. On trouve parmi ces indices, l'indice de condition de Fulton (A) et celui de Le Cren (B):

$$(A) K = M/L^3 * 100$$

$$(B) K_n = M / M_e$$

avec M et L la masse somatique et la longueur, respectivement, de l'individu et M_e la masse estimée obtenue à partir de la relation longueur-masse calculée pour un groupe arbitraire

d'individus (une région, une population, une année, un stade de développement, etc...). L'indice de Fulton se base sur l'hypothèse que la croissance des individus est isométrique, c'est-à-dire que le coefficient de pente de la relation longueur-masse est égal ou proche de 3, tandis que l'indice de Le Cren permet de prendre en compte un éventuel effet d'allométrie de la croissance, en incluant le coefficient de pente propre au groupe d'individus dans sa formule de la masse estimée. Ces indices se révèlent être des outils intéressants pour caractériser l'état de santé d'un poisson, d'un stock et d'une population (Lloret *et al.*, 2014). Ils sont également des marqueurs indirects de la qualité d'un habitat (Lloret et Planes, 2003 ; Levi *et al.*, 2005 ; Lloret *et al.*, 2005, 2007 ; Shulman *et al.*, 2005 ; Amara *et al.*, 2007). Leur utilisation permettrait de mieux comprendre le lien entre la physiologie et les traits d'histoire de vie, nécessaire pour une meilleure gestion et conservation des populations exploitées (Young *et al.*, 2006). Cependant, encore aujourd'hui, la condition des poissons est encore très peu utilisée dans les évaluations de stocks des poissons marins (Lloret *et al.*, 2014).

Concernant le flétan du Groenland, certaines études ont déjà été menées sur l'influence de la température, de l'oxygène dissous, du régime alimentaire et de la densité d'individus, principalement sur le terrain (Sünksen *et al.*, 2010 ; Ait Youcef *et al.*, 2015) mais aussi en milieu expérimental (Dupont-Prinet *et al.*, 2013 ; Pillet *et al.*, 2016). Malgré cela, des zones d'ombre subsistent dans l'écologie de cette espèce et les récentes altérations demeurent encore peu expliquées. Les déterminants de la croissance, qui sont en sciences halieutiques parmi les principaux paramètres étudiés avec la mortalité pour estimer le recrutement et la productivité d'un stock (Beverton et Holt, 1957 ; Vetter, 1988), est encore trop peu comprise chez cette espèce.

CROISSANCE DU FLÉTAN DU GROENLAND ET SES DÉTERMINISMES

Chez les poissons marins, il existe une théorie largement acceptée supportant une corrélation positive entre la croissance et la survie des jeunes stades, larvaire et juvénile de l'année (Gulland, 1965 ; Cushing, 1974 ; Anderson, 1988 ; Sogard, 1997). Une croissance rapide est généralement associée à un taux de survie plus important car cela réduit la durée des phases vulnérables, renforce la capacité de se nourrir et d'échapper aux prédateurs (Anderson, 1988 ; Miller *et al.*, 1988 ; Rice *et al.*, 1993 ; Campana, 1996 ; Meekan et Fortier, 1996). Ces hypothèses se vérifient également chez les poissons plats, où les variations du taux de croissance peuvent au final affecter le recrutement d'une population exploitée (Van der Veer *et al.*, 1994, 2000, 2015). Les paramètres biotiques et abiotiques influençant la croissance, la survie et finalement le recrutement des juvéniles de poissons plats sont nombreux (Gibson, 1994) (Figure 5).

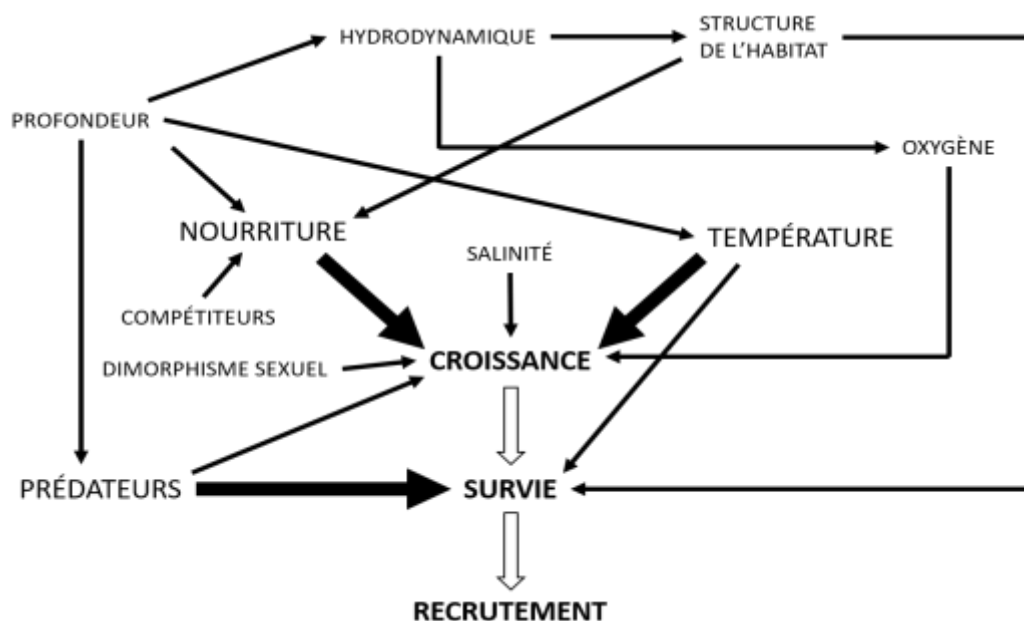


Figure 5 : Diagramme des interactions entre facteurs abiotiques et biotiques d'un environnement sur la croissance, la survie et le recrutement de juvéniles de poissons plats. La taille des lettres et l'épaisseur des flèches noires indiquent l'importance relative des facteurs concernés. Pour plus de clarté, toutes les relations possibles ne sont pas représentées. Diagramme adapté de Gibson (1994)

Le flétan du Groenland possède les traits biologiques typiques d'un poisson de fond, à savoir une croissance lente et un âge à la maturité tardif (Morgan *et al.*, 2003 ; Gregg *et al.*, 2006 ; Treble *et al.*, 2008 ; Albert, 2016). Plusieurs auteurs se sont intéressés à sa croissance et à divers paramètres environnementaux susceptibles de l'influencer (Haug et Gulliksen, 1982 ; Bowering et Nedreaas, 2001 ; Albert, 2003 ; Sünksen *et al.*, 2010 ; Ait Youcef *et al.*, 2015). En ce qui concerne la population de l'EGSL, dans le cas des juvéniles, la croissance a été définie comme continue tout au long de l'année et est considérée comme la plus rapide observée chez cette espèce (Bowering, 1983 ; Ait Youcef *et al.*, 2015). Récemment, Bourdages *et al.* (2016) et MPO (MPO, 2019a) ont mis en évidence des variations dans les tailles moyennes des cohortes des trois premières classes d'âge. La croissance des juvéniles au sein de l'EGSL est sujette à des fluctuations, comme en 2015 où une réduction de près de 45% de la taille modale des juvéniles de 2 ans a été observée (MPO, 2019a). De nombreux paramètres biotiques et abiotiques peuvent influencer la croissance des poissons (voir Pauly et Kinne, 2010). La température, la concentration en oxygène dissous, la disponibilité et le type de proies sont autant de variables environnementales qui peuvent interagir entre elles et influencer la croissance des juvéniles de flétan du Groenland (Sünksen *et al.*, 2010 ; Morgan *et al.*, 2013 ; Ait Youcef *et al.*, 2015 ; MPO, 2019a). L'impact de ces variables et notamment celui de la température sur le taux de croissance reste cependant encore mal connu et difficile à prédire en milieu naturel (Morgan *et al.*, 2013).

Influence de l'alimentation et de l'oxygène dissous sur la croissance

La nourriture, en termes de quantité et de qualité, est considérée comme étant la force motrice de la croissance (Brett et Groves, 1979). Chez les poissons plats, Van Ham *et al.* (2003) ont mis en évidence chez le turbot européen *Scophthalmus maximus* lors d'expériences en bassins, que le niveau de ration alimentaire était l'un des paramètres principaux influençant le potentiel de croissance des juvéniles. Au large de Terre-Neuve, Morgan *et al.* (2013) ont émis l'hypothèse que la diminution du taux de croissance des flétans du Groenland durant les années 1980 et 1990 pourrait avoir été causée par des changements importants dans leur régime alimentaire dû à la migration des individus à des profondeurs

plus importantes où les proies n'étaient pas les mêmes. De plus, Fonds *et al.* (1992) supposent que chez les poissons plats, une plus grande portion de l'énergie assimilée lors de l'alimentation est allouée à la croissance par rapport aux espèces de poissons pélagiques pour qui les besoins métaboliques sont plus élevés. Le régime alimentaire joue donc un rôle important dans le potentiel de croissance des juvéniles de poissons plats. Cependant, bien que la disponibilité en proies soit importante dans un écosystème, d'autres variables peuvent venir altérer le métabolisme d'un organisme.

L'oxygène dissous dans les écosystèmes aquatiques est la variable environnementale qui a connu les variations les plus drastiques au cours du dernier demi-siècle (Diaz et Rosenberg, 1995 ; Diaz et Breitburg, 2009). Il en est ainsi pour plusieurs écosystèmes benthiques profonds (> 200 m, Sweetman *et al.*, 2017) incluant l'estuaire du St-Laurent qui compte parmi les zones mondiales hypoxiques (Gilbert *et al.*, 2007 ; Breitburg *et al.*, 2018).

L'oxygène dissous est connu pour être un facteur limitant du métabolisme chez les poissons (Fry, 1971), puisqu'il est nécessaire pour générer de l'énergie et donc déterminant pour la réalisation des processus physiologiques de l'organisme et de toutes les activités qui y sont liées telles que l'entretien du corps, la locomotion, l'alimentation, la croissance, la reproduction et au final la survie de l'individu (Fry, 1971 ; Brett, 1979 ; Brett et Groves, 1979 ; van Dam et Pauly, 1995 ; Wu, 2002 ; Wu *et al.*, 2003 ; Nelson, 2016). Si l'oxygène est nécessaire à la survie de la grande majorité des poissons, c'est que la majeure partie de l'énergie que ces derniers utilisent pour l'entretien et les activités de leurs cellules (taux métabolique) provient du métabolisme aérobie. Fry (1947) a développé la notion du registre aérobie (la différence entre les taux métaboliques maximum et standard) se définissant comme étant la portion d'énergie que peut allouer un organisme pour les processus autres que le métabolisme de base (exemple : croissance, alimentation, reproduction, locomotion). Cette définition permet de faire le lien entre l'écologie, les traits d'histoire de vie et les comportements d'une espèce avec son métabolisme, d'un point de vue énergétique. Cela permet ainsi de comprendre les réponses physiologiques d'un organisme face aux conditions de son environnement. Lors de longues expositions à de faibles concentrations en oxygène

dans l'eau (hypoxie), le métabolisme et ainsi la croissance des poissons, peuvent être affectés selon deux mécanismes : la diminution d'oxygène (1) amenuise l'étendue de la capacité métabolique aérobie d'un organisme en diminuant le registre aérobie et (2) elle altère la mobilisation d'énergie issue du métabolisme aérobie provenant de l'alimentation ou des réserves d'un individu, nécessaires à l'entretien et la croissance de l'organisme (Brett, 1979 ; Kramer, 1987 ; Jobling, 1993 ; Dupont-Prinet *et al.*, 2013 ; Chabot et Claireaux, 2019). Ainsi, des réductions du taux de croissance parallèlement à la réduction de l'oxygène dissous ont été observées chez de nombreuses espèces de poissons marins (morue, Chabot et Dutil, 1999 ; juvénile de bar européen, *Dicentrarchus labrax*, Pichavant *et al.*, 2001 ; plies, *Paralichthys dentatus* et *Pseudopleuronectes americanus*, Stierhoff *et al.*, 2006). Cependant, l'effet de la diminution de l'O₂ dissous diffère selon les espèces. Certaines espèces estuariennes (alose tyran *Brevoortia tyrannus* et tambour croca *Leiostomus xanthurus*) ou côtières (plie de Californie *Lyopsetta exilis*) sont adaptées à des milieux à faible teneur en oxygène dissous : la diminution de cette variable aura peu d'effet sur la croissance jusqu'à une valeur critique à partir de laquelle la croissance va être grandement réduite ainsi que la survie dans une autre mesure (McNatt et Rice, 2004 ; Tunnicliffe *et al.*, 2020). Dans le cas des juvéniles de flétan du Groenland au sein de l'EGSL, une étude menée sur le terrain met en évidence une corrélation négative entre la croissance et la concentration d'oxygène du milieu jusqu'à une valeur critique (~25% saturation) en dessous de laquelle la croissance va être grandement réduite (Ait Youcef *et al.*, 2015). Cela met en évidence le caractère tolérant de cette espèce à de faibles teneurs en oxygène dissous jusqu'à un certain seuil. Cependant, des études en laboratoire mettent en évidence l'impact négatif de l'hypoxie sévère sur son métabolisme, en diminuant son activité transcriptomique (Pillet *et al.*, 2016), son registre aérobie (Dupont-Prinet *et al.*, 2013) pour au final, dans l'EGSL, affecter sa croissance (Ait Youcef *et al.*, 2015). Malgré cet impact négatif, bien que les deux nourriceries principales de l'EGSL soient toute deux caractérisées par de faibles teneurs en oxygène dissous (Gilbert *et al.*, 2005, 2007), les taux de croissance des juvéniles au sein de l'EGSL sont les plus hauts enregistrés dans le monde pour cette espèce (Ait Youcef *et al.*, 2015). Cela laisse supposer que d'autres paramètres tels que l'abondance et la disponibilité en proies, l'absence de

compétiteurs pour la nourriture ou de prédateurs et la température viennent limiter et/ou compenser l'effet négatif de l'hypoxie et permettre aux juvéniles de flétan du Groenland de l'EGSL une telle croissance (Bowering, 1983 ; Ait Youcef *et al.*, 2015).

Influence de la température sur la croissance

La grande majorité des poissons sont des ectothermes pour qui la température interne est étroitement liée à celle de leur environnement. La température corporelle détermine alors le taux métabolique d'un organisme en contrôlant la cinétique des réactions biophysiques et biochimiques, affectant ainsi tous les aspects de la physiologie et du comportement des poissons (Chabot et Claireaux, 2019). La température est ainsi l'un des facteurs les plus importants influençant la croissance des poissons (Brett, 1979 ; Jobling, 1993). Alors que l'oxygène est un facteur limitant, la température est, elle, un facteur contrôlant (Fry, 1971). Toute élévation de la température exerce deux principaux effets antagonistes sur le métabolisme : (1) un effet négatif car elle augmente le coût énergétique du métabolisme de base, et (2) un effet positif car elle augmente l'efficacité des processus métaboliques (Brett et Groves, 1979 ; Goolish et Adelman, 1984 ; Xiaojun et Ruyung, 1992 ; Jobling, 1993 ; Horodysky *et al.*, 2015 ; Chabot et Claireaux, 2019). Ainsi, le coût énergétique de la respiration augmente parallèlement à la température chez la sole *Cynoglossus semilaevis* (Fang *et al.*, 2010) et chez le sandre *Sander lucioperca* (Frisk *et al.*, 2012), tandis que l'augmentation de la température améliore l'assimilation de l'énergie chez les juvéniles de la carpe commune *Cyprinus carpio* et du bar européen *Dicentrarchus labrax* (Goolish et Adelman, 1984 ; Hidalgo *et al.*, 1987), ainsi que chez une espèce de poissons chat *Silurus meridionalis* (Xiaojun et Ruyung, 1992).

Dès lors, dans la fenêtre de températures tolérées par une espèce (délimitée par les températures critiques, au-delà desquelles le métabolisme aérobie ne suffit plus au besoin de base de l'organisme), le registre aérobie augmente jusqu'à une valeur optimale (température optimale) pour laquelle le registre aérobie est maximal (Figure 6). Entre les deux températures de péjus il demeure élevé mais au-delà de la température de péjus supérieure,

toute augmentation de température deviendra délétère pour le métabolisme des poissons. Puisque le registre aérobie représente la portion énergétique allouable aux fonctions autres que le métabolisme standard, des modèles similaires sont applicables pour ces dernières, telle que pour la croissance des poissons (Fonds *et al.*, 1995, 1992 ; Imsland *et al.*, 1996 ; Jobling, 1993 ; Neuheimer *et al.*, 2011 ; Figure 7). Cette valeur seuil est la température optimale pour la croissance (Brett, 1979). Cependant, plutôt que d'une valeur optimale unique, certains auteurs préfèrent parler d'une gamme de températures optimales, généralement entre les deux températures de péjus, où la capacité métabolique est maximale (Huey et Stevenson, 1979 ; Frisk *et al.*, 2012) et où les différences de performance, telle que la croissance, sont difficilement perceptibles (Burel *et al.*, 1996 ; Van Ham *et al.*, 2003).

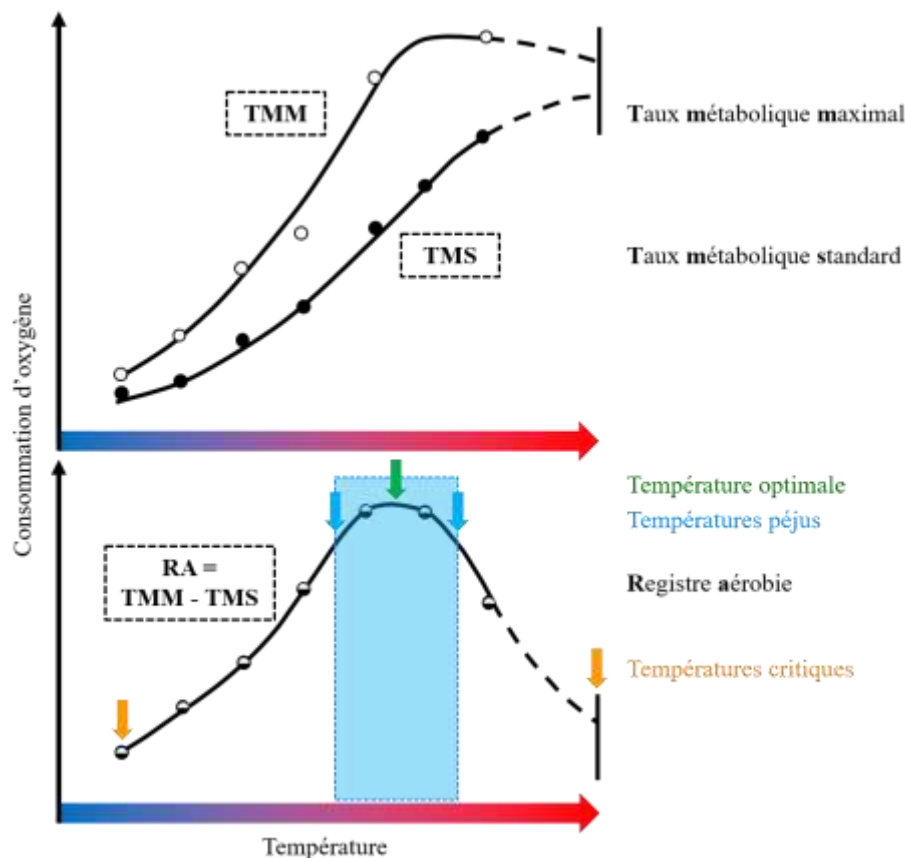


Figure 6 : Diagramme simplifié de l'évolution du registre aérobie en fonction de la température chez des organismes ectothermes. Figure inspirée de Chabot et Claireaux (2019) et adaptée de Fry et Hart (1948) et de Pörtner et Farrell (2008)

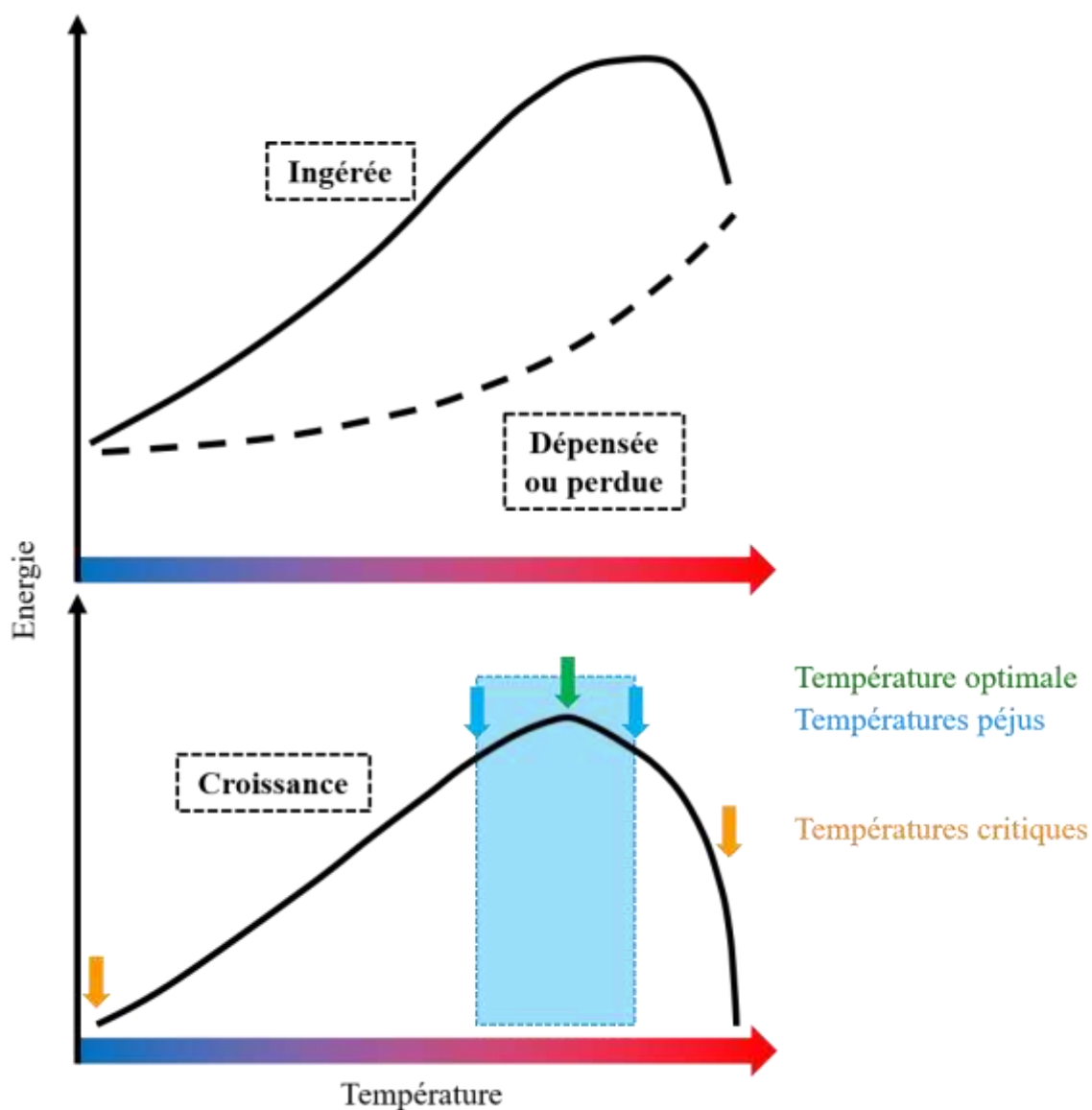


Figure 7 : Diagramme simplifié de l'évolution du bilan énergétique : ingéré (alimentation), dépensé ou perdu (métabolisme standard et pertes sous forme de fèces ou d'excrétions) et investi dans la croissance (énergie ingérée – énergie dépensée ou perdue). Figure adaptée de Jobling (1993) et de Neuheimer *et al.* (2011)

On trouve ainsi une vaste littérature d'études expérimentales portant sur l'influence de la température sur la croissance des poissons (Goolish et Adelman, 1984 ; Hidalgo *et al.*, 1987 ; Xiaojun et Ruyung, 1992 ; Burel *et al.*, 1996 ; Russel *et al.*, 1996 ; Björnsson *et al.*, 2001 ; Imsland *et al.*, 2005 ; Handeland *et al.*, 2008 ; Nytrø *et al.*, 2014) mais aussi, plus

spécifiquement chez les poissons plats (Fonds *et al.*, 1992, 1995 ; Hallaråker *et al.*, 1995 ; Björnsson et Tryggvadóttir, 1996 ; Imsland *et al.*, 1996, 2001 ; Jonassen *et al.*, 1999 ; Van Ham *et al.*, 2003 ; Meise *et al.*, 2003 ; Hurst *et al.*, 2005 ; Fang *et al.*, 2010). En milieu naturel, l'effet de la température demeure plus complexe, car d'autres facteurs viennent interagir avec le métabolisme des poissons et rendre les estimations plus difficiles.

Dans le cas du flétan du Groenland, très peu d'auteurs se sont intéressés à l'influence de la température sur sa croissance. Dans les eaux du large, à l'ouest du Groenland, la température, entre 1 et 4°C a été positivement corrélée avec la taille modale à 1 an, ainsi qu'avec l'incrément en taille entre 1 et 2 ans (Sünksen *et al.*, 2010). Dans leur étude, basée sur des données couvrant la période 1993 à 2003, le réchauffement des eaux de fond, de 2,0 à 3,4°C, est mis en cause dans l'augmentation de la croissance des juvéniles de flétan du Groenland, à raison de 1,6 cm °C⁻¹ pour la longueur moyenne à 1 an et 1,5 cm °C⁻¹ à 2 ans (Sünksen *et al.*, 2010). Dans l'EGSL, bien que la température fut suggérée parmi les facteurs responsables du haut taux de croissance des juvéniles, l'influence de la température n'a pas encore été mise en évidence (Bowering, 1983 ; Ait Youcef *et al.*, 2015). Malgré des différences de 1.5°C selon les localisations, de 1990 à 2012, aucune influence de la température n'a été démontrée (Ait Youcef *et al.*, 2015). Dans l'EGSL, le flétan du Groenland est à sa limite sud de répartition géographique et les températures qu'il rencontre dans cet écosystème sont parmi les plus élevées où l'on retrouve cette espèce ($\approx 5^{\circ}\text{C}$). Ait Youcef *et al.* (2015) suggèrent, qu'au sein de l'EGSL, les températures optimales pour la croissance des juvéniles pourraient être atteintes, ce qui expliquerait l'absence d'effet de la température sur la croissance.

La température joue donc un rôle déterminant dans la croissance des poissons (Brett, 1979 ; Jobling, 1993) et dans un contexte actuel de réchauffement des eaux de l'EGSL (Gilbert *et al.*, 2005 ; Galbraith *et al.*, 2019) son influence va être d'autant plus importante.

Croissance et dimorphisme sexuel

La croissance des poissons a lieu tout au long de leur vie, cependant elle n'est pas constante tout au long de leur cycle biologique. La croissance est dite biphasique : une phase « pré-maturité » où toute l'énergie est investie dans la croissance des tissus somatiques et une phase « post-maturité », où la croissance somatique ralentit au profit de la croissance des tissus germinaux (Lester *et al.*, 2004 ; Shuter *et al.*, 2005) (Figure 8). La maturité sexuelle chez les poissons est une étape clé, un tournant majeur dans l'allocation énergétique dans la croissance (Roff, 1983). Ainsi, à partir du début de la maturation des gonades, la croissance pondérale et en longueur ralentissent, tandis que l'individu investit davantage dans la reproduction. Le taux de croissance des adultes est donc plus faible relativement à celui des juvéniles.

De manière générale, les individus deviennent matures lorsque leurs réserves énergétiques leur permettent d'investir dans la reproduction, de survivre et de maximiser leur valeur adaptative (Roff, 1982 ; Stearn, 1992). Un investissement énergétique dans la reproduction (gamètes, gonades, comportements reproducteurs) différent entre les deux sexes peut alors entraîner un dimorphisme sexuel de taille. Ces dimorphismes sexuels sont fréquents dans le règne animal (Shine, 1989 ; Stamps, 1993 ; Fairbairn *et al.*, 2007) y compris chez les poissons (Parker, 1992). Chez de nombreuses espèces de poissons, les mâles, dont l'investissement énergétique dans la reproduction est moindre que celui des femelles, deviennent matures à des tailles relativement plus faibles. De nombreux exemples existent dans la littérature chez les téléostéens (bar commun *Dicentrarchus labrax*, Saillant *et al.*, 2001 ; doré jaune *Sander vitreus* et perchaude *Perca flavescens*, Rennie *et al.*, 2008 ; merlan *Merlangius merlangus*, morue franche *Gadus morhua* et aiglefin *Melanogrammus aeglefinus*, Keyl *et al.*, 2015) incluant les poissons plats (plie *Pleuronectes platessa*, Rijnsdorp et Ibelings, 1989 ; turbot *Scophthalmus maximus*, Imsland *et al.*, 1997 ; soles *Solea solea* et *S. senegalensis*, Dinis *et al.*, 1999 ; Imsland *et al.*, 2003 ; flétan atlantique *Hippoglossus hippoglossus*, Jakupsstovu, 1988 ; Hagen *et al.*, 2006) dont le flétan du Groenland (MPO, 2019a).

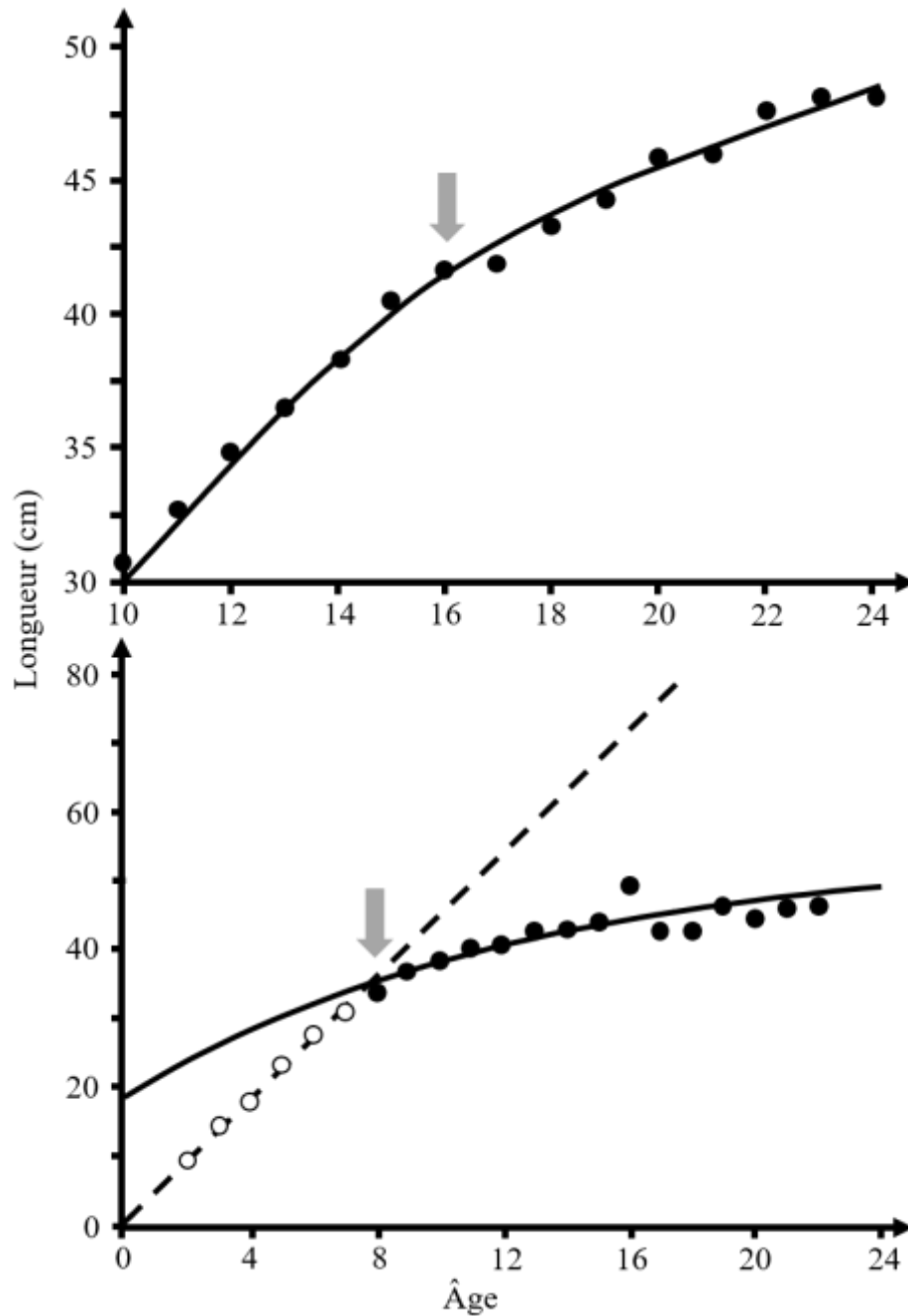


Figure 8 : Diagramme illustrant la croissance biphasique chez les poissons. Exemple de la plie canadienne *Hippoglossoides platessoides* (figure du haut, adaptée de Roff (1983)) et de la truite grise *Salvelinus namaycush* (figure du bas, adaptée de Shuter *et al.* (2005)). Les points correspondent à des valeurs observées tandis que les droites et courbes correspondent à des modèles d'ajustement. La flèche grise correspond au début de la maturation des gonades

Chez le flétan du Groenland, ce dimorphisme est important. Les femelles atteignent leur maturité à des âges et tailles relativement plus importants que ceux des mâles et leur taux de croissance ralentit ainsi plus tardivement (Bowering, 1983 ; Morin *et al.*, 1995). Comme indiqué auparavant, cette différence dans les tailles à maturité entre mâles et femelles conduit à un dimorphisme de taille selon le sexe et à un déséquilibre du sexe ratio selon la taille. La proportion de femelle s'accroît avec l'augmentation de la taille. Ce phénomène a déjà été observé chez différentes espèces de Gadidés (Keyl *et al.*, 2015). Cela se répercute ensuite dans les captures commerciales des flétans du Groenland, puisque celles-ci visent des individus supérieurs à 40 cm et sélectionnent ainsi, en majorité (80%), des femelles. D'une part, la sélection d'individus plus gros est un principe important en gestion des pêches depuis les années 50, visant à augmenter le rendement de biomasse par individu capturé (Beverton et Holt, 1957 ; Halliday et Pinhorn, 2002). Ce principe peut entraîner la sélection d'un sexe mais également la sélection d'individus plus féconds, car taille et fécondité sont souvent positivement corrélées chez les téléostéens dont le flétan du Groenland (Dominguez-Petit *et al.*, 2013). Finalement, cela peut conduire à la diminution du potentiel reproducteur d'un stock et à la réduction du recrutement. D'autre part, l'altération des tailles à maturité peut venir accentuer le dimorphisme et le déséquilibre du sexe ratio parmi les gros individus. La pression liée à une pêche trop intensive a souvent été corrélée à une diminution des tailles à maturité (Law, 2000 ; Barot *et al.*, 2004, 2005 ; Heino et Dieckmann, 2008). La diminution de la taille des reproducteurs peut diminuer leur fécondité, amoindrir la survie larvaire et donc finalement réduire le recrutement du stock (Birkeland et Dayton, 2005). Cependant, la pêche ne peut à elle seule expliquer les disparités des paramètres biologiques des stocks de l'EGSL et de la région de Terre-Neuve et du Labrador car, contrairement au stock de l'Atlantique Nord-Ouest, la population de l'EGSL est considérée stable depuis une dizaine d'années et malgré cela elle est caractérisée par des changements importants dans les tailles à maturité (MPO, 2019a). D'autres paramètres influencent ainsi la croissance des juvéniles et participent à ce dimorphisme.

PROBLÉMATIQUE

C'est dans un contexte de changement des paramètres climatiques des eaux profondes de l'EGSL et d'altérations des paramètres biologiques de la population de flétan du Groenland que s'inscrit ce projet d'étude. Alors que des études précédentes menées en laboratoire (Dupont-Prinet *et al.*, 2013) et sur le terrain (Ait Youcef *et al.*, 2013) avaient mis en évidence l'effet négatif de faibles niveaux d'oxygène dissous sur la croissance, les prédictions actuelles sur l'augmentation graduelle des températures de fond au niveau des nourriceries amènent de nouvelles interrogations quant à l'influence de celles-ci sur la croissance mais aussi sur d'autres traits d'histoire de vie de cette espèce.

La situation de la population de flétan du Groenland dans l'EGSL est jugée préoccupante depuis 2017, année où moins de la moitié des prélèvements autorisés furent capturés. Gestionnaires, pêcheurs et scientifiques ont alors tenu une réunion extraordinaire afin de discuter des enjeux de la pêche au flétan du Groenland face à cette situation exceptionnelle (MPO, 2018a,b, 2019a).

Depuis les dernières décennies, l'EGSL est le théâtre d'un réchauffement progressif et significatif de ses eaux de fonds (Galbraith *et al.*, 2019). Dans l'estuaire du St. Laurent, principale nourricerie du flétan du Groenland dans l'EGSL (Ait Youcef *et al.*, 2013), la température des eaux de fonds a augmenté de près de 1°C au cours de la dernière décennie. En 2018, les températures moyennes à 200 m et 300 m de profondeur dans l'estuaire atteignaient les 4,6 et 5,6°C respectivement tandis que les moyennes 1981-2010 étaient de $3,87 \pm 0,36^\circ\text{C}$ et $4,97 \pm 0,23^\circ\text{C}$, respectivement (Galbraith *et al.*, 2019).

Cette augmentation de la température pourrait affecter la population de flétan du Groenland à de multiples niveaux. La niche écologique définie selon Hutchinson (1957) est un concept de base en écologie, propre à chaque espèce. Il distingue alors la niche fondamentale, environnement (hypervolume) où toutes les variables abiotiques permettent l'existence de l'espèce considérée, de la niche réalisée, espace réellement occupé par l'espèce du fait d'interactions biotiques avec d'autres espèces (compétition, prédation). Dans le

contexte actuel de changements climatiques globaux, parallèlement à l'intensification des activités anthropiques, il devient nécessaire de comprendre et décrire les interactions des espèces avec leur environnement afin de mieux prédire leur évolution dans le futur (Pörtner et Peck, 2010 ; Pörtner *et al.*, 2010 ; Horodysky *et al.*, 2015 ; Koenigstein *et al.*, 2016). Dans l'EGSL, le flétan du Groenland est à la limite sud de sa répartition géographique. Il se trouve donc aux températures les plus élevées dans sa distribution et celles-ci pourraient représenter la limite supérieure des températures qu'il peut tolérer et qui définissent sa niche écologique. Un futur réchauffement de son environnement pourrait perturber sa présence et son abondance dans ce milieu. Lors de variations de températures de leur environnement, les flétans du Groenland sont capables de migrer et de modifier leur distribution géographique. Ce fut le cas dans l'Atlantique Nord-Ouest lors de périodes de refroidissement et réchauffement successives des eaux profondes au cours des dernières décennies (Morgan *et al.*, 2013 ; Wheeland et Morgan, 2020). Dans l'EGSL, et plus particulièrement dans l'estuaire du St. Laurent, de telles migrations sont limitées par la géomorphologie du milieu ainsi que par des profondeurs limitées à 500 m. De plus, ce réchauffement des eaux de fond, parallèlement à l'eutrophisation progressive des milieux côtiers, principalement due à l'intensification des activités anthropogéniques au niveau des côtes et bassins versants, est susceptible d'augmenter l'hypoxie dans l'estuaire (Cloern, 2001 ; Gilbert *et al.*, 2005). Il pourrait également participer à l'expansion de ces zones hypoxiques dans l'EGSL (Lefort *et al.*, 2012), mais aussi dans le monde (Diaz et Rosenberg, 2008 ; Breitburg *et al.*, 2018). Température et oxygène peuvent au final agir synergiquement en tant que stressseurs chez les poissons (McBryan *et al.*, 2013) et alors que les taux d'oxygène dissous sont déjà proches du seuil critique pour le flétan du Groenland (Dupont-Prinet *et al.*, 2013), toute diminution de l'O₂ dissous pourrait affecter la survie des juvéniles dans l'estuaire.

Ce réchauffement entraîne également une modification de la structure de l'écosystème. Des espèces, telles que les sébastes et le flétan Atlantique qui apprécient des eaux plus chaudes relativement au flétan du Groenland voient leur biomasse respective augmenter depuis les dernières années (MPO, 2018c, 2019b). Jusqu'au début des années 2010 dans l'EGSL, le flétan du Groenland qui était alors l'un des principaux prédateurs supérieurs de

son milieu, est désormais en compétition pour l'accès à la nourriture, voire même la cible d'une prédation, notamment en ce qui concerne le flétan Atlantique. Le retour important du sébaste et du flétan Atlantique va venir modifier les rouages du réseau trophique au sein de l'écosystème et accentuer la compétition pour la nourriture, notamment en ce qui concerne la crevette nordique dont la biomasse diminue et dont tous trois se nourrissent (MPO, 2018c,d, 2019a,b).

La structure de la population de flétan du Groenland de l'EGSL a elle aussi été sujette à des fluctuations au cours des dernières décennies. À la fois liés aux changements climatiques et à une pression anthropogénique récurrente, différents niveaux des traits biologiques propres à cette population sont touchés : diminution des tailles à maturité et des tailles moyennes de capture, altération des taux de croissance des juvéniles selon les années, déséquilibre du sexe ratio selon la taille des individus. Tout cela a conduit à la diminution récente de la biomasse exploitable et place la population dans la « zone de prudence » définie par les gestionnaires (MPO, 2019a).

OBJECTIFS

Ce travail s'inscrit dans un projet plus global visant à améliorer les connaissances sur l'écologie et la nature des stocks de flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest. Ces connaissances pourraient contribuer à améliorer la précision des évaluations de stocks et aider la prise de décision dans une optique de conservation et de gestion durable de cette espèce. L'objectif général de cette étude consistait à déterminer l'influence du sexe, de la température et de l'origine sur la croissance, la condition et la survie des juvéniles de flétan du Groenland.

Une approche expérimentale a été utilisée afin de déterminer l'impact du sexe et de la température sur la croissance tandis que des échantillonnages sur le terrain ont permis de comparer la taille, la condition et l'avancement de la maturité sexuelle de juvéniles de l'EGSL et de l'Atlantique Nord-Ouest.

Le premier objectif de recherche visait à déterminer par des expériences en milieu contrôlé l'influence du sexe et s'il y a lieu, de la maturité sexuelle, sur la croissance des flétans du Groenland. À la vue du déséquilibre du sexe-ratio en faveur des femelles parmi les prises commerciales de l'EGSL et des disparités qui existent selon les stocks de l'Atlantique Nord-Ouest, notre hypothèse était que la croissance au stade juvénile serait plus rapide chez les femelles que chez les mâles. Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons capturé des juvéniles dans l'estuaire du St. Laurent (ESL) et avons suivi leur croissance durant 17 mois à une température de 4,0°C. Cette température correspond à la partie la plus basse de l'aire de répartition caractérisant les températures moyennes de fond où les juvéniles de flétan du Groenland sont habituellement capturés lors des relevés du MPO (Ait Youcef *et al.*, 2015). Au cours de l'expérience, des échantillonnages réguliers ont permis de mesurer le taux de croissance, la condition, l'état des réserves énergétiques et de faire le suivi de maturité des individus.

Le second objectif consistait à déterminer, en conditions expérimentales, l'influence de la température sur la croissance des juvéniles. Le flétan du Groenland est une espèce

connue pour apprécier les eaux relativement froides dont l'optimum thermique pour la croissance pourrait déjà avoir été atteint dans l'EGSL. Dans le contexte actuel de réchauffement des eaux de fond de l'EGSL, il est attendu que toute augmentation future de la température puisse affecter la croissance des juvéniles. Des juvéniles capturés dans l'ESL, ont été soumis à trois conditions de températures, 4,0, 5,5 et 7,5°C, durant une période de 12 mois. Notre hypothèse était que la température de 5,5°C soit proche de la température optimale de croissance et que la croissance soit ainsi plus accentuée dans ces conditions, que la condition des juvéniles soit meilleure et la mortalité plus faible qu'aux deux autres températures expérimentales.

Le troisième objectif était de valider l'utilisation de certains indices simples de la condition (coefficient de condition de Le Cren et l'indice hépato-somatique) comme indicateurs du niveau de réserves énergétiques chez les juvéniles de flétan du Groenland et de tester la présence d'un effet saisonnier sur la condition des juvéniles dans l'EGSL. La croissance en longueur étant constante au cours de l'année (Ait Youcef *et al.*, 2015), notre hypothèse était que les juvéniles maintiennent également une condition constante. Les captures dans l'EGSL faisant état d'un ratio débalancé en faveur des femelles, contrairement à celles de l'Atlantique Nord-Ouest, nous avons également émis l'hypothèse que l'avancement de la maturité sexuelle serait plus avancé chez les juvéniles capturés dans cette première région.

CHAPITRE 1
INFLUENCE DU SEXE SUR LA CROISSANCE DES JUVÉNILES DE FLÉTAN
DU GROENLAND (*REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES*) DANS L'ESTUAIRE
ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT

1.1 RÉSUMÉ

La compréhension de la croissance aux premiers stades de la vie est fondamentale pour la gestion des pêches commerciales, il existe cependant peu d'études portant sur les divergences de trajectoire de croissance se produisant au stade juvénile. Nous avons suivi la croissance de juvéniles de flétans du Groenland de deux ans capturés en milieu naturel, marqués individuellement, et maintenus à 4°C pendant 17 mois. Les animaux étaient encore au stade juvénile (pas de développement ovarien ou testiculaire au stade de la maturation) à la fin de l'expérience. En l'absence d'allocation énergétique au développement des gonades, les juvéniles femelles étaient plus grandes que les juvéniles mâles, avec un gain de masse et de longueur plus important. Les juvéniles femelles ont rapidement atteint un indice de condition de Fulton plus élevé que les juvéniles mâles. Cependant, aucune différence dans la composition hépatique en glycogène, lipides ou protéines ou dans le stockage d'énergie musculaire n'a été trouvée entre les sexes. Le cortisol plasmatique était plus élevé chez les juvéniles mâles, ce qui suggère que ceux-ci étaient plus sensibles à la captivité que les femelles. Les divergences dans la croissance juvénile présentes avant la maturation sexuelle pourraient entraîner ou accentuer le dimorphisme sexuel lié à la taille, et observé en milieu naturel chez les adultes.

Les résultats du premier chapitre ont été publiés sous forme d'un article intitulé « Influence of sex on growth of juvenile Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence » dans la revue Fisheries Research (<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.105332>). Cet article fut corédigé par moi-même ainsi que par les professeurs Céline Audet et Yvan Lambert. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la collection des individus et des données, la recherche sur l'état de l'art, le développement de la méthode, la réalisation des analyses et des manipulations, l'analyse et l'interprétation des résultats et la rédaction de l'article. Yvan Lambert, second auteur et co-directeur de recherche, et Céline Audet, directrice de recherche ont fourni l'idée originale, aidé à la réalisation des analyses statistiques, à l'interprétation des données, à la mise en place du protocole expérimental et aux analyses de laboratoire ainsi qu'à la révision de l'article.

Une version abrégée de cet article a été présentée à différentes conférences et réunions annuelles : en mars 2018, lors de l'évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST), à Mont-Joli (Institut Maurice-Lamontagne, Canada) « *Influence de la température et du sexe sur la croissance des juvéniles de flétan du Groënland* » L. Ghinter, Y. Lambert et C. Audet ; en mai 2018, au congrès national de la Société canadienne de zoologie à St. John's (Terre-Neuve, Canada) « *Influence of sex on the growth of juvenile Greenland halibut* » L. Ghinter, Y. Lambert et C. Audet ; en novembre 2018, lors de la réunion annuelle de Ressources Aquatiques Québec, à Québec (Canada) « *Influence du sexe sur la croissance des juvéniles de flétan du Groenland* » L. Ghinter, Y. Lambert et C. Audet ; en avril 2019, lors de la journée de transfert flétan du Groenland, à Mont-Joli (Institut Maurice-Lamontagne, Canada) « *La croissance des juvéniles de flétan du Groenland et ses déterminismes dans l'estuaire et le Golfe du St. Laurent* » L. Ghinter, Y. Lambert et C. Audet.

1.2 INFLUENCE OF SEX ON GROWTH OF JUVENILE GREENLAND HALIBUT (*REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES*) IN THE ESTUARY AND GULF OF ST-LAWRENCE

Léopold Ghinter^a, Yvan Lambert^b, Céline Audet^a

^a Institut des sciences de la mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski, 310 allée des Ursulines, Rimouski, QC G5L 3A1, Canada

^b Institut Maurice Lamontagne, Pêches et Océans Canada, 850 route de la Mer, C.P. 1000, Mont-Joli, QC G5H 3Z4, Canada

1.3 ABSTRACT

Understanding growth in early life stages is fundamental for commercial fisheries management, but there are few studies dealing with growth trajectory divergences occurring during the juvenile stage. We monitored the growth of individually tagged two-year-old juvenile Greenland halibut captured in the wild and maintained at 4°C for 17 months. The animals were still at the juvenile stage (no ovary or testis development through the maturation stage) at the end of the experiment. In the absence of energetic allocation to gonad development, female juveniles were larger than male juveniles, with a greater gain in mass and length. Female juveniles rapidly reached a higher Fulton's condition index compared to male juveniles. However, no difference in glycogen, lipid, or protein liver composition or muscle energy storage was found between the sexes. Plasma cortisol was higher in male juveniles, suggesting males were more sensitive to captivity than females. Pre-maturation divergences in juvenile growth could result in or accentuate the size-related sexual dimorphism observed in nature among adults.

Keywords: Greenland halibut, Growth, Sexual dimorphism, Juveniles, Fisheries

1.4 INTRODUCTION

Size-related sexual dimorphism (SSD) is common among animal species (Shine, 1989; Fairbairn *et al.*, 2007). It has been observed in mammals (Isaac, 2005), birds (Richter, 1983), lizards (Anderson and Vitt, 1990), insects (Fuselier *et al.*, 2007), spiders (Vollrath and Parker, 1992), and fish (Parker, 1992). Numerous factors control these differences. In fish, sexual selection (Casalini *et al.*, 2010), parental care (Dupont Cyr *et al.*, 2018), niche separation (Gerritsen *et al.*, 2010), and feeding characteristics (type of food, food intake, food conversion efficiency, search for food, and vulnerability to predators; Blair Holtby and Healy, 1990; Rennie *et al.*, 2008; Horppila *et al.*, 2011) have all been shown to influence SSD. However, the physiological mechanisms that govern these differences remain unclear.

Growth occurs throughout the entire life of fish, but it is not constant over time. Because of variations in energy allocation, fish growth models are biphasic: the first phase, pre-maturity, is characterized by a relatively high growth rate, whereas somatic growth is slowed due to the trade-off in energy allocation between reproduction and growth in the second phase, post-maturity (Roff, 1983).

As suggested by Roff (1983), sexual maturation is a turning point in the allocation of energy to growth during which, in most cases, SSD occurs simultaneously with the secretion of sexual steroid hormones, which influence growth (Mandiki *et al.*, 2005; Rennie *et al.*, 2008). Thus, sizes at maturity play an important role in the SSD. Sexual maturation generally occurs when an individual has sufficient energy reserves to invest in reproduction, survive, and maximize its fitness (Roff, 1982; Stearn, 1992). It is therefore common among bony fishes that males, whose energy investment in reproduction is generally lower than in females, become sexually mature at a smaller size. This is especially true in flatfishes such as plaice (*Pleuronectes platessa*; Rijnsdorp and Ibelings, 1989), turbot (*Scophthalmus maximus*; Imsland *et al.*, 1997), sole (*Solea solea* and *S. senegalensis*; Dinis *et al.*, 1999; Imsland *et al.*, 2003), Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*; Jakupsstovu, 1988; Hagen *et al.*, 2006), and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*; DFO, 2018).

Large size differences related to SSD may represent a threat for fisheries, resulting in a sex imbalance in catches. The selection of large individuals in a fishery is a well-established concept in fisheries management that increases the yield per recruit (Beverton and Holt, 1957; Halliday and Pinhorn, 2002). However, in the case of SSD and more especially when the ratio of females to males increases with fish size, fisheries targeting large individuals may reduce the stock's reproductive potential, produce biases in the assessment of the number of reproductive females, and result in inaccurate fisheries management decisions (Keyl *et al.*, 2015).

Greenland halibut *R. hippoglossoides* is a circumpolar species found on continental shelves and slopes of oceans and seas at high latitudes ($> 45^\circ$ N; Hedges *et al.*, 2017). As a demersal flatfish inhabiting deep (generally 130–1600 m and sometimes up to 2200 m; Scott and Scott, 1988; Boje and Hareide, 1993; Bowering and Power, 1995; Bowering and Nedreaas, 2000) and cold (-0.5 to 6°C ; Bowering and Nedreaas, 2000) water, Greenland halibut is characterized by slow growth and late maturity (Junquera *et al.*, 1999; Gundersen *et al.*, 2009; Kennedy *et al.*, 2009). It has been assumed that both sexes grow similarly prior to sexual maturity, after which growth diverges between the two sexes (Godø and Haug, 1989; Morin *et al.*, 1995; Albert, 2003; Dwyer *et al.*, 2016). In the Northwest Atlantic, Dwyer *et al.* (2016) estimated that females may reach 106 cm for a 33-year life span and males 90 cm for a 17-year life span. However, this may vary depending on populations or regions (Gregg *et al.*, 2006; Treble *et al.*, 2008; Albert *et al.*, 2009). Greenland halibut is a single-batch spawner (Dominguez-Petit *et al.*, 2013). The peak spawning period varies among populations and geographic areas, but generally occurs during winter (Morgan *et al.*, 2003; Cooper *et al.*, 2007; Gundersen *et al.*, 2010). In the Estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL), spawning is supposed to occur from January to March (Ouellet *et al.*, 2011; Dominguez-Petit *et al.*, 2013). Females show two distinct cohorts of maturing oocytes, one of which develops more rapidly for the coming spawning season, and the second of which develops more slowly for the following year (Kennedy *et al.*, 2011; Rideout *et al.*, 2012). This strategy of female maturation allows Greenland halibut to spawn every year (Kennedy *et al.*, 2011; Rideout *et al.*, 2012).

Greenland halibut, a species with high commercial value, is harvested throughout the North Atlantic Ocean (Victorero *et al.*, 2018). In the EGSL, 50% of females are mature at 44 cm whereas size at 50% maturity for males is 35 cm (DFO, 2018). These values have fluctuated over the past decades: L_{50} decreased in males and females from 1999 to 2001, remained relatively stable from 2004 to 2013, and decreased again to the lowest values in 2016 with a small increase in 2017 (DFO, 2018). Increasing bottom temperature and fishing pressure could explain this trend (Bowering and Brodie, 1991; Barot *et al.*, 2005).

The EGSL stock has been considered as a separate management unit from the Northwest Atlantic since the early 1990s based on an analysis of parasite fauna (Arthur and Albert, 1993). Until 2017, the EGSL stock abundance was considered stable and above the long-term average, even though changes had been observed in biological parameters and stock structure since the start of the 21st century (DFO, 2018). Since the late 1990s, after the introduction of a larger mesh size for gillnets in the fishery and the adoption of a minimum catch size of 44 cm, the percentage of females in commercial catches increased from 57% to 82% (Bernier and Chabot, 2013; DFO, 2018). Maturation of males at a smaller size is largely responsible for this sex ratio imbalance in commercial catches (DFO, 2018).

Many studies have focused on size at maturity and divergence in growth patterns between sexes following initiation of sexual maturation, but few have investigated possible differences in growth before the sexual maturation (Bowering, 1983; Bowering and Nedreaas, 2001; Albert, 2003; Dwyer *et al.*, 2016). The aim of the present study was to examine whether growth differences between males and females occur before sexual maturation and to assess how this may explain differences observed in commercial catches. Juvenile Greenland halibut growth was monitored in experimental tanks for 504 days. Physiological indicators were used to characterize the growth potential of each sex during the experiment.

1.5 MATERIALS AND METHODS

1.5.1 Capture, rearing conditions, and experimental design

Juvenile Greenland halibut were caught in the St. Lawrence Estuary (48°39'11"N, 68°28'37"W) with a Comando-type trawl (three-inch trawl bucket, extension, and pocket with two-inch mesh size) aboard the CCGS Leim (Fisheries and Oceans Canada [DFO] survey) at the end of May 2016. The tows lasted 30 min at speeds of 2–3 knots; depths varied between 175 and 275 m but most captures occurred at 235 m. Juveniles between 20 and 32 cm were selected from the catch. Fish of these lengths correspond to age two fish (Ait Youcef *et al.*, 2015; Bourdages *et al.*, 2016). The juveniles were driven from Rimouski to the Maurice-Lamontagne Institute (DFO; 48°38'25"N, 68°9'21"W), a distance of 34 km, in insulated aerated tanks. Wild fish were acclimated to captivity conditions for two months at 5.0°C, which corresponds to the temperature at which the juveniles were captured. During this period, fish were trained to feed in captivity, and post-capture mortalities ceased. The total post-capture mortality was 59%. In July 2016, 10 randomly selected acclimated juveniles were sacrificed for physiological measurements and 81 randomly selected fish were transferred into five 850 L circular tanks. Weight varied from 62 to 244 g. The average number of fish per tank was 16 (13–18) for an average density of $1.8 \pm 0.3 \text{ kg m}^{-2}$. Fish were tagged with an electronic chip (PIT Tag HPT9; Biomark, Inc., Idaho, USA), introduced into the dorsal part of the muscle on the pigmented side, which allowed sex determination *a posteriori* when following euthanization. The temperature was gradually decreased to 4.0°C ($4.1 \pm 0.2^\circ\text{C}$) within two days ($-0.5^\circ\text{C d}^{-1}$), which represents the lowest part of the range characterizing the average bottom temperatures where Greenland halibut juveniles are usually captured during DFO surveys (Ait Youcef *et al.*, 2015). Rearing tanks were supplied with natural seawater (10 L min^{-1} , salinity 27.0 ± 1.6) and oxygenated with bubblers (oxygen saturation > 80%). Since juveniles inhabit mesopelagic habitats (Ait Youcef *et al.*, 2013) with small measurable quantities of light (disphotic zone), low intensity red light ($30 \pm 17 \text{ lux}$) was provided following natural variations of the photoperiod at this latitude. Greenland

halibut juveniles were fed individually to satiety twice a week with capelin (*Mallotus villosus*) and shrimp (*Pandalus borealis*). Once a month, multivitamin enriched additives (Vita-Zu Small Bird Tablet, no vitamin A added, # 5TLC, Mazuri®) that are essential for immune system development were added to the diet. The day after feeding, regurgitations were regularly observed and weighed. Because the feeding technique was close to force-feeding, some individuals may then have eaten more food than they were able to assimilate, resulting in regurgitation. Approximately $7.1 \pm 3.1\%$ of the food taken at each feeding was regurgitated. The experiment lasted until December 2017; total mortality was 5% during this period.

Experimental methods complied with the regulations of the Canadian Council on Animal Care and were approved by the Maurice Lamontagne Institute animal care committee.

1.5.2 Samplings

Weight and size were monitored on four occasions: July 2016, December 2016, July 2017, and December 2017. At each sampling, all fish were anaesthetized with a solution of metomidate (metomidate hydrochloride, Aquacalm, 5 mg L⁻¹; Western Chemical Inc., Washington, USA) (Mattson and Ripley, 1989), measured to the nearest 0.1 cm, and weighed to the nearest 0.1 g. In July 2016, December 2016, and July 2017, 10 randomly selected individuals were sacrificed for tissue sampling. In December 2017, the expected time for the first sexual maturation, 10 males and 10 females were sacrificed. Fish were anaesthetized for 5 min in a solution of MS 222 (tricaine methane sulfonate 0.18 g L⁻¹; Sigma-Aldrich Co., Missouri, USA) between 12:00 and 17:00 to avoid possible biases associated with endocrine circadian rhythms. The individuals were then weighed and measured. Blood was sampled from the caudal artery using a 23-gauge needle and a 1 mL TB syringe (Becton, Dickinson & Co., New Jersey, USA), both of which were previously heparinized (ammonium heparin salt; Sigma-Aldrich Co., Missouri, USA) in a 100 U mL⁻¹ heparin solution. Liver, muscle, and gonad samples were excised. Liver sections were frozen in liquid nitrogen and stored at

-80°C for further analysis. Blood samples were centrifuged for three minutes at 4.6 G and plasma was frozen in liquid nitrogen and stored at -80°C. Gonads were fixed in Bouin's solution (Sigma-Aldrich Co., Missouri, USA).

1.5.3 Morphological calculations

The tank was the statistical unit for growth monitoring. Mass (1) and length (2) increments per day were used to describe the growth of juveniles (Hopkins, 1992) using the following formulas:

$$WI = (W_T - W_t) / \Delta t \quad (1)$$

$$LI = (L_T - L_t) / \Delta t \quad (2)$$

where W_T (L_T) and W_t (L_t) are fish masses (lengths) at the end (T) and the start (t) of the period considered, and Δt is the number of days between measurements.

Fish condition was estimated using Fulton's condition index (K):

$$K = W / L^3 \quad (3)$$

where W is the total mass (g) and L the total length (cm) of fish.

1.5.4 Physiological measurements

For physiological measurements, individuals were considered as the statistical unit. In December 2016, no males were present among euthanized fish. Sexual maturity of fish was determined by histology and sex steroid measurements. Gonads were dehydrated in increasing concentrations of ethanol and embedded in metacrylate JB-4 solution according to the protocol suggested by the manufacturer (Sigma-Aldrich Co., Missouri, USA). The embedded gonadal tissue was sectioned into 3 μ m slices and stained with Lee's Methylene blue – basic fuchsin solution. The stage of testis and ovarian development was determined for each individual according to Morrison (1990) and Rideout *et al.* (2012), respectively. For

each individual, histological sections on three different slides were used to determine the maturity stage. Sex steroid concentrations were measured using RIA kits for testosterone and 17β - estradiol (125I RIA Kit # 07-189102 and # 07-138102, respectively; MP Biomedicals, LLC, California, USA) and ELISA for 11-keto testosterone (ELISA Kit # 582751, Cayman Chemical, Inc., Michigan, USA). Undetectable values were assigned the half-value of the smallest standard.

Hepatic glycogen was measured using the amyloglucosidase digestion method (Carr and Neff, 1984) followed by the determination of the glucose concentration (Glucose Colorimetric Assay Kit, Cayman Chemical, Inc., Michigan, USA). Total liver lipid concentration was determined using the phospho-vanillin method (Frings *et al.*, 1972). The concentration of liver protein was measured using a protein dye binding method (Protein Assay Kit, Biorad, California, USA) according to Bradford (1976). Total liver energy content was calculated using conversion factors for protein, total lipids, and glycogen concentrations into energy that were respectively 24, 38, and 17 kJ g⁻¹ (Jobling, 1993).

The water content of muscle (X) was determined after drying pieces of muscle for 48 h at 65°C and converted into a total muscle energy content (Y, kJ g of muscle⁻¹) using a relationship established for Greenland halibut juveniles by Ait Youcef *et al.* (2013):

$$Y = 61.7366 - 0.4568X \quad (4)$$

Plasma cortisol was measured with an RIA kit (125I RIA Kit # 07- 221106, MP Biomedicals, LLC, California, USA) and used as a primary stress indicator (Mazeaud *et al.*, 1977).

1.5.5 Statistical analysis

Normality and homogeneity of variances were verified by Kolmogorov-Smirnov and Levene tests, respectively. No data transformation was needed to meet these criteria except for the data on steroids, which were log transformed prior to statistical analysis. Length, mass, length increment, mass increment, and Fulton's condition index were analyzed using

repeated-measurements analysis of variance. Sexual steroids were compared using one-way ANOVAs, and maturity stage was compared with nonparametric Kruskal–Wallis analyses. Because no males were present in the December 2016 sampling (random sampling in each tank), two-way ANOVAs (sex and sampling time) were first run for liver and muscle energy content variables as well as for cortisol excluding the December 2016 data. For all these variables, there were no significant interactions between factors ($P > 0.05$). We then added the December 2016 data and checked for sampling time or sex effect using one-way ANOVAs and Student's *t* tests, respectively. The *a posteriori* Tukey test was used when significant factor effects were found for comparisons of means ($\alpha = 0.05$). Statistical analyses were performed with Statistica software (Statsoft v.6.1, Oklahoma, USA).

1.6 RESULTS

1.6.1 Fish growth and condition factor

At the start of the experiment, no sex-based differences in length and mass were observed (Figure 9A, B). The growth pattern differed significantly between male and female juveniles (mass: time \times sex, $F_{3,24} = 5.78$, $P < 0.01$; length: $F_{3,24} = 4.63$, $P < 0.05$). Although no difference was found between the two sexes at each sampling time, the growth trajectory was steeper for female, with each measured value being significantly different from the previous ones; this was not the case for males. Mass and length increments were significantly higher in female than in male juveniles (0.57 ± 0.22 g d⁻¹ and 0.36 ± 0.16 g d⁻¹, respectively; $F_{1,8} = 6.2683$, $P < 0.05$; 0.018 ± 0.005 cm d⁻¹ and 0.013 ± 0.006 cm d⁻¹, respectively; $F_{1,8} = 5.16$, $P = 0.05$). No significant difference was found among sampling times or interactions between sampling times and sex ($P > 0.05$).

Fulton's condition index increased sharply during the first fall, after which it remained stable in females but continued to increase from December to July in males (sampling time \times sex: $F_{3,24} = 4.64$, $P = 0.01$) (Figure 9C). At the experiment's end, the condition factor was similar between male and female juveniles (Figure 9C).

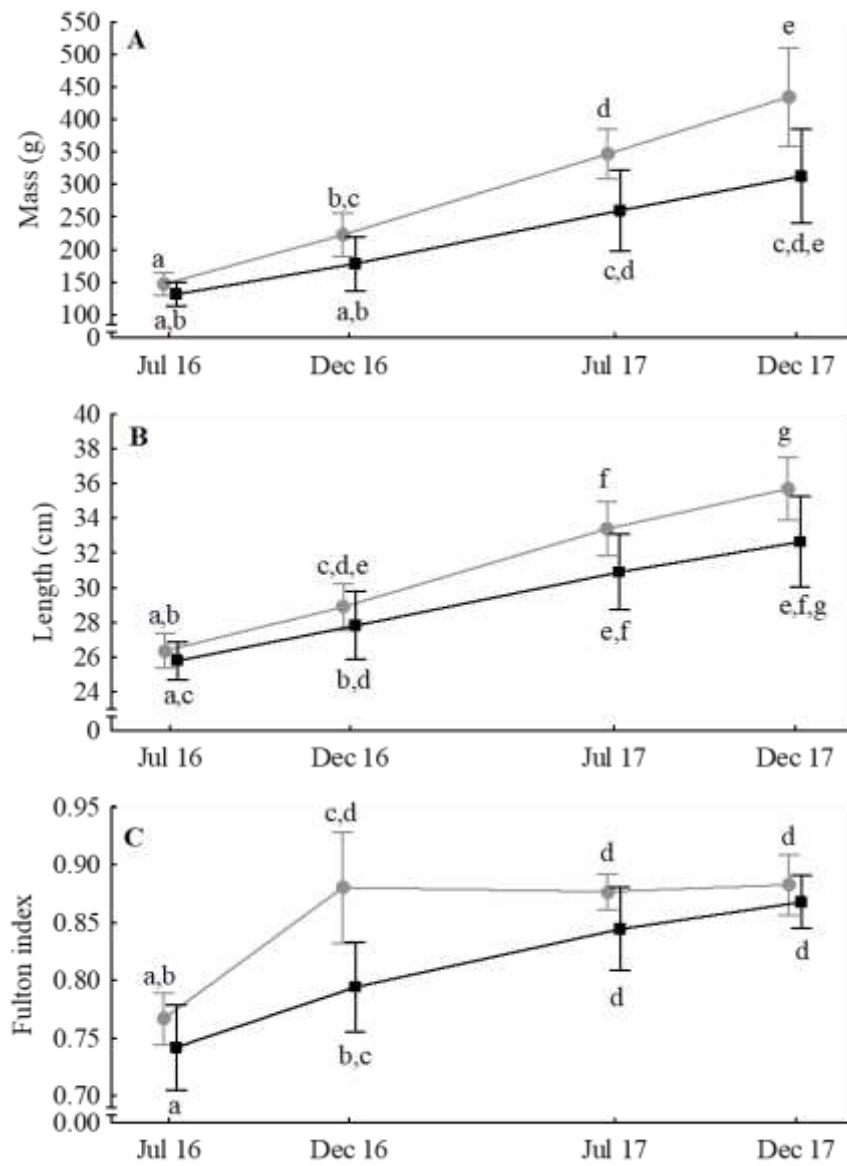


Figure 9: Evolution of (A) mass, (B) length, and (C) Fulton condition index throughout the experiment at the four sampling dates (July and December 2016 and 2017). Grey: females; black: males. Mean \pm SD. Symbols with different letters indicate significant differences

1.6.2 Maturity stage

Males were still sexually immature at the end of the experiment (December 2017), with gonads only showing spermatogonia ($P > 0.05$; Figure 10A). Plasma testosterone remained undetectable throughout the experimental period, and plasma 11-ketotestosterone concentration remained stable and very low, with an average value of 138.14 ± 304.53 pg mL^{-1} ($F_{2,15} = 1.56$, $P > 0.05$).

Female gonads also remained at the immature stage during the experiment, with the presence of oogonia and primary stage oocytes at the perinucleolus stage (see García-López *et al.* (2007) ($P > 0.05$; Figure 10B). As observed for males, plasma testosterone remained undetectable, but plasma concentrations of 17β -estradiol varied over time ($F_{3,27} = 5.87$, $P < 0.01$), with the July 2017 concentration being higher than both July and December 2016 (Figure 11). Globally, 17β -estradiol concentration remained very low throughout the experiment (< 300 pg mL^{-1}).

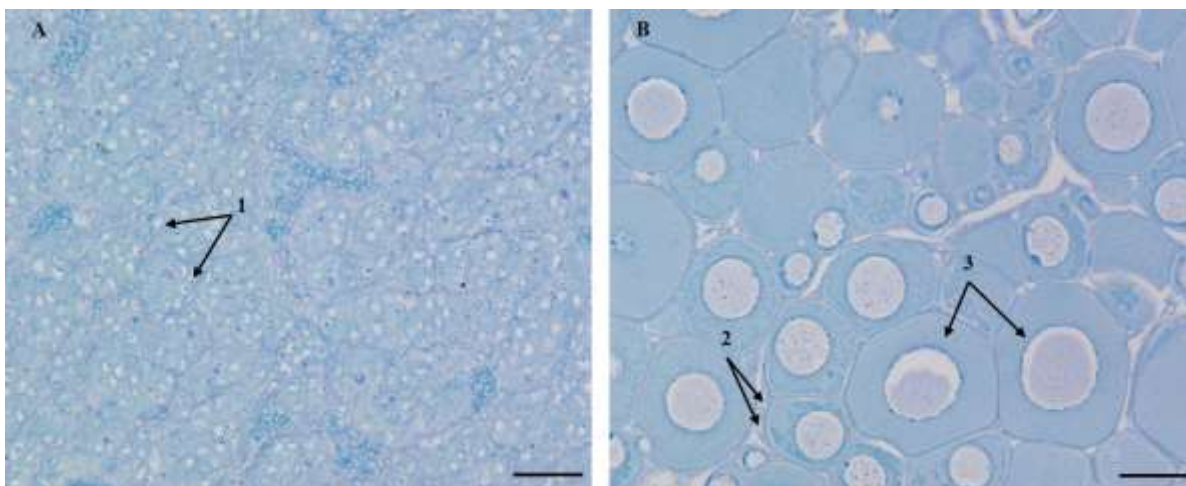


Figure 10: Histological sections of Greenland halibut gonads. (A) Immature testis containing only spermatogonia (1). (B) Immature ovaries containing oogonia (2) and primary stage oocytes at the perinucleolus stage (3). Scale bars = 50 μm (A) and 100 μm (B)

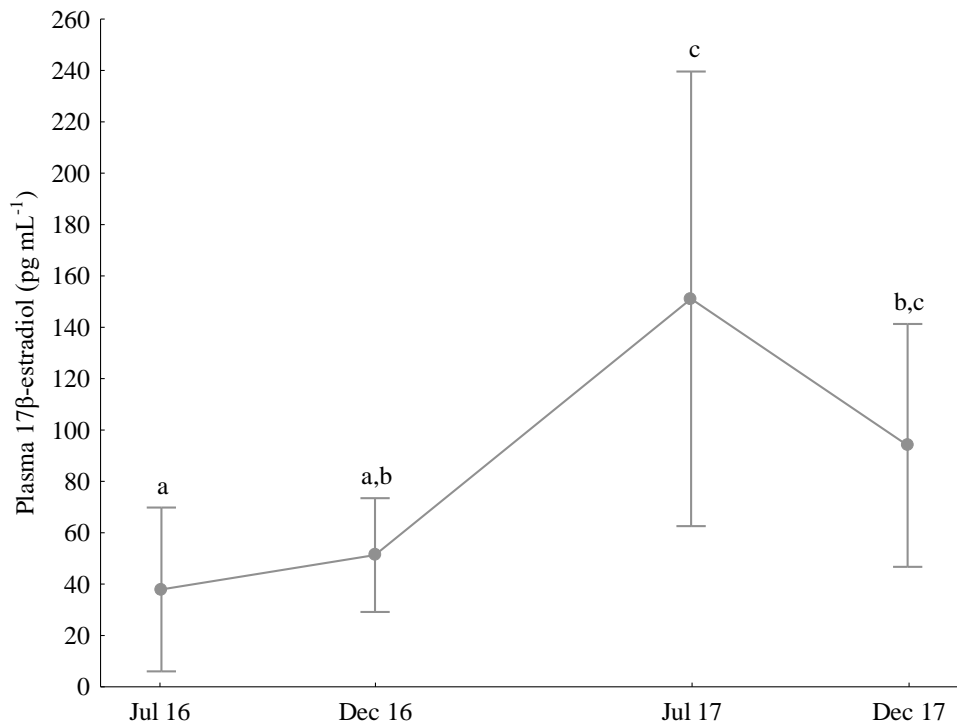


Figure 11: Plasma estradiol concentration in female juveniles. The results are expressed as mean \pm SD. Statistical analysis was conducted on log-transformed data, but non-transformed data are shown in this figure. Symbols with different letters indicate significant differences

1.6.3 Hepatic and muscle energy storage

Hepatic glycogen and protein did not vary over time ($F_{3,46} = 2.12$, $P > 0.05$; $F_{3,44} = 1.43$, $P > 0.05$, respectively). Glycogen content was similar between male and female juveniles, with an overall mean of 19.23 ± 9.49 mg g⁻¹ (t-test, $t_{48} = 0.17$, $P > 0.05$), while protein content was higher in males than in females (t-test, $t_{46} = 2.96$, $P < 0.01$; 50.62 ± 4.55 mg g⁻¹ and 46.19 ± 5.18 mg g⁻¹, respectively). Hepatic lipids varied over time (Figure 12A), with the lowest concentration in July 2016 compared with the three other sampling times (207.84 ± 53.38 mg g⁻¹; $F_{3,46} = 9.07$, $P < 0.001$); there was no significant difference between sexes (t-test, $t_{48} = 0.31$, $P > 0.05$). Total energetic content was also significantly lower in July 2016 compared to the other sampling times ($F_{3,44} = 9.11$, $P < 0.001$) with no sex difference (t-test, $t_{46} = 0.14$, $P > 0.05$; Figure 12).

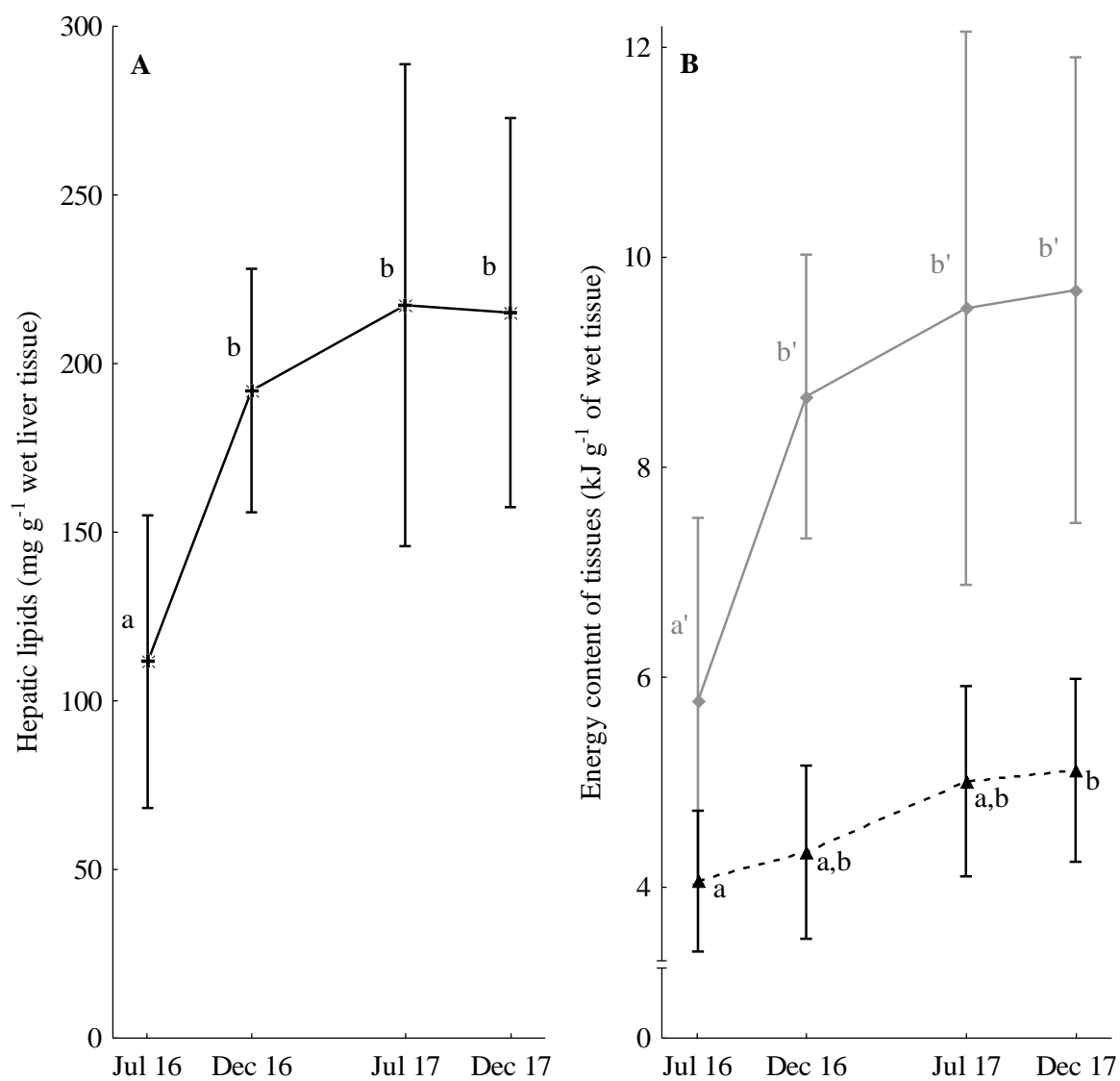


Figure 12: (A) Liver lipid content, and (B) total liver (grey) and muscle (black) energy content throughout the experiment. Data are expressed as mean \pm SD. Symbols with different letters indicate significant differences (B: a and b for muscle; a' and b' for liver)

Lipids accounted for most of the energy reserves in the liver ($> 70\%$; Figure 13), while glycogen accounted for the lowest fraction ($< 7\%$; Figure 13). No sex difference was found (t-test, $t_{48} = 0.14$, $P > 0.05$), but the lowest amount of muscle energy reserves was observed in July 2016 ($4.06 \pm 0.67 \text{ kJ g}^{-1}$) and the highest ($5.11 \pm 0.87 \text{ kJ g}^{-1}$) in December 2017 (ANOVA; $F_{3,46} = 4.70$, $P < 0.01$), with intermediate values for the other two sampling periods ($4.67 \pm 0.91 \text{ kJ g}^{-1}$).

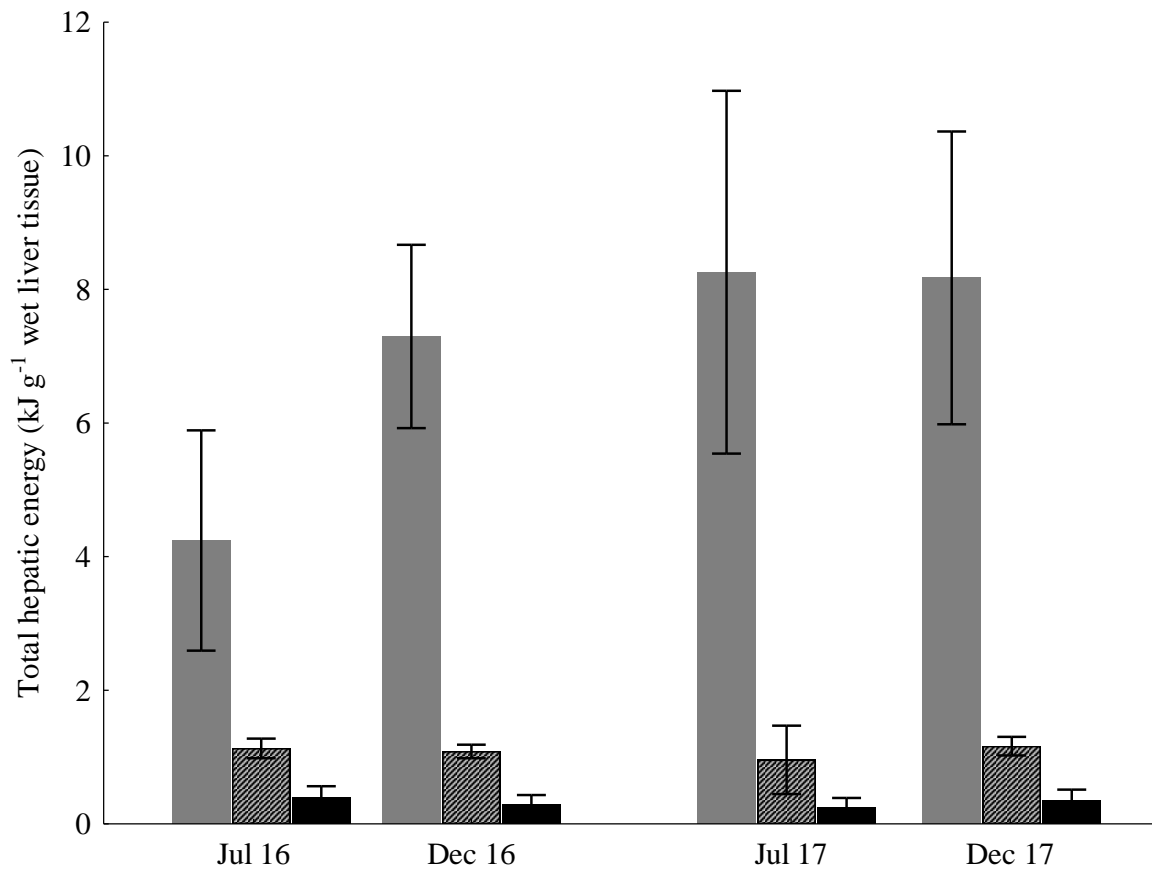


Figure 13: Mean total hepatic energy content in Greenland halibut juveniles. Data are expressed as mean \pm SD. Grey bars: lipids; hatched bars: proteins; black bars: glycogen

1.6.4 Cortisol levels

Plasma cortisol was significantly higher in male than in female juveniles ($t_{47} = 2.50$, $P < 0.05$; Figure 14A). Plasma cortisol was highest in July 2016 (beginning of the experiment) and lowest in December 2016, with intermediate values in 2017 ($F_{3,45} = 3.88$, $P < 0.05$; Figure 14B).

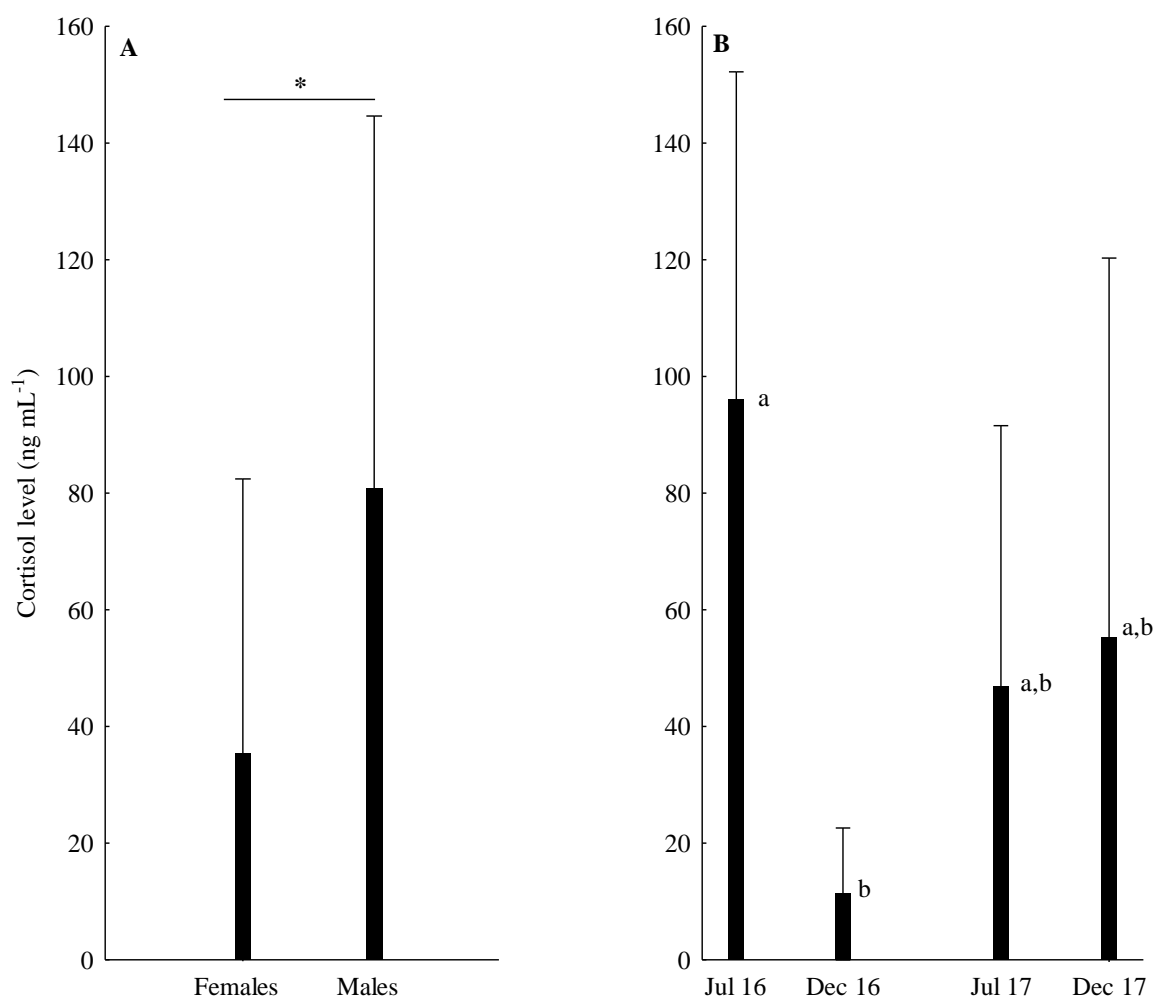


Figure 14: (A) Plasma cortisol concentration in female and male juveniles and (B) average cortisol level at the different sampling times. Statistical analysis was done on log-transformed data, but non-transformed data are shown in this figure. Data are expressed as mean \pm SD. Symbols with different letters indicate significant differences

1.7 DISCUSSION

An aim of this study was to examine the differences in growth patterns between female and male Greenland halibut prior to the onset of sexual maturity. In general, despite the lack of sexual maturation, the results show higher growth in females relative to males for juveniles caught in the St. Lawrence Estuary.

Rearing Greenland halibut in captivity is challenging, which has limited the number of studies in controlled conditions for this species. Nevertheless, the growth pattern is well known in nature, especially in the EGSL. We showed that juvenile growth remained constant over the seasons in both sexes, which is in accordance with results obtained from field data (Ait Youcef *et al.*, 2015). This study highlights differences in growth between female and male juveniles that have never been shown for this species.

Considering the histological and physiological data, it was clear that all fish remained at the juvenile stage throughout the experiment. Some significant seasonal variations in 17β -estradiol concentration occurred in females, but concentrations remained very low ($5\text{--}276\text{ pg mL}^{-1}$), considering, for example, that the 17β -estradiol plasma concentration in Atlantic halibut (*H. hippoglossus*) may exceed 20 ng mL^{-1} during the spawning season (Methven *et al.*, 1992). Testosterone concentrations remained undetectable in both sexes throughout the experiment. In males, concentrations of 11-ketotestosterone remained below 1789 pg mL^{-1} , which is far lower than concentrations reported during milt formation in other species. For example, 11-ketotestosterone concentration exceeded 2 ng mL^{-1} and peaked at up to $16\text{--}18\text{ ng mL}^{-1}$ during the reproductive season in Atlantic halibut (Methven *et al.*, 1992; Norberg *et al.*, 2001). The histological analysis confirmed the hormonal results, with no advanced differentiated germ cells in the testes or ovaries. At the end of the experiment, females measured $35.7 \pm 1.8\text{ cm}$ and males $32.6 \pm 2.7\text{ cm}$. Only 6.1% of females exceeded 44 cm and 21.7% of males were above 35 cm, which are respectively the size at which 50% of fish should have reached sexual maturity (DFO, 2018).

Contrary to females, males needed more time to reach their maximal values of Fulton's condition index throughout the experiment. Fulton's condition index increases with size in juvenile Greenland halibut (DFO, 2018), reflecting their allometric growth. Male juveniles have a slower growth rate in length and mass, which corresponds to observations on male juveniles from other flatfish species such as turbot (*S. maximus*; Imsland *et al.*, 1997) and wild Southern flounder (*Paralichthys lethostigma*; Fitzhugh *et al.*, 1996).

Relative energy storage was also similar between juveniles of both sexes. Males had a slightly higher liver protein content than females, but the total hepatic energy content was similar in both sexes. Liver energy content was correlated with lipid storage in both sexes. In this experiment, juveniles reached a maximum plateau in both liver lipids and energy content after five months. Since they were fed to satiation, we can expect that our results are representative of well-fed juveniles in nature. In juveniles, the liver represents on average only 1.3% of the total body weight (Ait Youcef, 2013) and is considered to have only a limited contribution to energy storage; this has been observed in other flatfish species (Dawson and Grimm, 1980; Maddock and Burton, 1994). Indeed, in Greenland halibut, most of the energy is stored in muscle tissue (197 kJ in muscle vs 13 kJ in liver in a 25 cm juvenile: Ait Youcef, 2013). The evolution of muscle energy content was quite different than in liver: the rise was slower, constant, and almost linear. Because of the high proportion of muscle lipids, Greenland halibut is considered as a fatty fish species (Karl *et al.*, 2018). These authors showed that muscle water percentage was negatively correlated with lipid content, which would confirm that lipids—as in other flatfish species (*P. platessa*, Dawson and Grimm, 1980; *Pseudopleuronectes americanus*, Maddock and Burton, 1994)—represent the main energy storage in juvenile Greenland halibut. Even though the relative energy level in muscle is lower than in liver, muscle tissue represents the largest part of the body (Ait Youcef, 2013). Such a continuous increase in energy storage was expected before the onset of sexual maturation. Thus, even though feeding conditions seemed to have stimulated constant juvenile growth, it does not seem to have induced early sexual maturation, which has been observed in aquaculture conditions for *S. maximus* (Imsland *et al.*, 1997).

SSD observed in commercial catches in the EGSL has been associated with differences in the size-at-maturity, with male juveniles becoming adults at smaller sizes than female juveniles (DFO, 2018). In American plaice (*Hippoglossoides platessoides*), somatic growth decreases once sexual maturity is reached (Roff, 1983). Consequently, a larger proportion of Greenland halibut females reach the commercial size of 44 cm (DFO, 2018). In the Northwest Atlantic (Bowering, 1983; Dwyer *et al.*, 2016), the North Atlantic (Bowering and Nedreaas, 2001), and the Arctic (Albert, 2003, 2016), field studies did not report on growth differences between female and male juveniles, but divergences between growth patterns among adults have been shown. The value of working in an experimental environment is that one can test the influence of a single factor—here the sex—on juvenile growth. In the field, many other factors may interact (i.e., oxygen, temperature, foraging activity and predation, available prey). However, one cannot identify which factor or combination of factors may explain why similar results have not been observed in the wild. In the EGSL, our results may indicate divergences occurring at the juvenile stage, and juvenile growth then could be partly responsible for SSD observed in adults. According to the work of Roff (1983) on *H. platessoides*, size-at-maturity differs between males and females because of the relative energy investment in gonad development. Furthermore, he specified that the decrease in growth rate of males at the onset of sexual maturation is not only due to their investment into the germinal growth but also to a strategy of minimal foraging to avoid predation risk and so mortality. Imsland *et al.* (1997) discussed an energy-saving mechanism in *S. maximus* males related to a slow-growing strategy. Contrary to the males, females would need to have a high rate of foraging to increase their fitness within the complex equilibrium among risks of predation, fecundity, and offspring survival.

Could differences in food intake or food conversion efficiency explain the differences observed between male and female juveniles? In sea bass (*Dicentrarchus labrax*, Saillant *et al.*, 2001) and turbot (*S. maximus*, Imsland *et al.*, 1997), differences in juvenile growth between sexes were thought to be partly associated with food intake. In adult dab (*Limanda limanda*), Lozán (1992) showed that females consumed 73% more food than similar-sized males. Each fish was fed individually in our experiment, thus we assumed that they all fed to satiety. Food intake could not be measured per individual, so inferences on sex effect cannot be drawn. Nevertheless, establishment of a size-dependent hierarchy is common in flatfish juveniles under experimental conditions (*H. hippoglossus*, Jonassen *et al.*, 1999; *S. maximus*, Imsland *et al.*, 1996, 1997, 1998; Fairchild and Howell, 2001), and the resulting behaviours may influence the growth of juvenile fish in various ways. Although there was no competition for food in the present study, aggressive behaviours were observed. Size heterogeneity seems to increase aggressive behaviours in juvenile fish (Sakakura and Tsukamoto, 1998; Fairchild and Howell, 2001). Over the course of the experiment, heterogeneity in mass and length decreased in females compared to males, and most of the large fish were females. They may then have been increasingly dominant over time, as suggested by a study on hierarchy and growth in cultured Senegalese sole (*S. senegalensis*; Sánchez *et al.*, 2010). Cortisol measurements revealed higher plasma concentrations in males. Considering the hypothesis that females displayed dominance behaviour, the higher plasma cortisol concentrations in males could be due to a higher stress level in subordinate fish (Peters *et al.*, 1988; Sloman *et al.*, 2001; Øverli *et al.*, 2004). Higher cortisol concentrations may also indicate a greater sensitivity to sampling manipulations in males. The significant differences in cortisol levels between the first two sampling dates of the experiment were skewed because no male was sampled in December 2016.

In the EGSL, the sex ratio imbalance in commercial catches has been associated with differences in size at maturity and divergent growth patterns following sexual maturation (DFO, 2018). Similar high SSD was reported for this species in the Arctic (Albert, 2003), in the Northwest Atlantic (Bowering, 1983; Dwyer *et al.*, 2016), and in the North Atlantic (Bowering and Nedreaas, 2001). Our study shows that high SSD could be due to divergences

in growth patterns that start from the juvenile stage and that are not influenced by sexual steroids, which remain at very low or undetectable levels. However, this does not mean that precursors or regulators of sexual steroid production could not be involved in regulating production or the response to growth hormone and insulin-growth factor. Juvenile males experience slower growth than females, and this difference is accentuated at the onset of sexual maturation. The slower growth strategy in males may explain why only a small proportion of males reach the commercial size of 44 cm in contrast to females, whose strategy is to grow rapidly.

1.8 CONCLUSION

Greenland halibut males grew more slowly than females prior to sexual maturation. Energy storage in males was similar to that of females in terms of composition but lower relative to their respective body sizes. Social interaction, food intake, and stress could be partly responsible for the differences observed in this study. These pre-maturation divergences could participate in or accentuate the SSD observed in nature among adults. Growth potential and sexual dimorphism are important features to consider in fisheries resource management.

1.9 FUNDINGS

This project was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC Strategic grant No. STPGP/ 478827-2015 to L. Bernatchez, C. Audet, R. Tremblay, P. Sirois, Y. Lambert, M.J. Morgan, and K. Praebel) and Fisheries and Oceans Canada (DFO).

1.10 ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful to J. Gagnon, S. St-Pierre, F. Tremblay, and Y. Gagnon for help with experiments and assistance in caring for fish, and to R. Gagné for her invaluable help in the laboratory and during samplings.

CHAPITRE 2
CROISSANCE DES JUVÉNILES DE FLÉTAN DU GROENLAND
(*REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES*) DANS LE CONTEXTE DE
RÉCHAUFFEMENT DE LA TEMPÉRATURE DANS L'ESTUAIRE ET LE
GOLFE DU SAINT-LAURENT

2.1 RÉSUMÉ

Dans un contexte de changement climatique, la compréhension de l'influence de la température sur la croissance des espèces de poissons est importante pour la gestion des pêches. L'effet de l'augmentation de la température sur la croissance des juvéniles de flétans du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*), une espèce d'eau froide circumpolaire, a été étudié sur des juvéniles qui avaient été capturés dans la nature et gardés en captivité. Le taux de mortalité a augmenté avec une température plus élevée, passant de 4,5% à 4,0°C à 15,2% à 7,5°C. La croissance relative (normalisée en degrés-jours) était plus faible à 7,5°C qu'aux deux autres températures testées. L'efficacité de conversion des aliments, la teneur en énergie musculaire et l'indice de condition de Fulton n'étaient pas influencés par la température, mais l'apport alimentaire a augmenté significativement au fil du temps à 5,5°C. Aucune différence nette dans les trajectoires de croissance entre les sexes n'a été mise en évidence. Dans l'ensemble, les résultats suggèrent que les conditions optimales de température pour la croissance ont été dépassées à 7,5°C et que toute nouvelle augmentation de la température diminuerait considérablement la survie et entraverait la croissance des juvéniles. Avec les tendances actuelles de réchauffement des eaux profondes dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent, le recrutement et la pêche commerciale du flétan du Groenland pourraient être compromis dans un avenir proche.

Ce second article, intitulé « Juvenile Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) growth in the context of rising temperature in the Estuary and Gulf of St. Lawrence », fut corédigé par moi-même ainsi que par les professeurs Céline Audet et Yvan Lambert. Cet article a été soumis le 06 mars 2020 dans la revue Fisheries Research et est encore en révision. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la collection des individus et des données, la recherche sur l'état de l'art, le développement de la méthode, la réalisation des analyses et des manipulations, l'analyse et l'interprétation des résultats et la rédaction de l'article. Yvan Lambert, second auteur et co-directeur de recherche, et Céline Audet, directrice de recherche ont fourni l'idée originale, aidé à la réalisation des analyses statistiques, à l'interprétation des données, à la mise en place du protocole expérimental et aux analyses de laboratoire ainsi qu'à la révision de l'article.

Une version abrégée de cet article a été présentée à différentes conférences et réunions annuelles : en novembre 2017, en anglais, au congrès International Flatfish Symposia (IFS) à St. Malo (France) « *Influence of temperature and sex on the growth of juvenile Greenland halibut* » L. Ghinter, Y. Lambert et C. Audet ; et en français, également en novembre 2017, lors de la réunion annuelle de Ressources Aquatiques Québec, à Québec (Canada) « *Influence de la température et du sexe sur la croissance des juvéniles de flétan du Groënland* » L. Ghinter, Y. Lambert et C. Audet ; en mars 2018, lors de l'évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST), à Mont-Joli (Institut Maurice-Lamontagne, Canada) « *Influence de la température et du sexe sur la croissance des juvéniles de flétan du Groënland* » L. Ghinter, Y. Lambert et C. Audet ; et enfin, en février 2018 lors du colloque annuel de vulgarisation scientifique organisé par le Regroupement Étudiant de Vulgarisation Scientifique (REVUS), à l'Université du Québec à Rimouski (Canada) « *La température influence-t-elle la croissance du flétan du Groenland ?* » L. Ghinter, Y. Lambert et C. Audet.

2.2 JUVENILE GREENLAND HALIBUT (*REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES*) GROWTH IN THE CONTEXT OF RISING TEMPERATURE IN THE ESTUARY AND GULF OF ST-LAWRENCE

Léopold Ghinter^a, Yvan Lambert^b, Céline Audet^a

^a Institut des sciences de la mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski, 310 allée des Ursulines, Rimouski, QC G5L 3A1, Canada

^b Institut Maurice Lamontagne, Pêches et Océans Canada, 850 route de la Mer, C.P. 1000, Mont-Joli, QC G5H 3Z4, Canada

2.3 ABSTRACT

In a context of climate change, understanding the influence of temperature on fish species growth is important for the management of fisheries. The effect of increasing temperature on the growth of juvenile Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*), a cold-water species, circum-continental in the Arctic, was investigated on juveniles that had been captured in the wild and kept in captivity. Mortality rate increased with higher temperature, from 4.5% at 4.0°C to 15.2% at 7.5°C. Relative growth (normalized in degree-days) was lower at 7.5°C than at the two other temperatures tested. Food conversion efficiency, muscle energy content, and the Fulton condition index were not influenced by temperature, but food intake significantly increased over time at 5.5°C. No clear difference in growth trajectories between sexes was highlighted. Overall, the results suggest that optimal temperature conditions were exceeded at 7.5°C and that any further increase in temperature would significantly decrease survival and impair juvenile growth. With the current deep-water warming trends in the Estuary and Gulf of St. Lawrence, recruitment and commercial fishing of Greenland halibut may be impaired in the near future.

Keywords: Greenland halibut, Growth, Temperature, Juveniles, Fisheries, Mortality

2.4 INTRODUCTION

Among all factors influencing fish physiology, temperature is certainly one of the most important. In aquatic ectotherms, metabolic processes are closely linked to water temperature (Fry, 1971; Fonds *et al.*, 1992; Burel *et al.*, 1996). Thus, fish growth is temperature-dependent (*e.g.*, Brett and Groves, 1979; Jobling, 1993). A rise in temperature is usually accompanied by an increase in basal maintenance costs and an increase in the efficiency of metabolic processes (Xiaojun and Ruyung, 1992; Pörtner *et al.*, 2010; Horodysky *et al.*, 2015). It is generally observed that growth and temperature are positively correlated when temperatures are below an optimum that varies among species, but that any further increase beyond that optimum destabilizes metabolism and leads to a reduction in growth (Fonds *et al.*, 1995; Neuheimer *et al.*, 2011).

Interrelationships between temperature, metabolism, and growth are complex. When basal metabolic rate increases due to a rise in temperature, fish may compensate by consuming more food (Fonds *et al.*, 1992; Russel *et al.*, 1996), by adjusting their food conversion efficiency (Russel *et al.*, 1996; Imsland *et al.*, 2001; Van Ham *et al.*, 2003), and/or by modifying energy assimilation efficiency (Xiaojun and Ruyung, 1992; Russel *et al.*, 1996). In laboratory studies on flatfish, temperature and food availability have been identified as major factors influencing growth rate (*Pleuronectes platessa*, *Platichthys flesus*, Fonds *et al.*, 1992; *Paralichthys olivaceus*, Fonds *et al.*, 1995; *Scophthalmus maximus*, Van Ham *et al.*, 2003; *Cynoglossus semilaevis*, Fang *et al.*, 2010).

Fish are remarkably sensitive to temperature changes (Steffel *et al.*, 1976; Claireaux *et al.*, 1995), and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) has shown shifts in its distribution that are associated with changes in bottom water temperatures (Morgan *et al.*, 2013; Wheeland and Morgan, 2020). Over the last few decades, bottom water temperatures in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL) have been rising due to increased warm water pulses entering through Cabot Strait (Galbraith *et al.*, 2019). Bottom waters of the St. Lawrence Estuary, the main nursery of Greenland halibut in the EGSL (Ait Youcef *et al.*,

2013), have increased by nearly 1°C between 2010 and 2018, from 3.56 to 4.60°C at 200 m and from 4.73 to 5.63°C at 300 m. Since 2015, these changes have been particularly notable, with average temperatures above 4.5°C and 5.4°C at 200 m and 300 m, respectively, while the 1981–2010 averages were $3.87 \pm 0.36^\circ\text{C}$ and $4.97 \pm 0.23^\circ\text{C}$ (\pm SD), respectively (Galbraith *et al.*, 2019).

Greenland halibut is a species, circum-continental in the Arctic, that inhabits cold (-0.5 to 6°C ; Bowering and Nedreaas, 2000) and deep waters generally between 130 and 1 600 m and sometimes to 2 200 m (Scott and Scott, 1988; Boje and Hareide, 1993; Bowering and Power, 1995; Bowering and Nedreaas, 2000). In flatfish, juvenile growth is decisive for recruitment (*e.g.*, Van der Veer *et al.*, 1994, 2000, 2015). This is especially true for Greenland halibut, which is characterized by slow growth and a long juvenile period (Morgan *et al.*, 2003; Treble *et al.*, 2008; Albert, 2016). The EGSL population is one of the southernmost in the species' range, with bottom temperatures among the warmest where Greenland halibut is found. The growth rates of juveniles in the EGSL are the highest recorded for Greenland halibut (Ait Youcef *et al.*, 2015). Temperature and food abundance are the main factors explaining this characteristic (Bowering, 1983; Ait Youcef *et al.*, 2015). Based on the absence of a temperature effect on length increment between 1- and 2-year-old juveniles despite differences of 1.5°C among areas and periods studied, Ait Youcef *et al.* (2015) suggested that the optimal temperature range for juvenile growth may have been reached in the EGSL. In such a scenario, and in the current context of warming waters of the St. Lawrence, temperature conditions could become deleterious for juvenile growth and impair recruitment.

Greenland halibut is a species with high commercial value and is subjected to a sustained fishery across the North Atlantic (Victorero *et al.*, 2018). Changes in the structure of the population have already been observed, especially since 2015, with decreases in juvenile abundance and growth as well as a sharp decrease in the number of fish above the minimal catch size in 2017 and 2018 (Bourdages *et al.*, 2016; DFO, 2019). Along with the establishment of a minimum catch size of 44 cm since the mid-1990s, changes in growth due

to temperature changes could have a considerable impact on the biomass available for capture and therefore on the Greenland halibut fishery.

In the present study, we tested the effect of temperature on juvenile growth using juveniles captured in the wild and acclimated to controlled conditions. The temperature conditions tested were 4.0, 5.5, and 7.5°C, which would allow us to compare current field conditions as well as a temperature increase that is anticipated in the near future (Galbraith *et al.*, 2019). Our hypothesis is that the temperature conditions for optimal growth will be exceeded at 7.5°C.

2.5 MATERIAL AND METHODS

2.5.1 Capture, rearing conditions, and experimental design

Greenland halibut juveniles were caught in the St. Lawrence Estuary (48° 39' 11" N, 68° 28' 37"W) at the end of May in 2016 and 2017. Captures were made aboard the CCGS *Leim* with a Comando-type trawl (3" trawl bucket; 2" mesh size extension and pocket). The tows lasted 30 minutes and had a speed of 2–3 knots. In May 2016, depths varied between 175 and 275 m, with most captures at 235 m (n = 210; mass = 135.7 ± 52.8 g; length = 25.7 ± 3.2 cm); in May 2017, depths were between 162 and 333 m and most captures at 324 m (n = 243; mass = 175.5 ± 57.5 g; length = 28.4 ± 3.0 cm). Juveniles between 20 and 32 cm were selected. According to Ait Youcef *et al.* (2015) and Bourdages *et al.* (2016), these lengths should correspond to two-year-old juveniles. Fish were driven the 34 km from Rimouski to the Maurice-Lamontagne Institute (DFO; 48° 38' 25" N, 68° 9' 21" W) in insulated aerated tanks. Wild fish were acclimated to captivity conditions for two months at 5.0°C, which corresponds to the temperature at which juveniles were captured. During this period, fish were trained to feed in captivity and post-capture mortalities ended. The total post-capture mortality was 59% and 58% in 2016 and 2017, respectively.

Because of unbalanced sex ratios (higher numbers of females, 60%), the experiment was run on two consecutive years with new fish captured each spring. At the end of the

acclimation period (July), 10 juveniles were sacrificed at random for histological and physiological measurements. The rest of the individuals (200 in 2016 and 233 in 2017) were randomly placed in 850 L circular tanks (4 tanks per temperature, per year: total of 8 per experimental temperature conditions) where the temperature was gradually adjusted over 2–3 days ($-0.5^{\circ}\text{C d}^{-1}$) to obtain the three targeted temperatures (4.0°C [4.1 ± 0.3], 5.5°C [5.5 ± 0.3], or 7.5°C [7.5 ± 0.3]). Lengths and masses were similar among the three temperature treatments at the beginning of the experiments (Table 1). According to Ait Youcef *et al.* (2015), 4.0 and 5.5°C represent, respectively, the lowest and the highest part of the range characterizing the average bottom temperatures where Greenland halibut juveniles are usually captured during Fisheries and Oceans Canada (DFO) surveys in the EGSL. In the current context of deep-water warming in the EGSL, 7.5°C was chosen as the highest temperature. The average number of fish per tank was 18 and varied from 13 to 25 juveniles, for an average density of $2.1 \pm 0.7 \text{ kg m}^{-2}$ ($1.2\text{--}3.65 \text{ kg m}^{-2}$). Rearing tanks were supplied with natural seawater (10 L min^{-1} , salinity 27.2 ± 1.6) and oxygenated with bubblers (oxygen saturation $> 80\%$). Because juveniles are found in mesopelagic habitats (Ait Youcef *et al.*, 2013) with small measurable quantities of light (disphotic zone), low intensity ($30 \pm 17 \text{ lux}$) red light was provided that followed natural photoperiod variations at this latitude. Greenland halibut juveniles were fed individually to satiety twice a week with capelin (*Mallotus villosus*) and shrimp (*Pandalus borealis*); once a month, multivitamin-enriched additives (Vita-Zu Small Bird Tablet, no Vitamin A added # 5TLC, Mazuri®) that are essential for immune system development were added to the diet. The growth survey lasted for one year.

Table 1: Initial average length and mass of juveniles (average per tank; N = 8 for each temperature treatment). The results are expressed as mean \pm SD

Temperature	Initial conditions			One-way ANOVA			
	4.0°C	5.5°C	7.5°C	df	df(error)	F	P value
Length (cm)	27.1 ± 1.5	26.6 ± 1.6	27.1 ± 1.8	2	21	0.32	> 0.05
Mass (g)	156.6 ± 25.0	149.6 ± 19.6	155.5 ± 29.5	2	21	0.18	> 0.05

For the 2016–2017 experiment, final sampling data showed that the sex ratio was unbalanced in favour of females. The decision was then made to use the same protocol on juveniles in the 2017–2018 experiment to increase the number of males to be sampled. We used similar 0.6:0.4 female:male ratios for the two experiments and among the three temperatures tested. Total mortalities during these two experimental years was 10%.

Experimental methods complied with the regulations of the Canadian Council on Animal Care and were approved by the Maurice-Lamontagne Institute animal care committee.

2.5.2 Samplings

Growth rate was monitored three times during the year: July, December, and July of the following year. At each sampling time, all fish were anaesthetized with a solution of metomidate (Mattson and Ripley, 1989; metomidate hydrochloride, Aquacalm, 5 mg L⁻¹, Western Chemical Inc., Washington, USA), measured to the nearest 0.1 cm, and weighed to the nearest 0.1 g. We sacrificed 10 fish per treatment at each sampling date, but due to the unbalanced sex ratio encountered in 2016–2017 experiment, this number was raised to 20 in 2017–2018. Sacrificed fish were anaesthetized in a solution of MS 222 (tricaine methane sulfonate 0.18 g L⁻¹, Sigma-Aldrich, Co., Missouri, USA, for 5 min) between 12:00 and 17:00 to avoid possible biases associated with endocrine circadian rhythms. The individuals were then weighed and measured. Blood was sampled from the caudal artery using a 23-gauge needle and a 1 mL TB syringe (Becton Dickinson & Co, New Jersey, USA), both previously heparinized (ammonium heparin salt, Sigma-Aldrich, Co., Missouri, USA) in a heparin solution at 100 U mL⁻¹. Muscle and gonad samples were excised. Blood samples were centrifuged for 3 min at 4.6 G and plasma was frozen in liquid nitrogen and stored at –80°C. Gonads were fixed in Bouin's solution (Sigma Aldrich, Co., Missouri, USA) and muscle samples were immediately frozen in liquid nitrogen and stored at –80°C.

2.5.3 Morphological calculations

At three times during the year (July – beginning of the experiment; December; July – end of the experiment), all fish were weighed and measured. Data were reported as the average weight and length per tank, and tank is the statistical unit ($n = 8$ per treatment). To determine growth relative to sex, only data on sacrificed fish are available because the lack of sexual dimorphism prevented us from identifying sex in live juveniles. For these, n is the number of fish because fish that were sacrificed were sampled from different tanks during the same sampling time. Data are expressed in terms of degree-days to take into account the thermal units accumulated under the different temperature conditions (Neuheimer and Taggart, 2007).

Fish condition was estimated using the Fulton condition index (K):

$$K = (W / L^3) \times 100$$

with W being the total mass (g) and L the total length (cm) of fish. The use of the Fulton index was justified since we compared fish in the same size range.

2.5.4 Feeding calculations

Food intake (FI) and food conversion efficiency (FCE) were calculated for each experimental tank. At each feeding, food was weighed (g) and uneaten food was collected, weighed, and subtracted from the given food mass to estimate food ingested. The total amount of food ingested was divided by the number of fish present for each feeding event and tank to normalize data between tanks. The average FI per fish per day was then calculated for each sampling interval. FCE was calculated by dividing the mass increment (mass difference between two sampling dates) by FI per fish and expressed as a percentage.

2.5.5 Physiological and histological measurements

For physiological measurements, individuals were considered as the statistical unit. At 4.0 and 5.5°C in December 2016, no males were among the euthanized fish. Sexual maturity was determined based on histological observations and sex steroid measurements. Gonads were dehydrated in increasing concentrations of ethanol and embedded in metacrylate JB-4 solution according to the protocol suggested by the manufacturer (Sigma-Aldrich, Co., Missouri, USA). The embedded gonadal tissue was sectioned in 3 µm slices and stained with Lee's methylene blue-basic fuchsin solution. The stage of testis and ovarian development was determined for each individual according to Morrison (1990) and to Rideout *et al.* (2012), respectively. For each individual, one histological section on three different slides was used to discriminate the maturity stage. Sex steroid concentrations were determined using an RIA kit for testosterone and 17β-estradiol (¹²⁵I RIA Kit # 07-189102 and # 07-138102, respectively, MP Biomedicals, LLC, California, USA) and ELISA for 11-ketotestosterone (ELISA Kit # 582751, Cayman Chemical, Inc., Michigan, USA). Undetectable values were assigned the half-value of the smallest standard.

The water content of muscle (X) was determined after drying pieces of muscle for 48 h at 65°C and converted into total muscle energy content (Y, kJ g of wet tissue⁻¹) using the relationship established for Greenland halibut juveniles by Ait Youcef (2013):

$$Y = 61.7366 - 0.4568X$$

Plasma cortisol was measured with an RIA kit (¹²⁵I RIA Kit # 07-221106, MP Biomedicals, LLC, California, USA) and used as a primary stress indicator (Mazeaud *et al.*, 1977).

2.5.6 Statistical analysis

Normality and homogeneity of variances were verified by Kolmogorov-Smirnov and Levene tests, respectively. No transformation of data was needed to meet these criteria except

for steroid data (11-ketotestosterone, 17β -estradiol, and cortisol), which were log transformed prior to statistical analysis. For linear regressions, normalities were tested on residuals and residual variations were tested using ANOVAs.

Data were first analyzed including “year” as a fixed effect. Because both years showed similar results, data from experiments A and B were pooled. Length and mass data were regressed against degree-days and regression slopes were compared. Fulton condition index values were compared using one-way ANOVA (temperature) at each sampling date. Fulton condition index was regressed against length per temperature and slope coefficients were compared. FI and FCE were tested using repeated-measurements analysis of variance (ANOVAR; temperature \times period).

Physiological analyses were made on sacrificed fish. For the following analyses, individuals were considered as the statistical unit, and sex could be identified. Length and mass were regressed against degree-day units for both male and female juveniles. Effects of sex on the Fulton condition index were tested using one-way ANOVA at each sampling date. The effects of temperature, sampling time, and sex on muscle energy storage and plasma cortisol were analyzed using three-way ANOVAs excluding the first sampling date (July) because the sacrificed fish were finishing the acclimation period and had not yet begun treatment. The effects of temperature and sampling time on plasma concentrations of sexual steroid (11-ketotestosterone in males and 17β -estradiol in females) were analyzed using two-way ANOVAs, and the *a posteriori* Tukey test was used when significant factor effects were found for comparison of means ($\alpha = 0.05$). Since cortisol data were heteroscedastic, we used the Fisher LSD post-hoc test. Mortality was represented using the survival function of Kaplan and Meier (1958); the Chi-square test was performed to test the effect of temperature; and the Gehan Wilcoxon *a posteriori* test allowed us to identify the differences. Statistical analyses were performed with Statistica software (Statsoft v.6.1, Oklahoma, USA).

2.6 RESULTS

2.6.1 Survival, growth, and feeding

Survival of Greenland halibut juveniles varied according to the temperature treatment throughout the experiment ($\text{Chi}^2_2 = 10.62$, $P < 0.01$; Figure 15). Survival was lower at 7.5°C than at 4.0°C ($P < 0.05$), and intermediate at 5.5°C ($P > 0.05$). Among the mortalities, the sex-ratio (F:M) varied according to temperature. While it was 2:4 at 4.0°C and 7:4 at 5.5°C, many more females died at 7.5°C, with a ratio 16:3 (Figure 15).

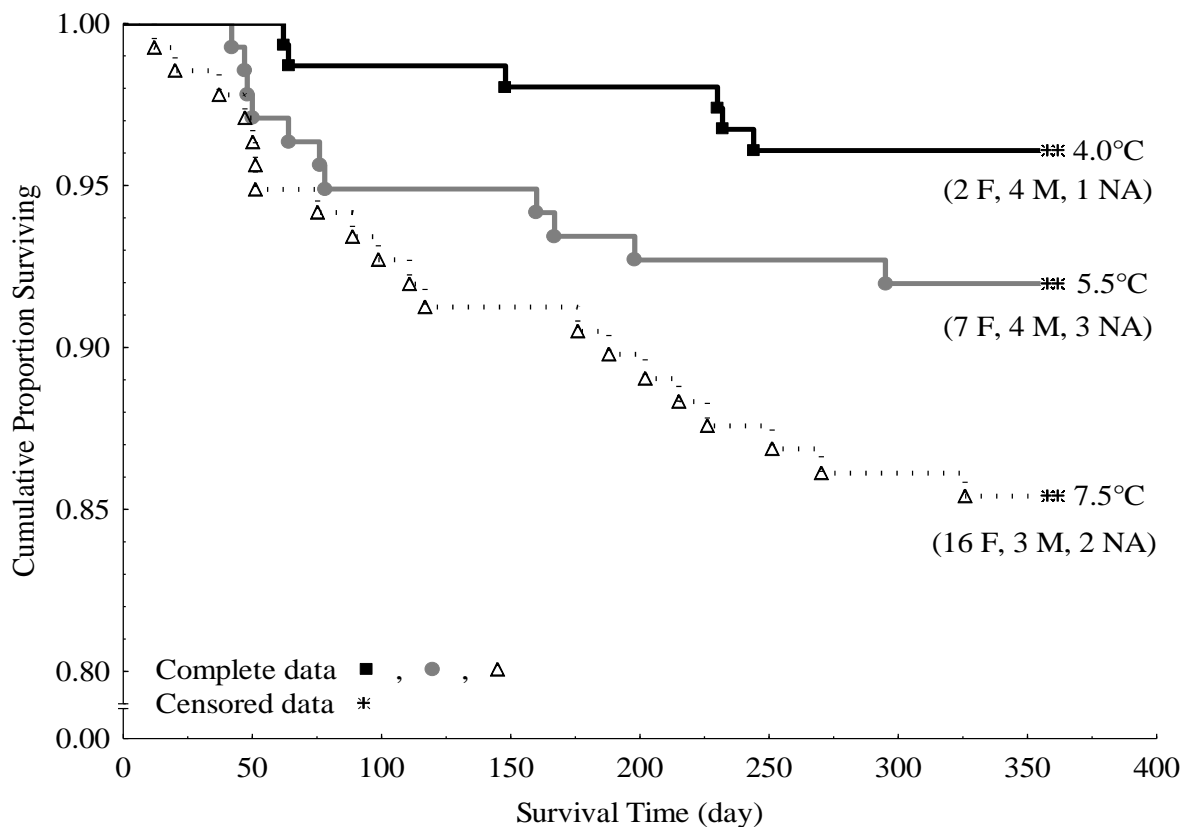


Figure 15: Cumulative proportion of survival (Kaplan-Meier analysis) in juvenile Greenland halibut reared at 4.0, 5.5, or 7.5°C for one year. The censored data, unlike the complete data, correspond to individuals who survived until the end of the experiment but who could have died due to temperature effect after the end of the experiment. Number of died females (F), males (M), and fish of undetermined sex (NA) are indicated in parentheses below the temperature. Each point represents one fish

Greenland halibut juveniles were similarly sized among the three temperatures on the initial sampling date (Table 1). While mass and length trajectories were similar at 4.0 and 5.5°C, they were significantly lower at 7.5°C than at 4.0 and 5.5°C (Table 2; Figure 16A, B).

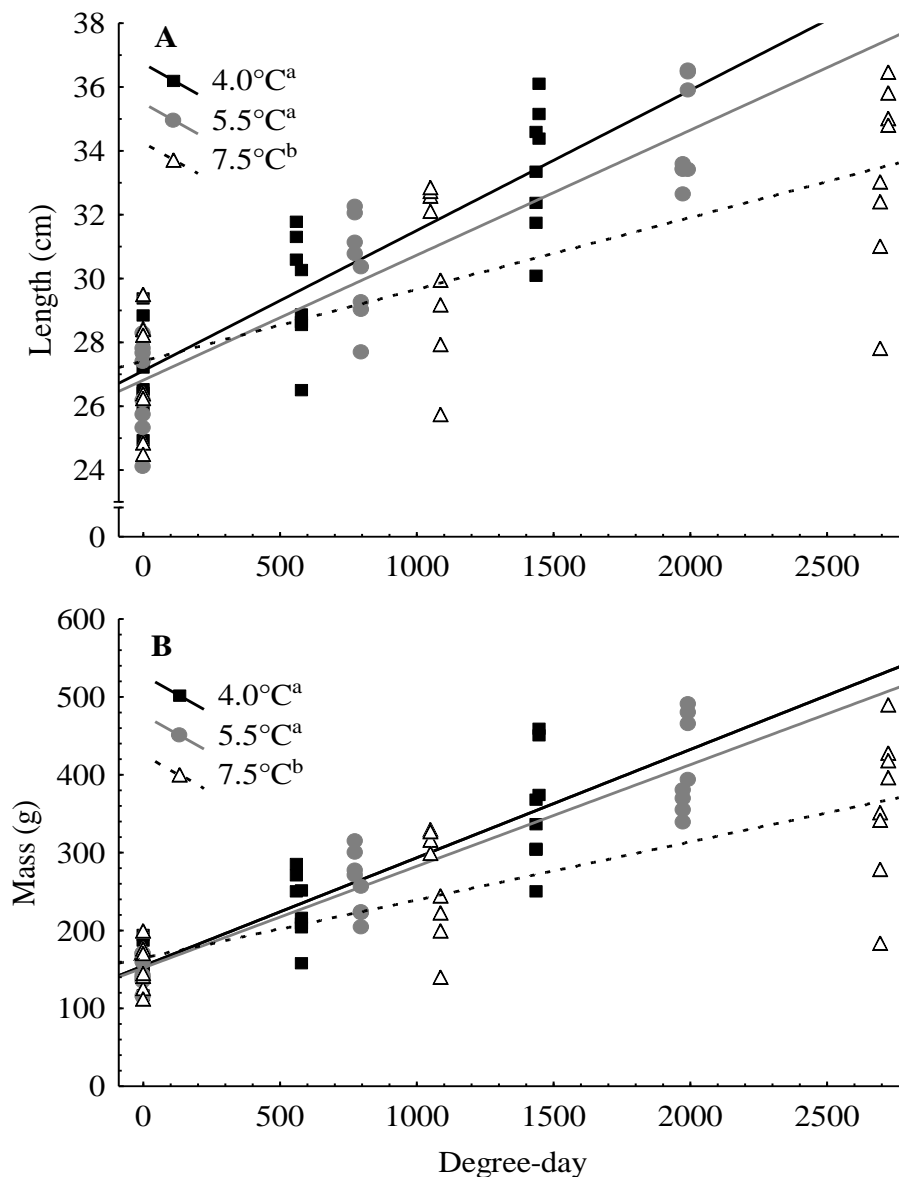


Figure 16: Length (A) and mass (B) plotted against degree-days in juvenile Greenland halibut reared at 4.0, 5.5, or 7.5°C for one year. Each point represents the average length or mass in one tank. Different superscript letters (a, b) indicate significant differences between slopes

Table 2: Summary of linear regression parameters for lengths and masses with degree-days (Figure 16). ** = $P \leq 0.01$; *** = $P \leq 0.001$. The results of the slope comparisons are indicated for each temperature. Different superscript letters (a, b) indicate significant differences

Length	Equation	R ²	df	df (error)	F	P value
4.0°C ^a	27.111 + 0.004x	0.72	1	22	55.7	***
5.5°C ^a	26.815 + 0.004x	0.82	1	22	103.0	***
7.5°C ^b	27.415 + 0.002x	0.53	1	22	24.7	***
	<i>Slope homogeneity</i>		2	66	6.1	**
Mass						
4.0°C ^a	154.549 + 0.139x	0.75	1	22	66.6	***
5.5°C ^a	152.082 + 0.130x	0.87	1	22	153.0	***
7.5°C ^b	164.704 + 0.075x	0.61	1	22	34.2	***
	<i>Slope homogeneity</i>		2	66	7.7	***

The Fulton index was not influenced by temperature (Table 3; slope comparison $F_{2,66} = 1.47$, $P > 0.05$, and covariance analysis $F_{2,68} = 1.20$, $P > 0.05$), but a clear size effect was identified, with the Fulton condition index increasing with fish size (linear regression: $R^2 = 0.72$, $F_{1,70} = 179.69$, $P < 0.001$; Figure 17). Food intake (FI) was significantly higher from December to July than during the first rearing period at 5.5°C, but this was not the case for fish at 4.0 or 7.5°C (Table 4; Temperature \times Period of sampling, $F_{2,21} = 5.19$, $P < 0.05$). Temperature had no effect on FCE (Temperature \times Period, $F_{2,21} = 1.13$, $P > 0.05$; Temperature, $F_{2,21} = 0.32$, $P > 0.05$), but it was significantly lower during the second rearing period ($26.0 \pm 2.6\%$ vs. $23.4 \pm 3.6\%$, respectively; Period of sampling, $F_{1,21} = 4.48$, $P < 0.05$).

Table 3: Average Fulton condition index of juveniles at each temperature and sampling date (average per tank; N = 8 for each temperature treatment and sampling date). The results are expressed as mean \pm SD

Temperature	Fulton condition index			One-way ANOVA			
	4.0°C	5.5°C	7.5°C	<i>Df</i>	<i>df(error)</i>	F	P value
July (begining)	0.75 \pm 0.02	0.75 \pm 0.03	0.75 \pm 0.01	2	21	0.08	> 0.05
December	0.85 \pm 0.03	0.87 \pm 0.02	0.86 \pm 0.04	2	21	0.67	> 0.05
July (end)	0.88 \pm 0.05	0.92 \pm 0.03	0.89 \pm 0.04	2	21	1.86	> 0.05

Table 4: Average food intake (g d^{-1}) per temperature and experimental period. The results are expressed as mean \pm SD. The tank is the statistical unit. Different superscript letters (a, b) indicate differences among the means (significant temperature \times period interaction, see the Results section)

Temperature	Period	
	July–Dec.	Dec.–July
4.0°C	2.07 \pm 0.57 ^a	2.85 \pm 1.14 ^{a,b}
5.5°C	2.84 \pm 0.71 ^a	3.83 \pm 1.28 ^b
7.5°C	2.85 \pm 1.07 ^{a,b}	2.55 \pm 1.02 ^{a,b}

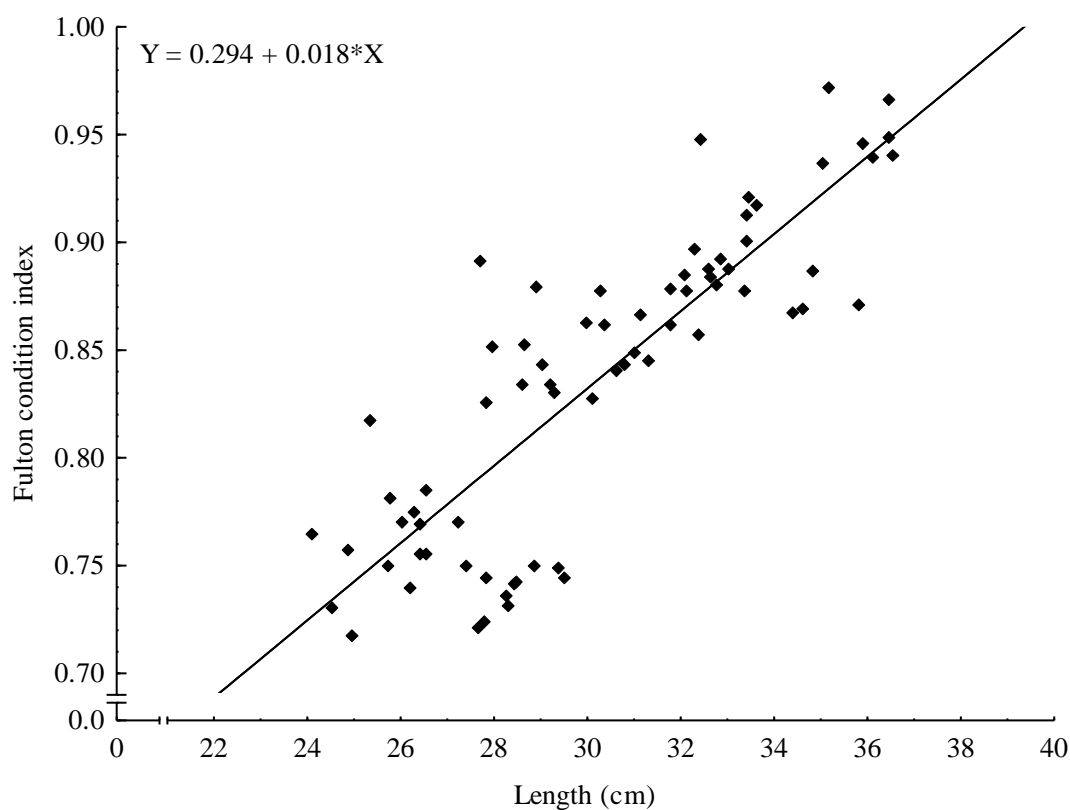


Figure 17: Linear regression of Fulton condition index as a function of juvenile Greenland halibut length. Individuals reared at 4.0, 5.5, or 7.5°C for one year were pooled in the analyse due to absence of temperature effect. Each point represents the average condition index in one tank. Linear regression: $R^2 = 0.72$; $F_{1,70} = 179.7$, $P < 0.001$

2.6.2 Physiological and histological measurements

The terminal samplings allowed us to identify the sex and then to study the two sexes separately. No sexual maturation was observed during the experiments. Mass and length of male and female juveniles were similar at the beginning of the experiment (Table 5). While length and mass did not differ over time between female and male juveniles at 4.0 and 7.5°C, length increased more rapidly at 5.5°C in females than in males but mass increases were similar (Table 6; Figure 18). At the beginning of the experiment, female and male juveniles showed similar condition indexes (Table 7) whereas female juveniles had a significantly higher Fulton condition index than male juveniles in December and after one year (Table 7).

Males were still sexually immature in December, a period of the year during which gonad ripening occurs in Greenland halibut. Gonad histology revealed that no males showed signs of gonad maturation at 4.0 or 5.5°C and only one male out of 15 sampled at 7.5°C in December was at the very beginning of the maturation process. Plasma testosterone remained undetectable during the whole experiment at the three rearing temperatures. However, temperature did not influence plasma 11-ketotestosterone concentration, which remained stable during the experiment despite the growth of males, with an overall mean of $79.16 \pm 127.85 \text{ pg mL}^{-1}$.

Table 5: Initial average length and mass of female and males juvenile Greenland halibut. The results are expressed as mean \pm SD

Sex	Initial conditions		One-way ANOVA			
	♀	♂	<i>df</i>	<i>df(error)</i>	F	<i>P</i> value
Length (cm)	25.3 \pm 3.4	27.7 \pm 3.00	1	18	2.80	> 0.05
Mass (g)	128.7 \pm 52.6	170.9 \pm 60.6	1	18	2.76	> 0.05

Table 6: Summary of linear regression parameters for lengths and masses with degree-days (Figure 18). * = $P \leq 0.05$; ** = $P \leq 0.01$; *** = $P \leq 0.001$

Length		Equation	R ²	df	df (error)	F	P value
A,1 (4.0°C)	♀	25.945 + 0.006x	0.48	1	43	38.9	***
	♂	27.715 + 0.004x	0.43	1	33	24.9	***
		<i>Slope homogeneity</i>		1	76	1.99	> 0.05
		<i>ANCOVA</i>		1	77	0.18	> 0.05
A,2 (5.5°C)	♀	26.564 + 0.005x	0.41	1	48	33.9	***
	♂	27.380 + 0.003x	0.31	1	38	17.2	***
		<i>Slope homogeneity</i>		1	86	3.9	*
		<i>ANCOVA</i>		1	87	0.2	> 0.05
A,3 (7.5°C)	♀	26.873 + 0.003x	0.45	1	43	35.5	***
	♂	28.318 + 0.002x	0.19	1	43	10.1	**
		<i>Slope homogeneity</i>		1	86	2.4	> 0.05
		<i>ANCOVA</i>		1	87	0.2	> 0.05
Mass							
B,1 (4.0°C)	♀	126.350 + 0.219x	0.44	1	43	33.3	***
	♂	165.871 + 0.132x	0.43	1	33	25.0	***
		<i>Slope homogeneity</i>		1	76	3.4	> 0.05
		<i>ANCOVA</i>		1	77	0.88	> 0.05
B,2 (5.5°C)	♀	152.180 + 0.162x	0.36	1	48	27.1	***
	♂	178.611 + 0.098x	0.35	1	38	20.1	***
		<i>Slope homogeneity</i>		1	86	2.7	> 0.05
		<i>ANCOVA</i>		1	87	2.2	> 0.05
B,3 (7.5°C)	♀	158.634 + 0.099x	0.41	1	43	29.9	***
	♂	186.915 + 0.064x	0.19	1	43	10.1	**
		<i>Slope homogeneity</i>		1	86	1.7	> 0.05
		<i>ANCOVA</i>		1	87	0.8	> 0.05

Table 7: Average Fulton condition index of juveniles at each sampling date. The results are expressed as mean \pm SD. ** = $P \leq 0.01$

Sex	Fulton condition index		One-way ANOVA			
	♀	♂	df	df(error)	F	P value
July (begining)	0.75 \pm 0.06	0.78 \pm 0.10	1	18	0.59	> 0.05
December	0.89 \pm 0.10	0.84 \pm 0.08	1	88	6.69	**
July (end)	0.95 \pm 0.11	0.88 \pm 0.13	1	108	7.70	**

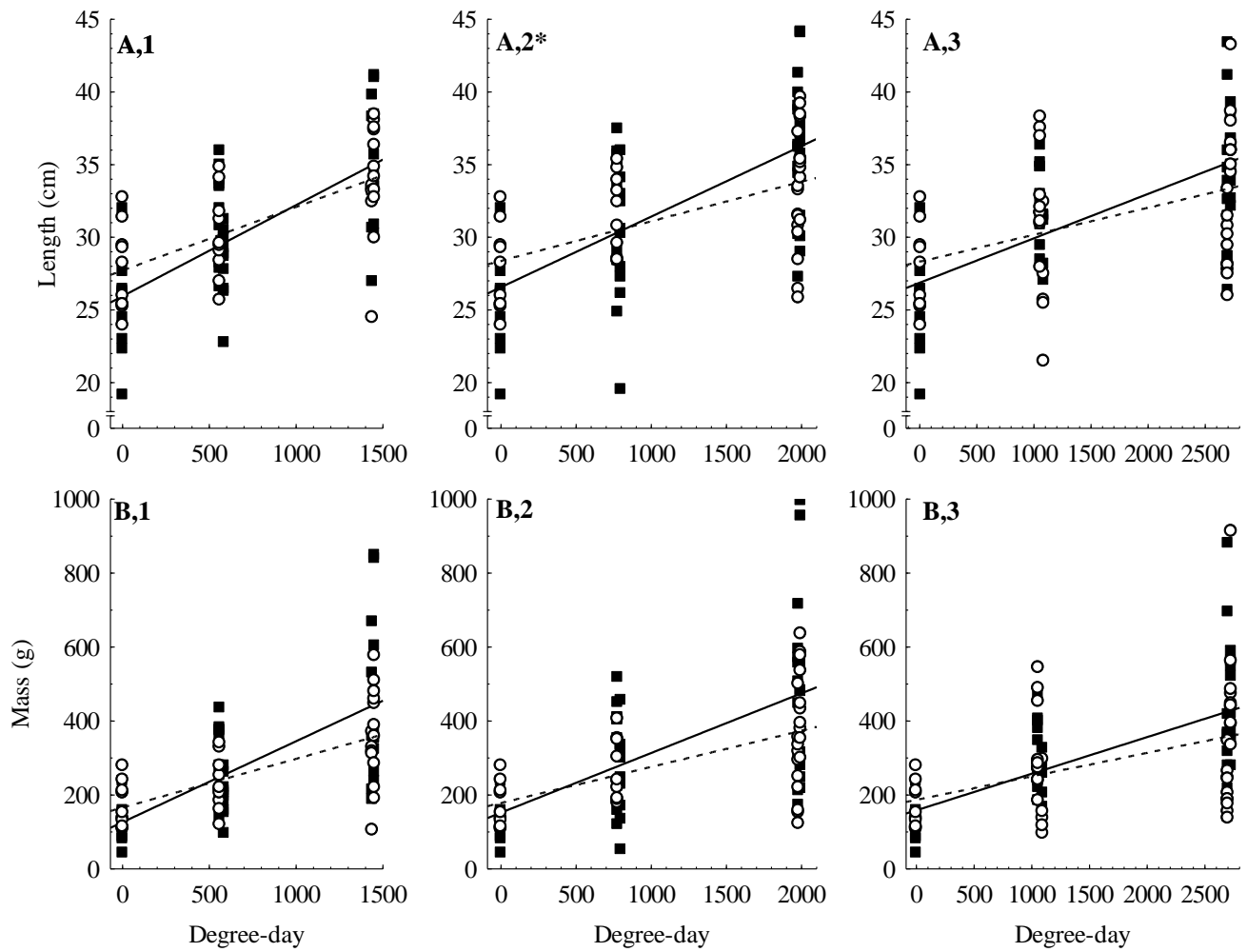


Figure 18: Length (A) and mass (B) plotted against degree-days for female (black line and squares) and male (white circle and dotted line) juvenile Greenland halibut reared at 4.0 (1), 5.5 (2), or 7.5°C (3) for one year. Each point represents one juvenile. * indicates a significant difference ($P \leq 0.05$) between slopes

All female gonads were still immature in December. Plasma testosterone also remained undetectable throughout the experimental period and for all temperature treatments. Plasma 17β -estradiol concentration was not influenced by temperature, but it was almost twice as high at the end of the experiment in July than in December (149.7 ± 115.4 pg mL^{-1} vs. 85.7 ± 41.5 pg mL^{-1}). Because there was no temperature effect on 17β -estradiol, females were pooled, and their plasma 17β -estradiol was regressed against their length (Figure 19). The increase in plasma 17β -estradiol throughout the experiment was clearly associated with the length of female juveniles during the experiment (Figure 19).

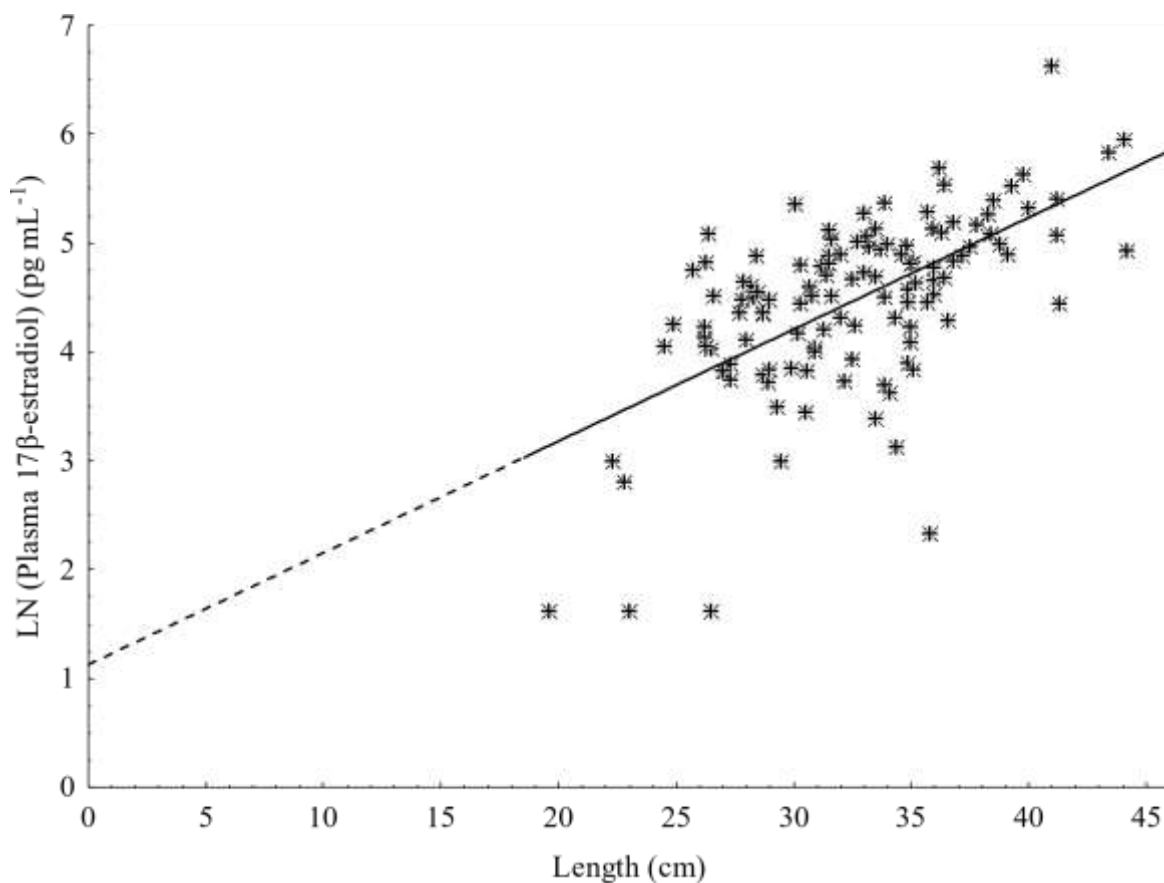


Figure 19: Linear regression of plasma 17β -estradiol as a function of female juvenile length ($1.132 + 0.103x$, $R^2 = 0.37$, $F_{1,117} = 67.7$, $P < 0.001$). Data for each temperature and each sampling date were pooled because there was no temperature effect or sampling date effect to test for the size effect. Statistical analysis was done on log-transformed data

Sex had no effect on the content of energy stored in muscle tissue or on plasma cortisol levels. A global increase in energy stored in muscle tissue was notable between the fish at the beginning of the experiment (4.23 ± 0.74 kJ g of wet muscle⁻¹) and those sampled on the other two sampling dates (December and July – end of experiment; 5.09 ± 0.93 kJ g of wet muscle⁻¹; Table 8). However, temperature conditions had no effect on this variable. Temperature had a slight effect on plasma cortisol, and juveniles kept at 5.5°C showed lower plasma cortisol concentrations (80.9 ± 135.7 ng mL⁻¹) than fish reared at 4.0 or 7.5°C (93.2 ± 122.6 ng mL⁻¹; Table 8).

Table 8: Summary of ANOVA analyses. The statistical unit is the individual. * = $P \leq 0.05$; *** = $P \leq 0.001$

	ANOVAs			
	<i>df</i>	<i>df(error)</i>	F	<i>P</i> value
Muscle energy				
Sampling date	1	188	0.29	> 0.05
Sex	1	188	0.13	> 0.05
Temperature	2	188	0.73	> 0.05
Sampling date × Sex	1	188	2.26	> 0.05
Sampling date × Temperature	2	188	0.28	> 0.05
Sex × Temperature	2	188	0.62	> 0.05
Sampling date × Sex × Temperature	2	188	0.46	> 0.05
Cortisol				
Sampling date	1	188	3.68	> 0.05
Sex	1	188	2.35	> 0.05
Temperature	2	188	3.33	*
Sampling date × Sex	1	188	0.57	> 0.05
Sampling date × Temperature	2	188	0.13	> 0.05
Sex × Temperature	2	188	0.22	> 0.05
Sampling date × Sex × Temperature	2	188	2.03	> 0.05
11-ketotestosterone (♂)				
Sampling date	1	84	0.31	> 0.05
Temperature	2	84	2.41	> 0.05
Sampling date × Temperature	2	84	1.54	> 0.05
17β-estradiol (♀)				
Sampling date	1	104	11.66	***
Temperature	2	104	0.66	> 0.05
Sampling date × Temperature	2	104	0.67	> 0.05

2.7 DISCUSSION

The main objective of this work was to investigate in experimental conditions the potential effect of current and anticipated temperatures in the EGSL on the growth of juvenile Greenland halibut. Bottom temperatures in the EGSL are rising, and this tendency will continue in the coming years considering temperatures measured in incoming waters and the renewal time of water masses in this system (Gilbert, 2004; Galbraith *et al.*, 2019). Our results show that increasing temperature could seriously impair juvenile growth and survival.

Mortality varied according to temperature: it was higher at 7.5°C (15.2%) than at 4.0°C (4.5%) and intermediate at 5.5°C (10.1%). In the wild, Sünksen *et al.* (2010) showed that the instantaneous mortality rate from 1 to 2 years old was positively correlated with temperature in juvenile Greenland halibut. In our study, many more females held at 7.5°C died compared to males (16:3), suggesting that females are more sensitive to elevated temperatures.

Despite a greater quantity of thermal energy received in degree-days at 7.5°C relative to 5.5°C and 4.0°C, juvenile Greenland halibut growth did not show the increase expected for ectotherms. This result suggests that optimal temperature conditions may have been exceeded at 7.5°C and that any further increase in observed temperatures in the EGSL would have a deleterious impact on metabolic processes and growth. Growth by thermal energy was similar at 4.0 and 5.5°C, and so we expected a difference in size at the end of the one-year experiment since fish reared at 5.5°C received more energy over time. At the end of the experiment, the difference in degree-days between the 4.0 and 5.5°C conditions was 540 degree-days. Greenland halibut is considered to be a slow-growing species, and it is possible that the experiment was not long enough to observe differences at the two lower temperatures. It is also possible that these two temperatures were within or close to the optimal temperature range for growth of Greenland halibut juveniles, so differences in growth would be hardly noticeable and may have plateaued. Indeed, in laboratory studies on *S. maximus* juveniles fed the same ration, such plateaux were observed between 17 and 20°C (Burel *et al.*, 1996) and 16 and 22°C (Van Ham *et al.*, 2003).

Except at 5.5°C, where females had a greater increase in length than males, our results differed from those obtained in a previous study (Ghinter *et al.*, 2019), where females grew faster than males at 4.0°C. It is possible that different durations of the experiments (ours was one year, theirs 18 months) could explain these differences.

Food supply is also a major factor affecting growth, since it is generally assumed that food is the “driving force” supplying the energy to invest in growth (Brett and Groves, 1979; Jobling, 1993). Food intake per fish is closely related to temperature (*P. platessa* and *Platichthys flesus*, Fonds *et al.*, 1992; *S. maximus*, Burel *et al.*, 1996; *Salmo salar*, Handeland *et al.*, 2008). However, the only significant food intake difference we observed was observed at 5.5°C, with an increase in feeding rate during the second part of the experiment. Interestingly, this increase in feeding rate did not result in higher growth rate. The FCE, which reflects the fraction of ingested food converted into growth in mass, is known to be influenced by temperature and fish size (*Hippoglossus hippoglossus*, Björnsson and Tryggvadóttir, 1996; *Gadus morhua*, Björnsson *et al.*, 2001; Imsland *et al.*, 2005; *S. maximus*, Van Ham *et al.*, 2003; *Salmo salar*, Handeland *et al.*, 2008). Here, it appears that only size is affected by FCE, with a global decrease between the two sampling periods. FCE was variable among tanks, especially during the second half of the experiment. A global decrease in FCE during juvenile growth is consistent with previous results obtained on flatfish (*S. maximus*, Van Ham *et al.*, 2003).

Muscle makes up about $37 \pm 4\%$ of the body mass in juvenile Greenland halibut < 40 cm (Y. Lambert, *pers. obs.*) and 42 to 51% in adults (calculated from Karl *et al.*, 2018), so it plays an important role in energy storage (Ait Youcef, 2013). Here, we only observed an overall increase in muscle energy content between the beginning and the end of the experiment. This rise reflects a positive effect of the experimental settings relative to the natural environment, and especially that of the *ad libitum* diet. From December until the end of the experiment, all juveniles reached a plateau after which neither temperature nor sex had any effect on muscle energy content. The food supply was thus adequate to meet all energy needs, including basic maintenance metabolism and other needs, even at 7.5°C, when basal

energy demands should have been higher. No individuals had to draw extra energy from their tissues. It is therefore possible that better food assimilation (conversion of food energy into net energy available for maintenance and growth) at higher temperatures occurred, as has been shown in other fish species (*Dicentrarchus labrax*, Hidalgo *et al.*, 1987; Russel *et al.*, 1996; *Silurus meridionalis*, Xiaojun and Ruyung, 1992).

Although long debated (see Bolger and Connolly, 1989; Lloret *et al.*, 2014), especially concerning application criteria, the Fulton condition index is a simple and widely used proxy reflecting the “well-being” of a fish, with the general idea that a heavier weight for a given length corresponds to better condition. The similar Fulton condition indices between all three temperatures support the idea that the food supply met all the juveniles’ energy needs. The increase in the Fulton condition index throughout the experiment is related to the increase in juvenile size. With allometric growth (the b-value of the weight–length relationship being different from 3; Lloret *et al.*, 2014), correlation between the condition factor and length is expected (Bolger and Connolly, 1989; Cone, 1989); this has already been demonstrated in juvenile Greenland halibut (Ait Youcef, 2013). Nevertheless, females showed higher Fulton indexes than males throughout the experiment. This is consistent with the results of Ghinter *et al.* (2019), where females, whose growth was greater, reached the maximum plateau faster than males at 4.0°C.

Plasma cortisol levels, a primary stress indicator (Mazeaud *et al.*, 1977), were significantly higher in juveniles kept at 4.0 and 7.5°C than at 5.5°C, although the difference remained small. In their study of salmonid fish (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*), Pickering and Pottinger (1989) measured responses to acute stress (handling or 1 h confinement) ranging from 40 to 200 ng mL⁻¹. Thus, in view of our results, it seems that fish held at 5.5°C were slightly less sensitive to manipulation than were those at the other two temperatures. Sensitivity to stress has been shown to vary according to sex in juvenile Greenland halibut (Ghinter *et al.*, 2019), but we found no effect of sex in our study.

Histological and hormonal analyses clearly showed that a rise in temperature did not promote sexual maturation at a smaller size in either males or females. Sexual steroids

remained at very low concentrations despite the presence of significant variations. There are no data about sexual steroid concentrations in adult Greenland halibut. In Atlantic halibut (*H. hippoglossus*), a species that also reproduces during winter, plasma 17β -oestradiol concentrations in females increased from less than $3\,000\text{ pg mL}^{-1}$ in summer to more than $20\,000\text{ pg mL}^{-1}$ during the reproductive period (Methven *et al.*, 1992), while it remained lower than 400 pg mL^{-1} in the fish we surveyed. We did observe a gradual rise that must be due to the progressive and increasing secretion of sex hormones along with the development of follicles, which takes place throughout the growth of juveniles (*Leucoraja ocellate*, Sulikowski *et al.*, 2005). Testosterone concentrations remained undetectable in both sexes, and in males, concentrations of 11-ketotestosterone did not exceed 900 pg mL^{-1} , which is far below the concentrations reported for Atlantic halibut during milt release ($> 2\,000\text{ pg mL}^{-1}$, with peaks up to $16\,000 - 18\,000\text{ pg mL}^{-1}$; Methven *et al.*, 1992; Norberg *et al.*, 2001). Gonad histology confirmed the absence of advanced differentiated germ cells in the testes and ovaries, and none of the juveniles studied reached the adult stage during the survey. At the end of the experiment—independent of the temperature conditions—only 4.0% of females exceeded 44 cm and 28.1% of males were above 35 cm, which are respectively the sizes at which 50% of fish should have reached sexual maturity in the EGSL (DFO, 2018).

Very few studies on Greenland halibut have been pursued under laboratory conditions, including experiments involving temperature conditions. However, the effect of temperature on juvenile growth has already been addressed in the wild in some studies analyzing oceanographic survey data. In the offshore waters West of Greenland, the mean lengths of the 1- and 2-year-old Greenland halibut were positively correlated with ambient temperature, which varied between 1.0 and 4.0°C (Sünksen *et al.*, 2010). These authors found an average increase in mean length of $1.6\text{ cm}^{\circ}\text{C}^{-1}$ for 1-year-old and $1.5\text{ cm}^{\circ}\text{C}^{-1}$ for 2-year-old juveniles. In the EGSL, in a narrower and higher range of temperatures among sites, surveys, and years (mean annual bottom temperatures 4.95 – 5.14°C), no correlation between juvenile growth and temperature was noted, possibly because of the very stable temperature conditions that prevail throughout the year (Ait Youcef *et al.*, 2015).

It is important to keep in mind that our study was done under stable experimental conditions, without food limitations or any other energy expenditures such as food foraging or predator avoidance. In nature, an increase in temperature also means a decrease in dissolved oxygen. In the St. Lawrence Estuary, these values are already very low and close to the critical threshold for this species (Dupont-Prinet *et al.*, 2013). Thus, with increasing bottom temperatures, dissolved oxygen levels could become dangerously low for the survival of juveniles. In the wild, Greenland halibut carry out extensive vertical migrations (Vollen and Albert, 2008; Albert *et al.*, 2011) to feed on epibenthic and bathypelagic prey (Bowering and Lilly, 1992; Dawe *et al.*, 1998; Solmundsson, 2007; Dennard *et al.*, 2009). This foraging activity, which is metabolically very demanding, could be altered by the modification of abiotic parameters generated by increased temperature. The consequences of increasing temperatures on growth, survival, and thus recruitment to the population would be much greater than those predicted in this experimental study, where dissolved oxygen was maintained above 80% saturation. Greenland halibut, especially the young stages, have been shown to change their distribution to maintain preferred thermal habitats, migrating deeper or shallower depending on temperature conditions (Morgan *et al.*, 2013; Wheeland and Morgan, 2020). Such migration possibilities would be very limited in the EGSL due to the geography and bathymetry of this region.

2.8 CONCLUSION

Overall, the results suggest that optimal temperature conditions were exceeded at 7.5°C and that any further increase in temperature would significantly decrease survival and impair juvenile growth. Although the temperature was higher, no increase in juvenile growth occurred at 7.5°C, as would be expected in ectotherms, so the optimal temperature range for growth might have been exceeded. The absence of significant variations in FI, FCE, and muscle energy reserves between temperatures suggest that food supply or/and assimilation efficiency in experimental conditions were sufficient to sustain growth and maintain condition at every temperature treatment.

These results are in accordance with the hypothesis of Ait Youcef *et al.* (2015), which stated that, within the EGSL, an optimal temperature of around 5.0°C would have been reached. It would also support hypotheses by Bowering (1983) and Ait Youcef *et al.* (2015), which stated that the higher growth rates recorded in the EGSL for this species would be partly due to ambient temperatures found in this region. However, the results of our study suggest that a further increase in bottom temperature could affect the commercial Greenland halibut fishery in the EGSL by decreasing fish growth and increasing natural mortality of juvenile fish.

2.9 FUNDING

This project was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC Strategic grant No. STPGP/ 478827-2015 to L. Bernatchez, C. Audet, R. Tremblay, P. Sirois, Y. Lambert, M.J. Morgan, and K. Praebel), and Fisheries and Oceans Canada (DFO).

2.10 ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful to J. Gagnon, S. St-Pierre, F. Tremblay, and Y. Gagnon for help with experiments and assistance in caring for fish, and to R. Gagné for her invaluable help in the laboratory and during samplings. They thank the research network Ressources Aquatiques Québec (Regroupement stratégique Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies) for its financial and scientific support to this project.

CHAPITRE 3

RELATIONS LONGUEUR-MASSE, INDICES DE CONDITION ET STATUT ÉNERGÉTIQUE DES JUVÉNILES DE FLÉTAN DU GROENLAND DANS L'ATLANTIQUE NORD-OUEST

3.1 RÉSUMÉ

Les indicateurs conventionnels utilisés dans les évaluations de stocks sont souvent trop imprécis pour prédire l'évolution de la biomasse d'une population. Comprendre les paramètres biologiques tels que les patrons de croissance, la condition et les réserves d'énergie est important pour une meilleure compréhension des contraintes environnementales qui s'exercent sur une population, en particulier dans le contexte actuel des changements climatiques. À l'aide de données biologiques recueillies de 2006 à 2009 lors d'un relevé de recherche au chalut de fond par Pêches et Océans Canada dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL) ainsi que des données de 2000 à 2018 dans l'Atlantique Nord-Ouest, nous avons validé l'utilisation de l'indice de condition Le Cren et évalué sa relation avec le statut énergétique des juvéniles (20–32cm) de flétan du Groenland. La condition des juvéniles s'est avérée fluctuer tout au long de l'année, avec une condition plus élevée en hiver et au printemps par rapport à l'été et à l'automne. Ces variations peuvent résulter de l'activité de prédation pélagique de cette espèce et de la disponibilité des proies. Les juvéniles capturés dans l'EGSL en 2016-2017 étaient plus gros, mais avaient un indice de condition inférieur à ceux capturés dans l'Atlantique Nord-Ouest. De plus, nous n'avons trouvé aucune indication d'une maturation sexuelle plus précoce dans l'EGSL qui pourrait expliquer les différences de sex-ratio observées dans les captures de ces deux zones.

Ce troisième article, intitulé « Length–mass relationships, condition indices and energy status of juvenile Greenland halibut in the Northwest Atlantic », fut corédigé par moi-même, les professeurs Céline Audet et Yvan Lambert ainsi que par les chercheurs Wahiba Ait Youcef et Joanne Morgan. Il sera soumis pour publication sous peu aux éditeurs de la revue *Transactions of American Fisheries Society*. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la collection des individus et des données, la recherche sur l'état de l'art, le développement de la méthode, la réalisation des analyses et des manipulations, l'analyse et l'interprétation des résultats et la rédaction de l'article. Chacun des auteurs a contribué à la collection des données, aux analyses statistiques, à l'interprétation des résultats, la bonification de la discussion ainsi qu'à la révision de l'article.

Une version abrégée de cet article a été présentée à différentes conférences et réunions annuelles : en avril 2019, lors de la journée de transfert flétan du Groenland, à Mont-Joli (Institut Maurice-Lamontagne, Canada) « *La croissance des juvéniles de flétan du Groenland et ses déterminismes dans l'estuaire et le Golfe du St. Laurent* » L. Ghinter, Y. Lambert et C. Audet ; et en français, en novembre 2019, lors de la réunion annuelle de Ressources Aquatiques Québec, à Rimouski (Canada) « *Développement d'indicateurs de la condition générale des juvéniles de flétan du Groenland dans l'Estuaire et Golfe du St. Laurent* » L. Ghinter, W. Ait Youcef, Y. Lambert, J. Morgan et C. Audet.

3.2 LENGTH–MASS RELATIONSHIPS, CONDITION INDICES AND ENERGY STATUS OF JUVENILE GREENLAND HALIBUT IN THE NORTHWEST ATLANTIC

Léopold Ghinter^a, Wahiba Ait Youcef^a, Yvan Lambert^b, M. Joanne Morgan^c, Céline Audet^a

^a Institut des sciences de la mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski, 310 allée des Ursulines, Rimouski, QC G5L 3A1, Canada

^b Institut Maurice Lamontagne, Pêches et Océans Canada, 850 route de la Mer, C.P. 1000, Mont-Joli, QC G5H 3Z4, Canada

^c Northwest Atlantic Fisheries Centre, Fisheries and Oceans Canada, PO Box 5667, St John's, NL, A1C 5X1, Canada

3.3 ABSTRACT

Conventional indicators used in stock assessments are often too imprecise to predict the changes of a population's biomass. Understanding biological parameters such as growth pattern, condition, and energy reserves is important for a better understanding of the environmental constraints that are exerted on a population, especially in the current context of climate change. Using biological data collected from 2006 to 2009 during bottom trawl research survey by Fisheries and Oceans Canada in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL) as well as data from 2000 to 2018 in the Northwest Atlantic, we validated the use of the Le Cren condition index and evaluated its relationship with energetic status in juvenile (20–32cm) Greenland halibut. Juvenile condition has been found to fluctuate throughout the year, with higher condition in winter and spring compared to summer and fall. Such variations may result from this species' pelagic predation activity and prey availability. Juveniles captured in the EGSL in 2016–2017 were larger but had a lower condition index than those captured in the Northwest Atlantic. In addition, we found no indication of earlier sexual maturation in the EGSL that could explain differences in sex-ratio observed in catches from these two areas.

Keywords: Greenland halibut, Juveniles, Growth, Condition index, Energetic status, Fisheries

3.4 INTRODUCTION

Developing simple and easy tools to evaluate wild fish condition is a recurrent goal in fisheries management (Ricker, 1975; Cone, 1989). Stock abundance, biomass, growth, mortality, maturity, and recruitment provide information that is needed to characterize the status of an exploited fish population (reviewed by Young *et al.*, 2006). Even though fish condition data can provide additional information that may help fisheries biologists in

population assessments and resource exploitation decisions (Lloret *et al.*, 2014), it is seldom used in stock assessment and management (Lloret *et al.*, 2014).

Energy reserves are essential to sustain growth, migration, reproduction, and other biological processes that ensure survival (Shulman and Love, 1999; Sogard and Olla, 2000; Lambert *et al.*, 2003). The general condition of a fish is an important descriptor of its health and is usually related to the level of energy reserves; it is based on the assumption that a healthy fish in good condition will have more energy reserves than individuals in poor condition (Lloret *et al.*, 2014). In many marine fish species, energy content is mostly stored as lipids, which represent the most efficient form of energy storage, i.e., 38 kJ per g of lipids compared to 24 kJ and 17 kJ per g for proteins and carbohydrates, respectively (Jobling, 1993). Depending on the species, lipids may be stored in the liver (Atlantic cod, *Gadus morhua*: Jobling *et al.*, 1991; dos Santos *et al.*, 1993; Lambert and Dutil, 1997a; red drum, *Sciaenops ocellatus*: Craig *et al.*, 2000; macrourid fishes: *Coryphaenoides armatus*, *C. yaquinae* and *C. acrolepis* Drazen, 2002; haddock, *Melanogrammus aeglefinus*: Nanton *et al.*, 2001; European hake, *Merluccius merluccius*: Lloret *et al.*, 2008), in adipose tissue (Atlantic salmon, *Salmo salar*: Zhou *et al.*, 1996), or in the liver and red muscle (tropical tunas, *Thunnus obesus*, *T. albacares* and *Kastuwonus pelamis*: Sardenne *et al.*, 2017). In flatfishes, the liver is relatively small and does not play a role in lipid storage. In plaice, *Pleuronectes platessa*, energy is stored in the carcass (Dawson and Grimm, 1980), while in winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, the main storage site is the hypodermal lipid layer under the lateral line (Maddock and Burton, 1994). In Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides*, energy is stored mainly as lipids and proteins in white muscle (Ait Youcef, 2013; Karl *et al.*, 2018).

When food energy is no longer sufficient to supply basal metabolic needs, energy is drawn from the tissue reserves in the body. When this occurs, lipids and proteins are replaced by water. In certain extreme cases, this can lead to high water content in tissues, a phenomenon called jellied condition, which has been observed in several flatfish species (broad flounder, *Paralichthys squamilentus*: Clark, 1958; American plaice, *Hippoglossoides*

platessoides: Templeman and Andrews, 1956; Haard, 1987; winter flounder, *Pleuronectes americanus*: Maddock and Burton, 1994).

Tissue energy content can be measured directly or estimated indirectly and relatively reliably by simple proxies such as tissue water content (Love, 1970), Fulton condition index (K, Ricker, 1975), Le Cren index (Kn, Le Cren, 1951), the hepato-somatic index (HSI), and relative weight (Wr, Wege and Anderson, 1978). These indices are useful indicators of the physiological status of fish and may also indirectly provide information on environmental quality (Lloret and Planes, 2003; Levi *et al.*, 2005; Lloret *et al.*, 2005, 2007; Shulman *et al.*, 2005; Amara *et al.*, 2007, 2009). Indeed, it may be possible to use these indices to better understand the ecological constraints of an environment, such as prey availability (Nile perch, *Lates niloticus*; Ogutu-Ohwayo, 1999; Atlantic cod; Yaragina and Marshall, 2000; herring, *Clupea harengus*, and sprat, *Sprattus sprattus*: Casini *et al.*, 2006), the presence of parasites (Arctic cod, *Boreogadus saida*: Khan *et al.*, 1997), or alterations in abiotic parameters such as dissolved oxygen, salinity, temperature, or pollution (redbreast sunfish, *Lepomis auratus*: Adams *et al.*, 1989; Atlantic cod; Rätz and Lloret, 2003; eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki*: Edwards *et al.*, 2006; herring and sprat: Casini *et al.*, 2006; common sole, *Solea solea*: Amara *et al.*, 2007; Gilliers *et al.*, 2012; european flounder, *Platichthys flesus*: Amara *et al.*, 2009).

In fishery science, numerous authors have used these indicators to test spatial and temporal variations in the condition, energy balance, and physiological status of exploited populations in different contexts: global comparisons between different stocks (Rätz and Lloret, 2003; Román *et al.*, 2007), more localized population comparisons (Hidalgo *et al.*, 2008; Tomiyama and Kurita, 2011), temporal variations including seasonal changes (or changes during the annual cycle, Lloret *et al.*, 2014) (Dawson and Grimm, 1980; Lambert and Dutil, 1997a, 1997b; Mello and Rose, 2005; Tomiyama and Kurita, 2011), and interannual and long-term studies (Lambert and Dutil, 1997b; Román *et al.*, 2007; Pardoe *et al.*, 2008). Such investigations could be useful to detect possible alterations in the biological parameters of a population and help with decision making for fisheries management and

conservation (Murphy *et al.*, 1991; Lambert and Dutil, 1997a, 1997b; Rätz and Lloret, 2003; Mello and Rose, 2005). Despite the economic importance of Greenland halibut fisheries (Victorero *et al.*, 2018), such tools have not yet been validated for this species.

Greenland halibut is a species, circum-continental in the Arctic, that inhabits cold (−0.5 to 6°C; Bowering and Nedreaas, 2000) and deep waters (generally 130–1 600 m and sometimes up to 2 200 m; Scott and Scott, 1988; Boje and Hareide, 1993; Bowering and Power, 1995; Bowering and Nedreaas, 2000). At the southern edge of its North Atlantic distribution, it is found in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL), and especially in the deep Laurentian, Anticosti, and Esquiman channels (from 130 to 500 m). Considered as a separate management unit (Arthur and Albert, 1993), the EGSL population has been actively fished for more than 30 years (DFO, 2019).

Despite hypoxic conditions in nursery habitats (Gilbert *et al.*, 2007; Ait Youcef *et al.*, 2013), and the negative impacts of hypoxia on Greenland halibut metabolism (Dupont-Prinet *et al.*, 2013; Pillet *et al.*, 2016), the EGSL population is characterized by a constant juvenile growth rate throughout the year that is the highest recorded for this species (Ait Youcef *et al.*, 2015). Permanent access to abundant food and temperatures close to the optimal growth temperature may explain this high growth rate (Ait Youcef *et al.*, 2015; Ghinter *et al.*, 2020). However, in the current context of climate change, bottom water temperatures in the EGSL are rising (Galbraith *et al.*, 2019), and dissolved oxygen, which is already close to the tolerance limit of juveniles, could become critical (Dupont-Prinet *et al.*, 2013; Pillet *et al.*, 2016).

The isolated character of the EGSL population relative to the Northwest Atlantic population is still debated. While many studies based on genetic, meristic, and parasitic criteria support the presence of two distinct populations (Templeman, 1970; Fairbairn, 1981; Khan *et al.*, 1982; Misra and Bowering, 1984; Arthur and Albert, 1993; Vis *et al.*, 1997), other studies have revealed strong interrelationships between the different geographic areas (Pomilla *et al.*, 2008; Roy *et al.*, 2014). A recent study showed genetic differences between the EGSL and the Northwest Atlantic population but also the presence of high gene flow that

could vary from year to year and contribute to the strong relationship between the two stocks (Carrier *et al.*, 2020).

The two stocks are currently managed separately, and the populations diverge in their life history traits and biological parameters. Juvenile growth rate in the EGSL (length increase of 8–12 cm between ages 1 and 2) is relatively higher than in the Northwest Atlantic (6–8 cm; see Ait Youcef *et al.*, 2015). In addition, the size at maturity in the EGSL is smaller than that estimated in the Northwest Atlantic, thus the slowdown that occurs when reaching sexual maturity occurs earlier in EGSL individuals. The individuals of these two regions therefore differ according to their size at age, and despite issues with current maturity staging (Nielsen and Boje, 1995; Albert *et al.*, 2001a; Gundersen, 2003; Morgan *et al.*, 2003; Kennedy *et al.*, 2011), the two populations appear to have very different size/age at 50% maturity (L_{50}/A_{50}). In the last decades, the L_{50} of Greenland halibut in the EGSL was around 36 cm for males and 46 cm for females (DFO, 2019). In addition, according to growth models, males and females reach the commercial size of 44 cm at 6 and 7 years old, respectively (DFO, 2019). In the Northwest Atlantic, the L_{50} of females was found to vary from 60–88 cm (depending on the region and year) which approximately corresponds to 8- to 12-year-old individuals (Morgan and Bowering, 1997). Thus, life history traits diverge between these two management units, causing differences in their biological parameters and catch characteristics. In the last two decades, the average size of EGSL catches was 47.2 cm (DFO, 2019). Most catches are composed of adult females, a few immature females, and mature males (about 80% of catches have consisted of females since 1996 (DFO, 2019)). In the Northwest Atlantic, catches are mainly composed of individuals between 5- and 9-year-old (Regular *et al.*, 2017), which corresponds to fish from 35–37 cm to 57–59 cm, respectively (Healey, 2013). Catches are therefore mainly comprised of juveniles. Such differences in population structure combined with different fishing pressures are likely to impact the condition of individuals, as well as the recruitment and productivity of stocks.

In this context, three objectives were pursued in this study: 1) to validate the use of condition indices, hepatosomatic index, and water content to estimate the quantity of energy

reserves stored in tissues of Greenland halibut juveniles 2) to test for the presence or the absence of seasonal effects on juvenile condition; and 3) to compare the condition of juveniles captured in the Estuary and Gulf of St.-Lawrence and the East coast of Labrador using energy reserves and condition indices.

3.5 MATERIAL AND METHODS

3.5.1 Capture and sampling design

i) Biological data from the EGSL, 2006–2009

Biological data on Greenland halibut juveniles (20–32 cm) were obtained from the annual multidisciplinary bottom trawl research survey conducted in the EGSL (NAFO Division 4RST; summer) by Fisheries and Oceans Canada (DFO) and from annual smaller scale bottom-trawl surveys conducted in the spring (April–May) and fall (October) in the St. Lawrence estuary (Figure 20). For our study, data from 2006 to 2009 were used because complete seasonal sets were available. Detailed information about these surveys are provided in Ait Youcef *et al.* (2013). Individual fish fork length (± 0.1 cm) and weight (± 0.1 g) were recorded for every fish captured. Within the EGSL, fish belonging to this length range, correspond to two-year-old fish (Ait Youcef *et al.*, 2015; Bourdages *et al.*, 2016).

In 2009, muscle and liver tissues were sampled on juveniles captured during spring ($n = 65$, 19.9 – 31.9 cm) and summer ($n = 39$, 24.5 – 30.0 cm). Whole liver were weighed (± 0.1 g, wet mass) and tissue samples were frozen on board at -20°C for later determination of water and energy contents. All muscle samples were excised below the first dorsal fin and above lateral line.

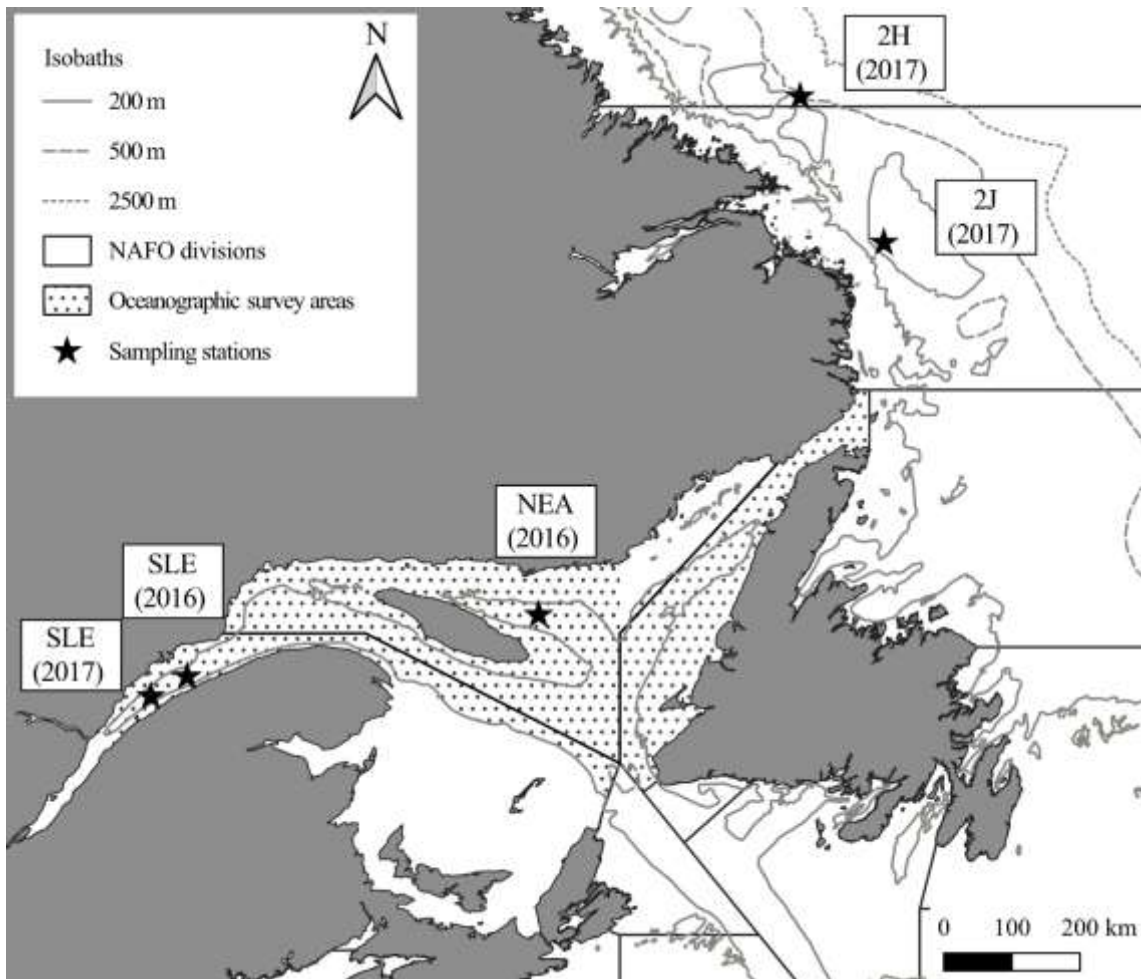


Figure 20: Sampling sites of juvenile Greenland halibut in the Northwest Atlantic and the Estuary and Gulf of St. Lawrence. SLE (St. Lawrence Estuary), NEA (North East Anticosti); 2H and 2J are NAFO divisions. Oceanographic parameters of stations are presented in Table 9

Table 9: Summary of oceanographic features at the five different sampling locations, fishing characteristics, and numbers of Greenland halibut juveniles caught. Depth, temperature, salinity, and oxygen (when available) were measured at the trawl mouth by sensors located on the fishing gear. There was no instrumentation on the CCGS *Leim*'s fishing gear, so temperature, salinity, and oxygen characteristics were obtained from an oceanographic station located close to trawling sites (P. Galbraith, *pers. comm.*). SLE (St. Lawrence Estuary), NEA (North East Anticosti); 2H and 2J are NAFO divisions East of Labrador

Location	Coordinates	Date	CCGS vessel	Duration (min)	Depth (m)	Temperature (°C)	Salinity	Oxygen ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	N _{tot}	N _♀	N _♂
SLE	N48° 53' 44", W67° 56' 07"	21-23/08/2016	<i>Teleost</i>	20–30	271 ± 29	5.5 ± 0.2	34.46 ± 0.08	58.92 ± 8.19	10	6	4
NEA	N49° 38' 15", W61° 29' 24"	29/08/2016	<i>Teleost</i>	20–30	278 ± 1	6.3 ± 0.1	34.59 ± 0.09	95.09 ± 7.88	9	5	4
SLE	N48° 39' 27", W68° 36' 11"	22-25/05/2017	<i>Leim</i>	30	323 ± 6	5.5	34.40	52.25	10	3	7
2H	N55° 26' 20", W56° 41' 40"	28/10/2017	<i>Teleost</i>	15	269 ± 92	2.2 ± 1.0	–	–	10	5	5
2J	N53° 52' 50", W55° 09' 30"	03-05/11/2017	<i>Teleost</i>	15	177 ± 14	-0.1 ± 0.0	–	–	10	4	6

ii) Biological data from the Northwest Atlantic, 2000–2018

Biological data on Greenland halibut juveniles (20–32 cm) were obtained from the annual multidisciplinary bottom trawl research survey conducted in the Northwest Atlantic (NAFO Division 2H, 2J; fall) by DFO. Detailed information about the design of these surveys is provided in Doubleday (1981). Individual fish fork length (± 1.0 cm) and weight (± 10.0 g) were recorded for every fish captured.

iii) Biological data from the EGSL and Northwest Atlantic, 2016–2017

Greenland halibut juveniles were caught at five different locations in the EGSL and off the coast of Labrador in NAFO divisions 2J and 2H (Table 9, Figure 20). Sampling locations in the EGSL were relatively deep (> 270 m) compared to the Northwest 2J sampling locations (< 200 m), and the 2H sampling site were highly variable in depth (190–374 m). Salinity was stable among the EGSL sampling sites, but dissolved oxygen in the St-Lawrence Estuary (SLE) was almost 50% lower than in North East Anticosti (NEA). All the captures were made on board the CCGS Teleost with a Campelan-type trawl (12.7 mm mesh size) except for the SLE 2017 sampling site, which was made from the CCGS Leim with a Comando-type trawl (3-inch trawl bucket, extension and pocket 2-inch mesh size). The tows lasted 15–30 minutes at a speed of 2–3 knots at depths varying between 174 and 374 m. For captures made on the CCGS Teleost, depth, temperature, salinity and oxygen at the sampling sites were directly measured with sensors fixed at the trawl mouth. On the CCGS Leim, only depth was directly measured onboard, data from an oceanographic station located close to trawling sites was used to obtain the other environmental variables (P. Galbraith, *pers. comm.*). Oceanographic data are presented in Table 9. Salinity and oxygen conditions were not available for the CCGS Teleost mission in the Northwest Atlantic.

When fish were sorted, a maximum of 10 live juveniles measuring between 20.6 and 33.1 cm were placed in a tank (800 L) filled with pumped seawater. Temperature conditions were kept stable using insulated tanks and heat pump. Prior to sampling, juvenile fish were

maintained in the holding tank no longer than 3 h, but most fish were sampled within the first hour following capture.

Fish were anaesthetized in a solution of MS 222 (tricaine methane sulfonate 0.18 g L^{-1} , Sigma-Aldrich, Co., Missouri, USA) for 5 min between 12:00 and 17:00 to avoid possible biases associated with endocrine circadian rhythms. Individuals were weighed and measured, and blood was sampled from the caudal artery using a 23 gauge needle and a 1 mL TB syringe (Becton Dickinson & Co, New Jersey, USA), both previously treated with a heparin solution (ammonium heparin salt, Sigma-Aldrich, Co., Missouri, USA) at a concentration of 100 units mL^{-1} in 0.09% NaCl. Liver, muscle and gonad samples were excised. In the EGSL, liver tissue samples were then frozen in liquid nitrogen and stored at -80°C until analysis. Blood samples were centrifuged for 3 minutes at 4.6 G and plasma was stored at -20°C . Gonads were fixed in Bouin's solution (Sigma Aldrich, Co., Missouri, USA).

3.5.2 Morphological calculations and physiological measurements

The relationship between wet mass and standard length was calculated from the large data sets obtained in the EGSL and Northwest Atlantic in spring, summer, and fall (Table 10). In the absence of an isometric relationship (slope coefficients $b \neq 3$) between length and mass, the Le Cren formulation for condition factor (Le Cren, 1951) was selected for the condition index. The index is calculated as:

$$Kn = W / We$$

where W is the observed weight and We is the estimated weight obtained from the length-weight relationship. To compare the condition of fish from different periods or regions, a single mass-length relationship including all fish from all periods and areas studied was used to estimate We .

When available, the hepato-somatic index (HSI) was calculated as:

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

where LM is the liver wet mass and M is the fish somatic wet mass.

Table 10: Summary of linear regression parameters of LN(length) plotted against LN(mass) for Greenland halibut juveniles captured in spring, summer, and fall in the Estuary and Gulf of St. Lawrence from 2006–2009 and in the Northwest Atlantic from 2000–2018. * = $P \leq 0.05$; ** = $P \leq 0.01$; *** = $P \leq 0.001$

Season	Equation	R ²	df	df (error)	F	P value
Spring	3.315x - 5.850	0.97	1	2117	76737.7	***
Summer	3.242x - 5.669	0.96	1	1511	32378.8	***
Fall	3.171x - 5.423	0.97	1	524	16566.3	***
	<i>Slope homogeneity</i>		2	4152	14.7	***
Region						
EGSL	3.237x - 5.624	0.97	1	4156	117011.4	***
NW Atl	3.195x - 5.541	0.96	1	6222	141195.2	***
	<i>Slope homogeneity</i>		1	10778	9.5	**

Liver and muscle water contents were calculated after drying a tissue sample (between 2 and 10 g) at 65°C for 48 h until constant weight was obtained. Energy content was measured with an oxygen bomb calorimeter (Model 1261, Parr Instrument Company) standardized with benzoic acid pellets (26.44 kJ g⁻¹); results are reported per gram of dry weight tissue.

For fish captured in 2016-2017 in the EGSL and Northwest Atlantic, fish sex was identified, and sexual maturity status determined with histology and sex steroid measurements. Gonads were dehydrated in increasing concentrations of ethanol and embedded in methacrylate JB-4 solution according to the protocol suggested by the manufacturer (Sigma-Aldrich, Co., Missouri, USA). The embedded gonad tissue was sectioned in 3 µm slices that were stained with Lee's methylene blue–basic fuchsin solution. Gonad development stage was determined for each individual according to Morrison (1990)

for testes and Rideout *et al.* (2012) and García-López *et al.* (2007) for ovaries. Sex steroid concentrations were determined using RIA kits for testosterone and 17β -estradiol (^{125}I RIA kits # 07-189102 and # 07-138102, respectively; MP Biomedicals, LLC, California, USA) and ELISA for 11-keto testosterone (ELISA Kit # 582751, Cayman Chemical, Inc., Michigan, USA). The half-value of the smallest standard was assigned to undetectable values.

Analysis of energetic components was only done on EGSL individuals in 2016 and 2017. Hepatic glycogen was measured using the amyloglucosidase digestion method (Carr and Neff, 1984). Glucose was measured by colorimetry (Glucose Colorimetric Assay Kit, Cayman Chemical, Inc., Michigan, USA). Total liver lipid concentration was determined using the phospho-vanillin method (Frings *et al.*, 1972). Liver proteins concentration was measured using a protein dye binding method (Protein Assay kit, Biorad, California, USA) according to Bradford (1976). Total liver energy content was calculated using conversion factors of 24, 38, and 17 kJ g⁻¹ for proteins, total lipids, and glycogen, respectively (Jobling, 1993).

3.5.3 Statistical analysis

Data normality and homoscedasticity were verified using Kolmogorov-Smirnov and Levene tests, respectively. For linear regressions, normalities were tested on residuals and residual variations were tested using ANOVAs. Linear mass-length regressions according to season and to population were performed on log-transformed data. No transformation was necessary for the linear regressions of the tissue water and energy content or for the regressions of condition indices and energy content. Year and seasonal effects on condition factor were analyzed using a two-way ANOVA. Since homoscedasticity was not obtained for Kn data, one-way ANOVAs were performed for each year to test the season effect, and the Games & Howell post-hoc test was applied to each year to identify differences between periods. Seasonal variation of ΔKn was verified using one-way ANOVA. When significant effects were found, *a posteriori* Tukey mean comparison tests were used ($\alpha = 0.05$). No

transformation was needed for fish captured in 2016–2017 except for steroids data, which were log-transformed prior to statistical analysis. Morphometric and physiological data were analyzed using Student's t-tests. Statistical analyses were performed with Statistica software (Statsoft v.6.1, Oklahoma, USA).

3.6 RESULTS

3.6.1 Length–mass relationship and condition factor

We calculated a single mass–length relationship based on all individuals in this study (linear regression; $R^2 = 0.96$, $\text{LN}(\text{mass}) = 3.2094 * \text{LN}(\text{length}) - 5.567$, $F_{1, 10780} = 229343.8$, $P < 0.001$): $W_e = 0.0038 L^{3.2094}$ (Figure 21).

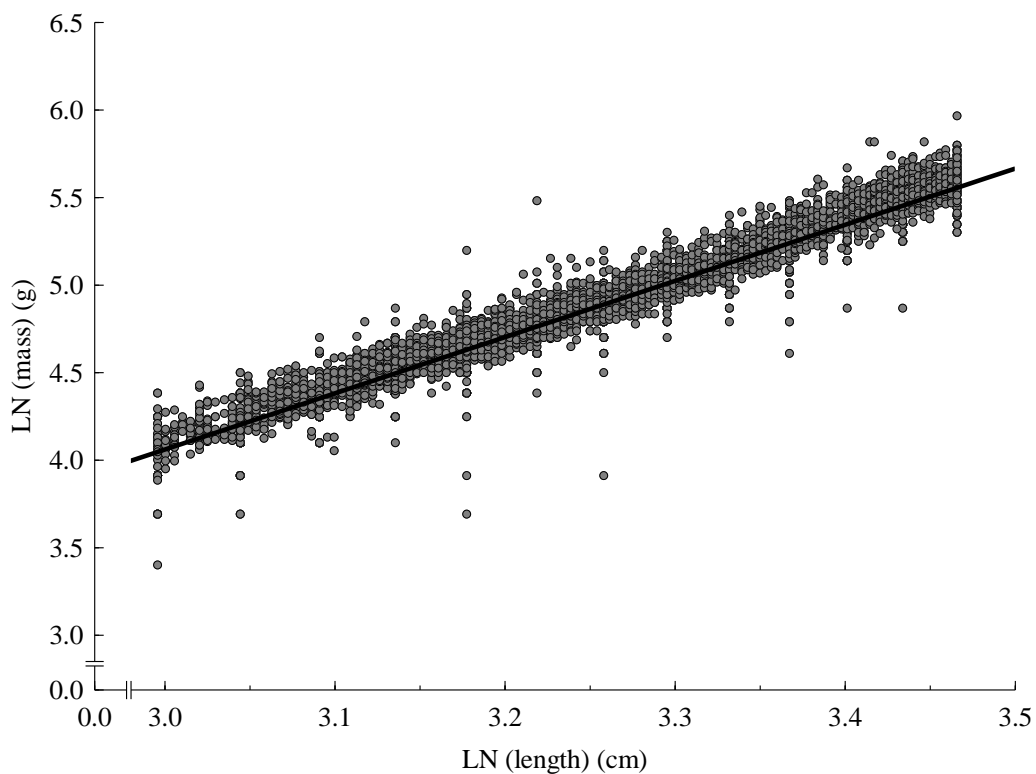


Figure 21: Linear regression of LN (length) plotted against LN (mass) for Greenland halibut juveniles captured in spring, summer, and fall in the Estuary and Gulf of St. Lawrence for the 2006–2009 period and in the Northwest Atlantic between 2000 and 2018

There were significant differences in Kn according to year and season (year \times season interaction, $F_{6,4146} = 9.3$, $P < 0.001$; Figure 22). Kn decreased from spring to summer for the four years studied. In 2008 and 2009, Kn remained relatively low and stable from summer to fall, but it decreased in 2006 and increased in 2007 during this same period. Greenland halibut juveniles had a higher condition factor in spring, with an average Kn value above 1.05. Δ Kn varied significantly by season ($F_{2,8} = 18.23$, $P \leq 0.001$; Figure 23) with a negative Δ Kn from spring to summer and a positive Δ Kn from fall to spring (Tuckey-tests, $P \leq 0.05$). From summer to fall, Δ Kn remained close to 0 (Tuckey-tests, $P \leq 0.05$).

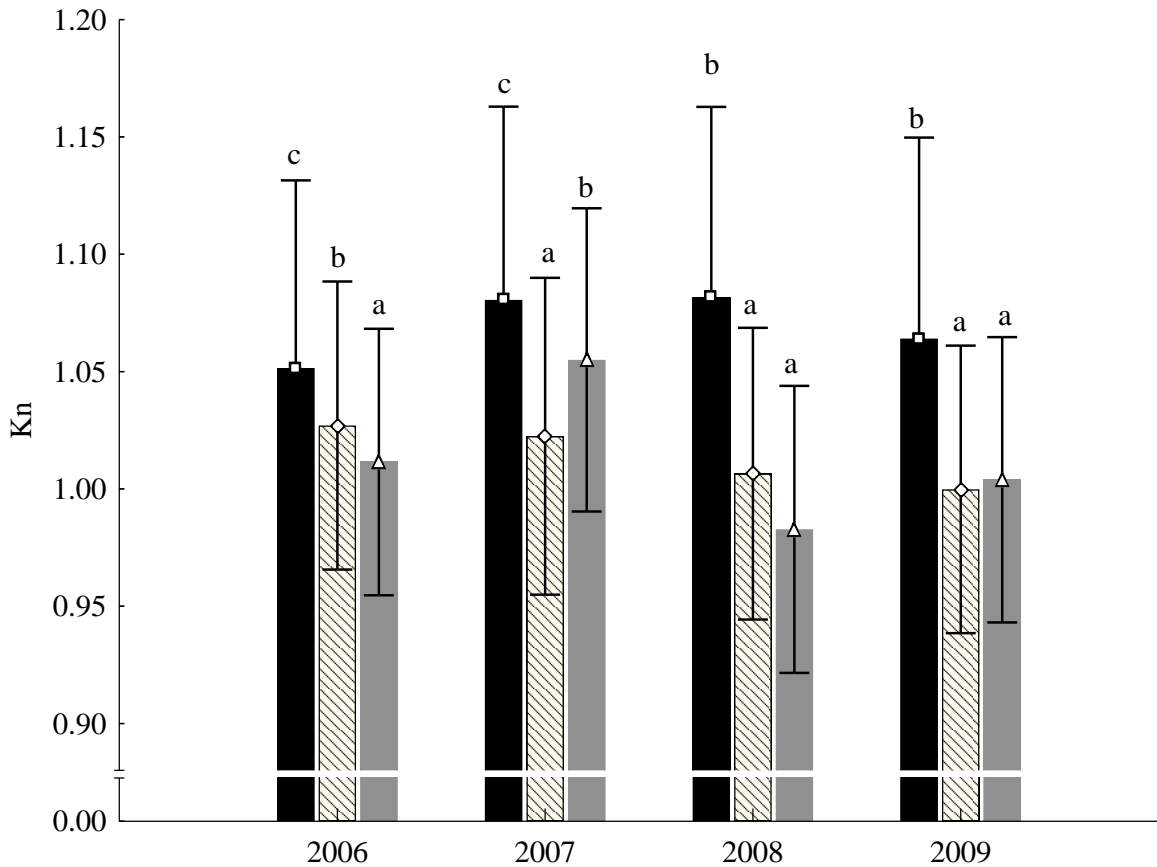


Figure 22: Seasonal variations of Kn for juvenile Greenland halibut captured from 2006 to 2009 in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. Mean \pm SD are represented for the three seasons, spring (black), summer (hatched) and fall (grey). Different letters indicate significant differences among sub-groups within a single year

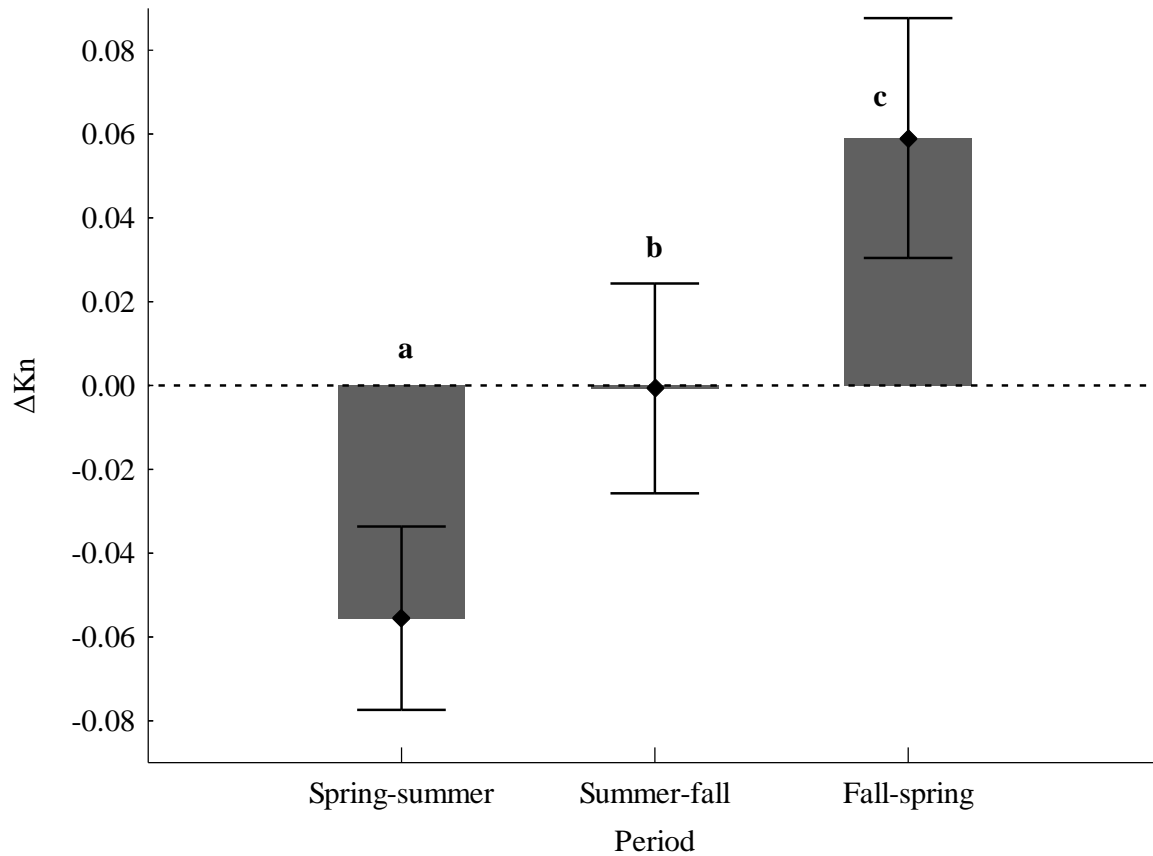


Figure 23: Mean seasonal variations of ΔKn in Greenland halibut juveniles captured from 2006 to 2009 in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. Mean \pm SD. Different letters indicate significant differences among periods

Comparisons between regions indicated that Greenland halibut juveniles from the EGSL were significantly larger than those from the Northwest Atlantic (Table 11). However, the Le Cren condition index of juveniles was significantly lower in the EGSL than in the Northwest Atlantic (Table 11).

Table 11: Overall mean of plasma sexual steroids concentrations, length, mass, Kn, and muscle energy content in Greenland halibut juveniles captured in the Estuary and Gulf of St. Lawrence and Northwest Atlantic. Student's t-test results are presented. Data are expressed as mean \pm SD. * = $P \leq 0.05$; ** = $P \leq 0.01$; *** = $P \leq 0.001$

	EGSL	NW Atl	t-test		
			df	t	P value
♀-17 β -estradiol (pg mL ⁻¹)	43.9 \pm 85.4	17.2 \pm 15.9	21	0.87	> 0.05
♂-11-ketotestosterone (pg mL ⁻¹)	22.5 \pm 9.5	68.2 \pm 49.8	23	-3.57	**
Length (cm)	28.3 \pm 2.7	25.6 \pm 3.1	47	3.18	**
Mass (g)	177.3 \pm 48.9	143.9 \pm 54.8	47	2.24	*
Kn	1.00 \pm 0.08	1.08 \pm 0.06	47	-4.01	***
Muscle energy (kJ g ⁻¹ wet)	4.05 \pm 0.66	4.05 \pm 0.44	47	-0.01	> 0.05

3.6.2 Tissue energy content

Energy compartment analyses showed that liver was mostly composed of lipids (217.4 \pm 68.2 mg g⁻¹ wet liver), followed by proteins (53.9 \pm 10.7 mg g⁻¹ wet liver) and glycogen (4.2 \pm 4.3 mg g⁻¹ wet liver). After conversion into energy values, lipids accounted for most of the energy reserves in the liver (> 80%), followed by proteins (10 – 15%), and glycogen which accounted for the lowest fraction (\leq 1%, Figure 24).

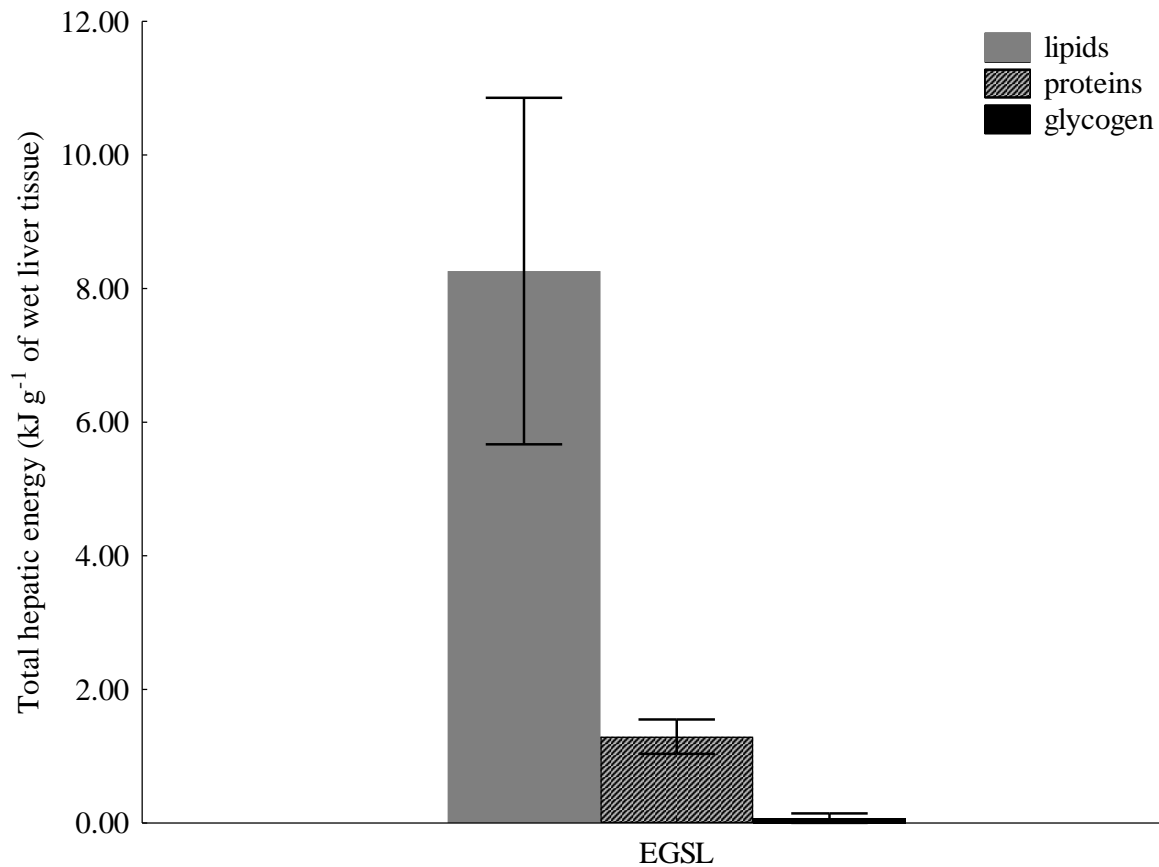


Figure 24: Average total hepatic energy content in Greenland halibut juveniles captured in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in 2017. Data are expressed as mean \pm SD. Grey bars: lipids; hatched bars: proteins; black bars: glycogen

3.6.3 Relationships between tissue energy, water contents, Kn, and HSI index

Energy contents in both muscle and liver were significantly negatively correlated to tissue water content (Figure 25A and 25B). No relationship between muscle energy content and Kn was found (Figure 26A), but a significant correlation was highlighted between liver energy content and the hepatosomatic index (Figure 26B).

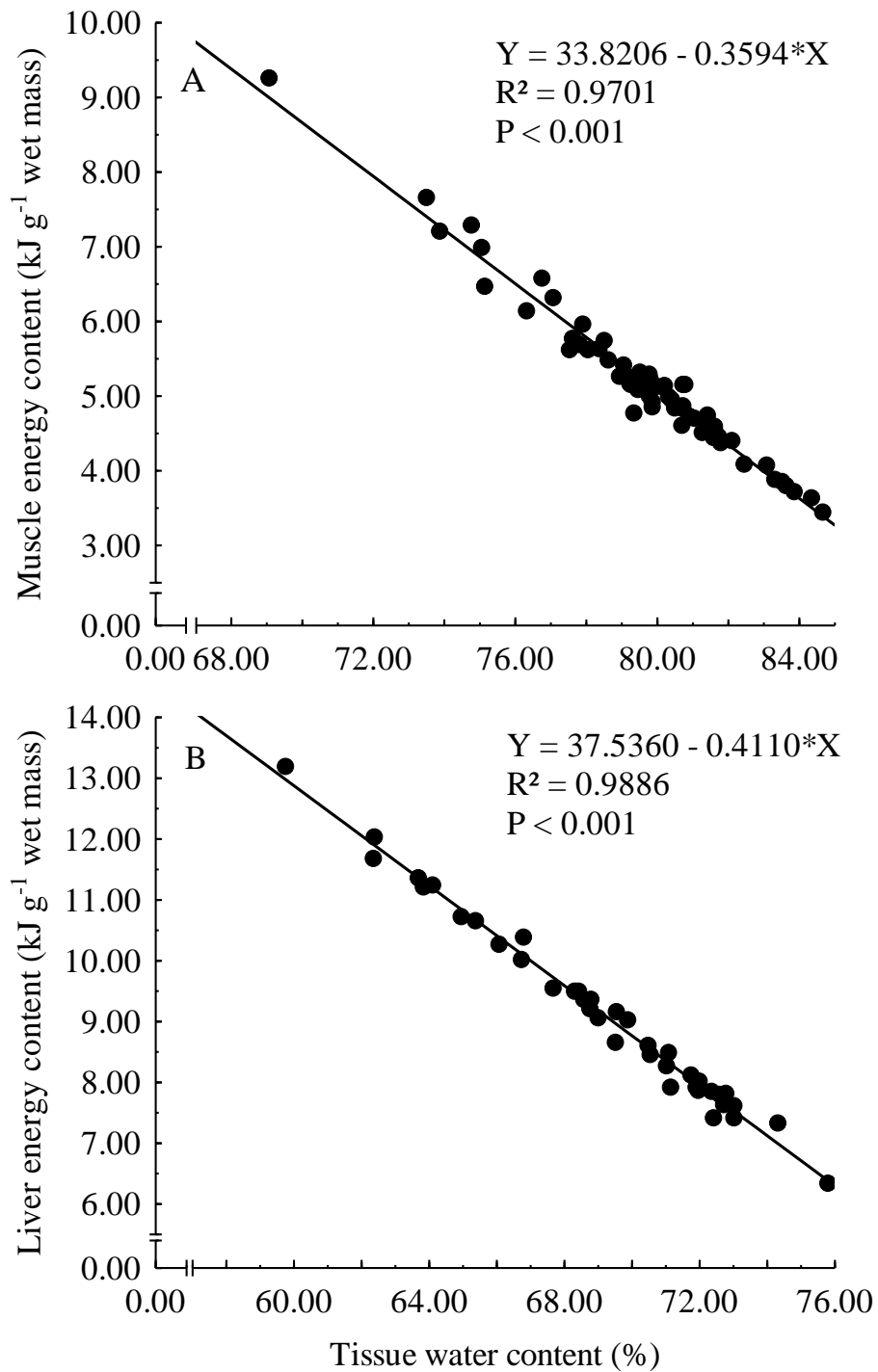


Figure 25: Relationship between specific energy content (kJ g⁻¹ of wet mass) and tissue water content (%) in (A) muscle tissue and in (B) liver tissue of Greenland halibut juveniles captured in spring and summer 2009 in the Estuary and Gulf of St. Lawrence

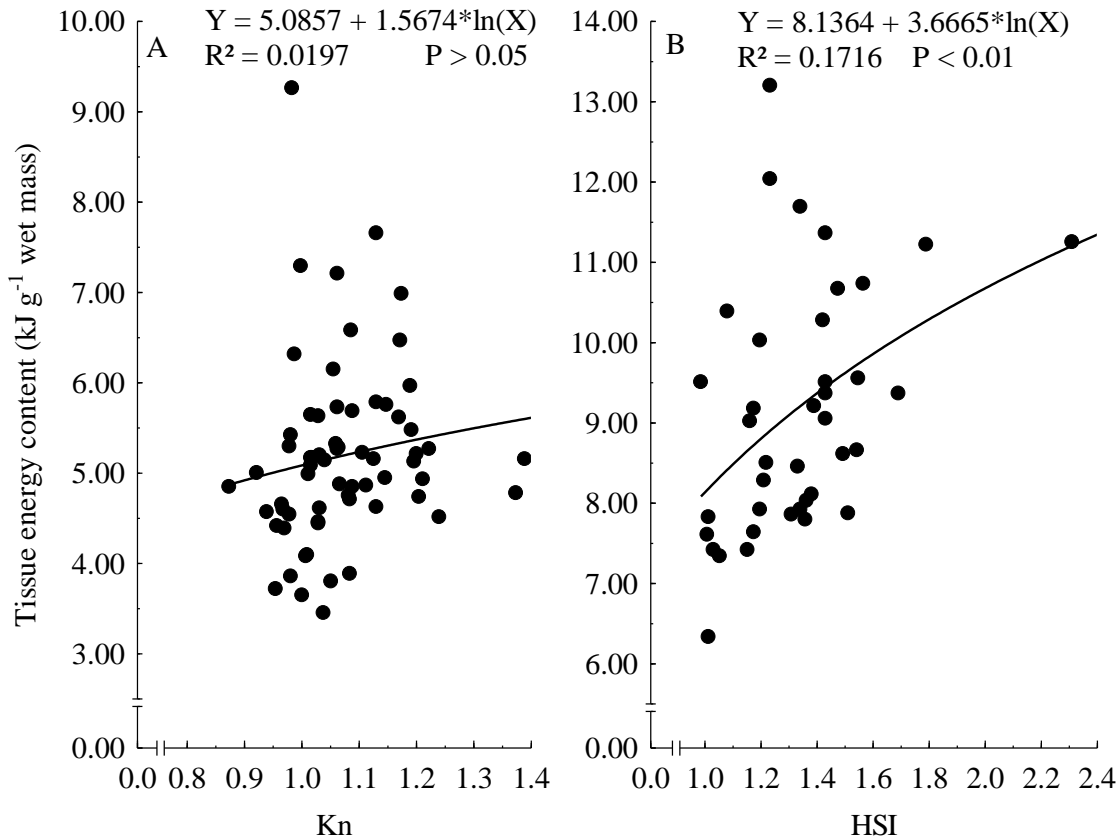


Figure 26: Relationship between tissue energy content (kJ g⁻¹ wet mass) and condition indices in juveniles Greenland halibut captured in spring and summer 2009 in the Estuary and Gulf of St. Lawrence: (A) Le Cren condition factor (Kn) and muscle energy content; (B) hepatosomatic index (HSI) and liver energy content

Liver water content was converted into total liver energy content (kJ g⁻¹ wet tissue) using the relationship between liver energy and water content (see Figure 25B). A strong correlation was found between estimations of liver energy content (kJ g⁻¹ wet tissue) based on liver water content (Y) and biochemical analysis ($Y = 1.123 \cdot X - 3.024$, $R^2 = 0.966$, $P < 0.001$).

Muscle energy content was obtained from the relationship between muscle energy and water content (see Figure 25A). Using these calculations, we observed no difference in muscle energy content between juveniles from the EGSL and those from the Northwest Atlantic (Table 11), with an overall average of 4.05 ± 0.57 kJ g⁻¹ wet tissue.

3.6.4 Sex and maturity of fish captured in the EGSL and Northwest Atlantic

The sex ratio of juveniles captured in the EGSL was 1:1 male:female and it was 0.8:1.2 in the Northwest Atlantic. All sampled fish were juveniles as confirmed by gonad histology, with none of those examined showing signs of sexual maturation. In male juveniles, only immature developmental stages were observed (Figure 27). Plasma testosterone was not detectable in EGSL fish and low but detectable in Northwest Atlantic individuals (Figure 28). Plasma 11-ketotestosterone concentrations were lower in male juveniles from the EGSL compared to those from the Northwest Atlantic (Table 11), which nonetheless remained at very low levels ($\leq 160 \text{ pg mL}^{-1}$).

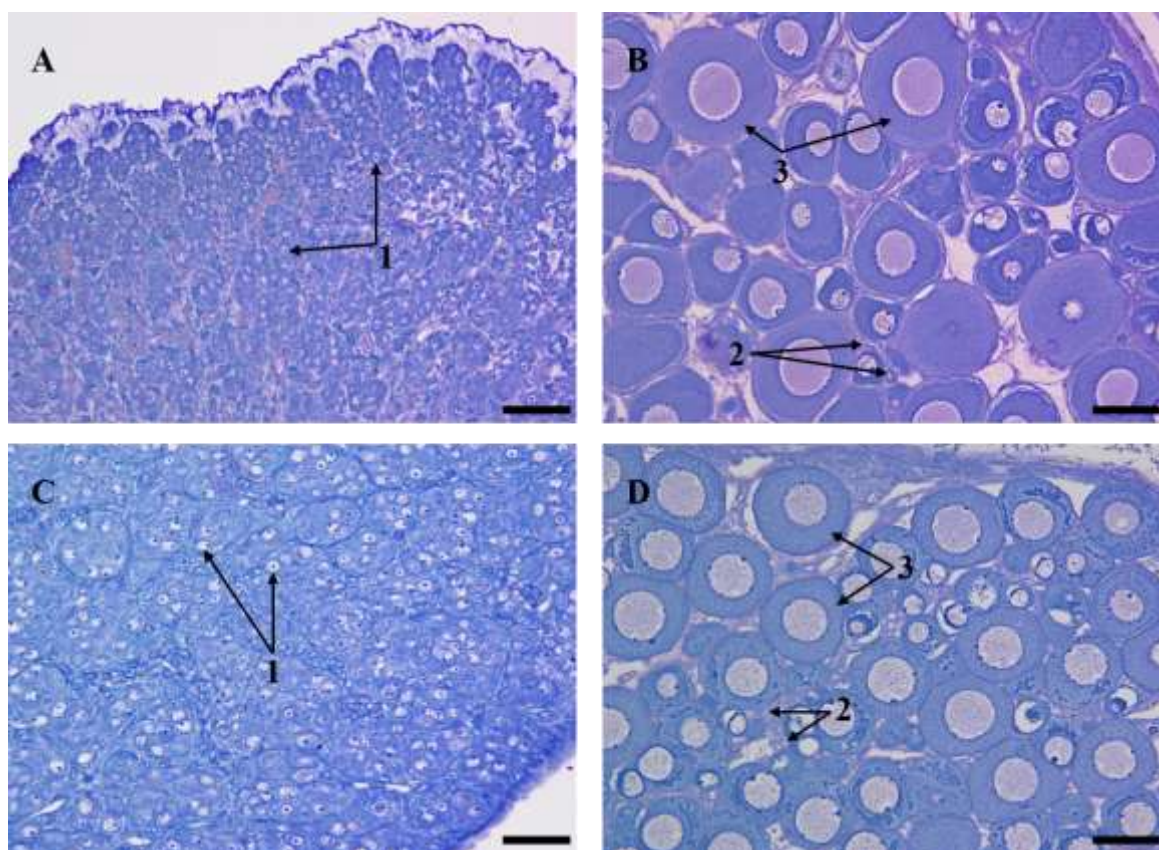


Figure 27: Histological sections of Greenland halibut gonads captured in the EGSL (A and B) and in Northwest Atlantic (C and D). (A and C) Immature testis containing only spermatogonia (1). (B and D) Immature ovary containing oogonia (2) and primary stage oocytes at the perinucleolus stage (3). Scale bars = 50 μm (A and C) and 100 μm (B and D)

For females, all gonads were at the immature stage; we only observed undifferentiated germ cells, i.e., oogonia and primary stage oocytes at the perinucleolus stage. As was the case for males, plasma testosterone was not detectable in EGSL juveniles and low but detectable in most Northwest Atlantic female juveniles (Figure 28). No significant variation of 17β -estradiol plasma concentration was noted between the two regions (Table 11). Female plasma 17β -estradiol was very low at the different sampling sites (≤ 330 pg mL⁻¹).

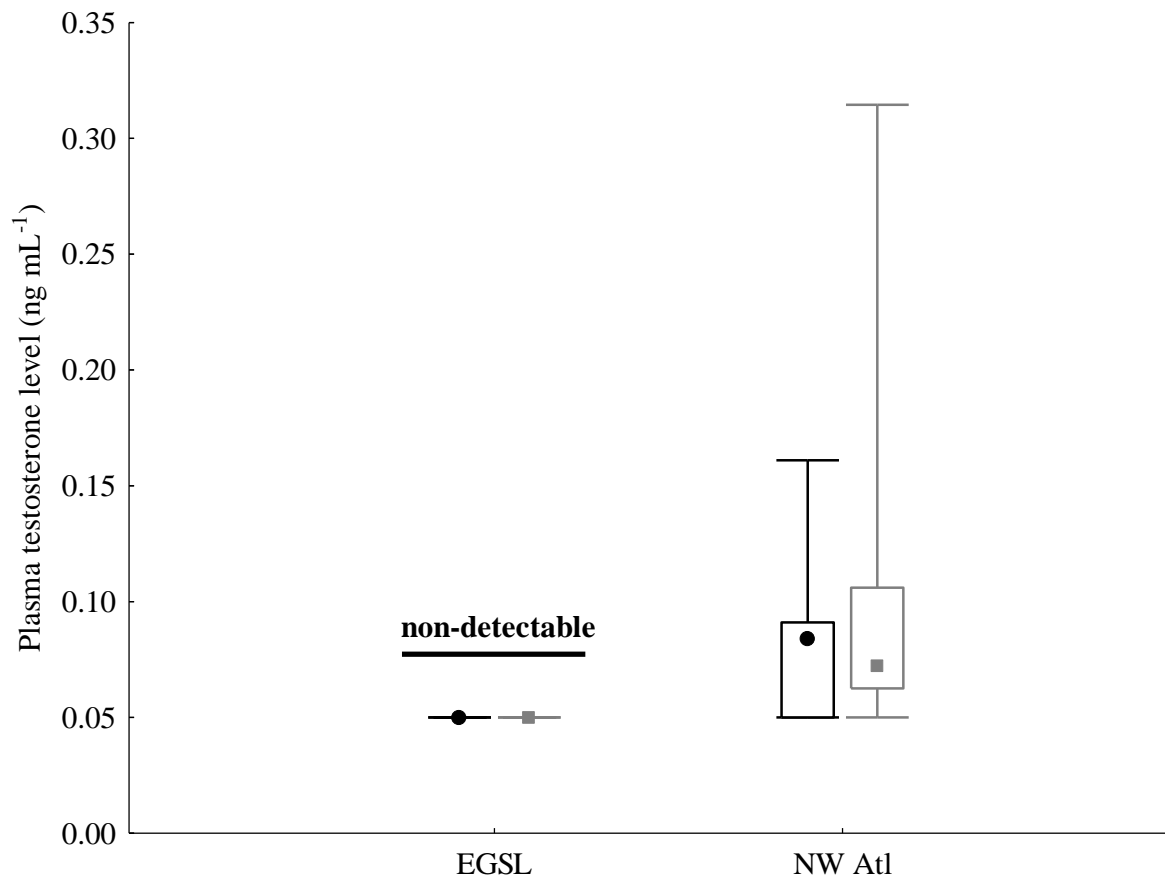


Figure 28: Plasma testosterone concentrations in female (black circles) and male (grey squares) Greenland halibut juveniles. Results are expressed as median (point), first and last quartile (bars) and minimum and maximum values (whiskers)

3.7 DISCUSSION

Our overall objective was to validate the use of different indices to estimate the energy content of juveniles and to use them to compare condition among seasons and among populations. According to the allometric growth of juvenile Greenland halibut, the Le Cren condition index (Kn) was the best estimator of their general condition. However, the absence of a relationship between Kn and tissue energy content in juveniles from these two areas indicates that muscle water content must be measured along with Kn to fully appreciate the quantity of energy reserves available to juveniles.

Overall, our results indicate that the body condition of Greenland halibut juveniles varies over the year with a general decrease in condition index from spring to fall and an increase during the winter. Kn was different between juveniles from the Northwest Atlantic and those from the EGSL, but tissue energetic contents were similar.

3.7.1 Condition index

Juveniles Greenland halibut growth in the EGSL is allometric. The slope coefficient of the mass–length relationship was greater than three throughout the year. The Le Cren index (Kn), which is also easy to determine on live fish avoids the influence of size by comparing the mass of an individual to a standard predicted by a mass–length regression calculated on the population from which the fish was sampled (Le Cren, 1951). However, mass–length relationships can vary because of several factors (*e.g.*, populations, geographic sites, year, month, sex) and Kn comparisons can only be made on groups with homogeneous mass–length parameters (Bolger and Connolly, 1989). Annual cyclical variations in growth, condition and energy reserve accumulation have been described for many exploited marine fishes (Atlantic cod: Eliassen and Vahl, 1982a, 1982b; Lambert and Dutil, 1997a; Schwalm and Chouinard, 1999; Mello and Rose, 2005; herring, *Clupea harengus*: Oskarsson, 2005, 2008; Mediterranean horse mackerel, *Trachurus mediterraneus*: Tzikas *et al.*, 2007; European hake, *Merluccius merluccius*: Hidalgo *et al.*, 2008) including flatfishes (plaice:

Dawson and Grimm, 1980; winter flounder: McLeese and Moon, 1989; Japanese flounder: *Paralichthys olivaceus*, Tomiyama and Kurita, 2011; Greenland halibut in the North Atlantic: Román *et al.*, 2007). These fluctuations result from ecological and physiological processes, such as feeding, sexual maturation, reproduction, migration, or wintering, which are strongly controlled by abiotic factors, mainly climatic (Lloret *et al.*, 2014). Annual cycle changes are therefore dependent on the life history traits of a species. Here, we only studied two-year-old juveniles settling in nurseries, meaning that no maturation, reproduction, or reproductive migration affected their condition.

Overwintering is generally a critical period for fish, principally because low temperatures negatively affect fish metabolic processes, such as ingestion, digestion, assimilation, and ultimately fish growth rate (reviewed by Hurst, 2007). In many cases, winter is a period of starvation during which fish are forced to use their energy reserves to compensate for the lack of food. Thus, variations in energy reserves as well as in body indices are common during winter (plaice, *Pleuronectes platessa*: Dawson and Grimm, 1980; winter flounder: McLeese and Moon, 1989; Atlantic cod: Schwalme and Chouinard, 1999; red drum: *Sciaenops ocellatus*, Craig *et al.*, 2000). In the EGSL, Greenland halibut juveniles settle in deep water, where bottom temperature conditions are relatively constant over the year (Ait Youcef *et al.*, 2015; Galbraith *et al.*, 2019). Ait Youcef *et al.* (2015) suggested that these characteristics could explain why juvenile growth is constant throughout the year in the EGSL (Ait Youcef *et al.*, 2015). However, despite a constant length increment over the year (Ait Youcef *et al.*, 2015), K_n varied from one period to another. The decrease in K_n after spring suggests a decrease in mass gain relative to the length increment. Such a decrease was observed for Greenland halibut in the Northwest Atlantic in NAFO divisions 3LNO, in a study combining data on adults and juveniles (Román *et al.*, 2007). Greenland halibut is a voracious top predator that frequently leaves the seabed to feed in the water column on epibenthic and bathypelagic prey (Bowering and Brodie, 1991; Bowering and Lilly, 1992; Jørgensen, 1997; Dawe *et al.*, 1998; Woll and Gundersen, 2004; Solmundsson, 2007; Vollen and Albert, 2008; Dennard *et al.*, 2009; Albert *et al.*, 2011). Thus its feeding environment is subject to variations during the annual cycle, which could make Greenland halibut more

sensitive to variations of environmental factors than what is observed in other benthic species drawing their energy from benthic sources (Stasko *et al.*, 2016; Giraldo *et al.*, 2018). Accordingly, the pelagic activity of the Greenland halibut has been found to vary over the year; this was hypothesized to be linked with feeding intensity, including prey selection, prey availability, and prey distribution in the water column (Vollen and Albert, 2008; Albert *et al.*, 2011; Boje *et al.*, 2014). Here, only two-year-old juveniles—fish between 20 and 32 cm—located in the EGSL were studied. Among this size range, prey consumed by juveniles are mainly Northern shrimp *Pandalus borealis* and fish, mostly capelin *Mallotus villosus* (Savenkoff, 2012; DFO, 2019). It is therefore possible that variation in the availability of these prey during the year could contribute to variation in Kn between periods of the year. Indeed, in the Canadian Beaufort Sea, the lower lipid content in Greenland halibut muscle has been hypothesized to be related to the lower abundance of prey (Arctic cod, *Boreogadus saida*), which may explain a drop in feeding rates as well as an increase in energy expenditure in seeking prey (Giraldo *et al.*, 2018). Other top predator fishes living in the deep-sea environment, the macrourids *Coryphaenoides yaquinae* and *C. armatus*, show increased foraging behaviour during periods of prey scarcity (Armstrong *et al.*, 1991; Priede *et al.*, 1994). Despite this, the macrourids maintained a constant nutritional condition throughout the year with little or no growth variation (Drazen, 2002).

Despite inter-annual variability in the condition index, during summer and fall, biotic and abiotic environmental parameters in winter in the EGSL allow juvenile Greenland halibut to recover a high condition index to the next spring.

The Kn index of juveniles from the Northwest Atlantic was higher than those from EGSL. Despite a higher Kn, relative muscle energy content (kJ g^{-1} wet tissue) was not different between the two regions. However, the greater Kn means that the individuals from the Northwest Atlantic are relatively heavier than those from the EGSL, with potentially a higher muscle mass and then higher total energy reserves. Two stations in the EGSL were sampled in summer when juvenile condition was relatively lower than that from spring samples (0.96 ± 0.09 and 0.93 ± 0.06 vs. 1.02 ± 0.04) which confirms seasonal comparisons,

i.e., a decrease in Kn after spring. The two Northwest Atlantic stations were sampled in fall and showed relatively higher Kn (1.03 ± 0.06 and 1.06 ± 0.05). We do not know whether variation in condition index occur throughout the year in this region (NAFO Div. 2H, 2J), but this is a factor that cannot be excluded.

The differences in size and mass observed between the two regions are due to a single station of the EGSL—the Northeast Anticosti site—where larger individuals were captured. Without this station, the size and mass between the two regions were similar.

3.7.2 Energy reserves estimation

Water and energy content were negatively correlated in both muscle and liver. The percentage of water turned out to be a good proxy; it is relatively easy to measure and to estimate energy reserves in both muscle and liver. Condition indices and HSI usually provide a good estimation of the fish health status because in some species they are related to tissue energy content (Atlantic cod: Lambert and Dutil, 1997a; winter flounder: Plante and al., 2005).

In the present study, no correlation was found between Kn and muscle energy content. In their study on fecundity in Greenland halibut, Kennedy *et al.* (2009) used the Fulton condition index (K) and HSI as proxies of energy reserves and concluded that they may be poor indicators of energy reserves because of the absence of relationship between these indices and the energy content of the tissues. In the present study, we found a significant correlation between HSI and liver energy content, but this relation was weak and we observed high variability in the liver energy content for the same HSI value. Therefore—strictly in terms of energy content—Kn and HSI do not seem to be reliable indicators of the precise energetic status of juvenile Greenland halibut. Tissue water content remains one the best indicators to use along with Kn.

By mass, the energy content of the liver is higher than that of muscle tissue, but liver only represents a small percentage of total body mass, i.e. from 0.3 to 4.6% (Gundersen *et*

al., 1999, 2004; Albert *et al.*, 2001b). In our study, juvenile liver mass was estimated to be $1.3 \pm 0.3\%$ of total body mass. On the contrary, muscle tissue represents a much larger proportion, from $36.5 \pm 3.9\%$ in juveniles (< 40 cm, Y. Lambert, *pers. comm.*) to $47.2 \pm 3.9\%$ of total body mass in adults (Karl *et al.*, 2018). Therefore, muscle represents the main source of energy storage in this species. Indeed, for a 25 cm juvenile, the expected mass would be 120.8 g (We) and estimates of energy content based on an average of 36.5% and 1.3% of body mass for muscle and liver respectively would be 229 kJ and 14 kJ. The liver's contribution to total energy reserves in Greenland halibut is very low, as is the case in other flatfishes such as plaice (Dawson and Grimm, 1980) and winter flounder (Maddock and Burton, 1994).

In a study based on a small number of adults, Karl *et al.* (2018), showed that lipid content varies inversely with muscle water content, and that muscle has a relatively high level of lipids compared to other fish species, thus these authors identified Greenland halibut as a fatty fish species (> 10% fat). During periods of fast, plaice and winter flounder use their muscle lipids with a proportional increase in muscle water content, sometimes up to 94.6% in the case of winter flounder (Dawson and Grimm, 1980; McLeese and Moon, 1989; Maddock and Burton, 1994). When muscle lipids are exhausted, muscle proteins are catabolized with further increase in water content. In the present study, muscle water and energy contents varied from 69 to 85% and 3.5 to 9.5 kJ g⁻¹ of wet mass respectively. This suggests that juveniles did not have to use up their lipid reserves and that they were not starved prior to samplings.

Histological and hormonal analyses clearly showed that only juveniles were used in our comparisons. Despite differences between the two populations, hormonal concentrations remained low. In the present study, sex steroid levels remained 100 times lower for estradiol in females, 10 to 100 times lower for 11-ketotestosterone in males, and testosterone remained at concentrations 10 times lower than concentrations observed in Atlantic halibut during reproduction (Methven *et al.*, 1992). We found no evidence of earlier sexual maturation in

the EGSL nor differences in growth that could explain why more females and smaller fish are now captured in the EGSL.

3.8 CONCLUSION

Due to its allometric growth, the morphometric condition index K_n (Le Cren) was selected to evaluate the general condition of juvenile Greenland halibut. In the EGSL, K_n varied depending on the time of year which suggests variation in the mass increment relative to the length increment. Based on K_n values, winter cannot be considered as a critical period. Factors that influence these variations throughout the year remain unclear, but prey availability should be an important factor for such a voracious bathypelagic predator. The absence of a significant relationship between K_n and muscle energy content indicates that the evaluation of muscle water content is important in assessing the precise energy status of juvenile Greenland halibut. Using the tools highlighted in this study, juveniles from the EGSL and the Northwest Atlantic were compared and appear to have divergent length–mass relationships because of different K_n .

3.9 FUNDING

This project was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC Strategic grant No. STPGP/ 478827-2015 to L. Bernatchez, C. Audet, R. Tremblay, P. Sirois, Y. Lambert, M.J. Morgan, and K. Praebel), and Fisheries and Oceans Canada (DFO).

3.10 ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful to J. Gauthier and H. Bourdages, for their help in organizing and assisting in sampling, as well as for their help in analyzing databases. We thank E. Lee and R. Gagné for their invaluable help during sampling, in the organization of oceanographic missions and in the laboratory. We thank RAQ for its financial and scientific support to this project.

DISCUSSION GÉNÉRALE

CONTEXTE DE L'ÉTUDE

Parallèlement à l'effondrement des principaux stocks de poissons démersaux (morue franche, sébaste) au cours des années 1990, le flétan du Groenland est devenu une espèce clé de l'écosystème de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Espèce à fort caractère économique pour le Canada et de nombreux autres pays (Bowering et Brodie, 1995 ; Victorero *et al.*, 2018 ; MPO, 2019a), il importe de mieux comprendre son utilisation du milieu et son potentiel de croissance, particulièrement dans cette période de changements climatiques si on veut en assurer une exploitation durable.

En 2013, Ait Youcef *et al.* ont identifié les principales nourriceries de l'espèce dans l'EGSL et mis en évidence les effets de la concentration en oxygène dissous ainsi que de la densité de juvéniles sur la croissance et leur survie (Ait Youcef *et al.*, 2015). Bien qu'aucun effet de la température sur la croissance n'ait été mis en évidence, les auteurs ont conclu que les gammes de températures observées dans le milieu (4,95°C - 5,14°C) étaient sans doute trop restreintes pour identifier des effets potentiels, mais ont émis l'hypothèse qu'un réchauffement éventuel des eaux de fonds pourrait avoir un impact direct sur l'écophysiologie du flétan du Groenland. L'effet pourrait être amplifié par la diminution de la solubilité de l'oxygène (% en saturation en O₂) avec une augmentation de la température.

Par ailleurs, l'évaluation annuelle du stock de flétan du Groenland dans l'EGSL a soulevé des interrogations quant à l'effet du sexe sur la croissance de cette espèce. En effet, les sex-ratios déséquilibrés en faveur des femelles (80%, MPO, 2019a) parmi les prises commerciales (≥ 40 cm) et l'altération récente des paramètres biologiques de la population inquiètent les gestionnaires de la ressource (MPO, 2018a, b, 2019a). C'est dans ce contexte que s'inscrivait ce projet de thèse.

CROISSANCE ET SEXE DES JUVÉNILES DE FLÉTAN DU GROENLAND

Le premier chapitre de cette thèse a permis de mettre en évidence, en conditions expérimentales, à 4,0°C, que la croissance divergeait entre les deux sexes avant même le début de la maturation des gonades, avec des gains en masse et en longueur supérieurs pour les femelles au cours des 17 mois qu'ont duré l'expérience. Il s'agit d'une réalisation importante et unique, car maintenir en captivité pour une période si longue des juvéniles de flétan du Groenland dans des conditions qui permettent la croissance est une première. Nous avons également pu montrer que la sensibilité à la captivité était plus importante chez les mâles, la présence d'une certaine hiérarchisation au sein des bassins avec des comportements agressifs, exprimés par les gros individus (majoritairement des femelles) et des stratégies d'histoire de vie pré-maturation différentes entre les deux sexes.

La prise alimentaire pourrait expliquer les divergences de croissances entre mâles et femelles chez les juvéniles maintenus en laboratoire. Cette divergence, dès le stade juvénile pourrait accentuer le dimorphisme de taille entre mâles et femelles. Si ce phénomène est également présent en milieu naturel, il pourrait expliquer, en partie, le débalancement du sexe-ratio observé parmi les adultes dans les captures. Une des façons de tester cette hypothèse en milieu naturel serait d'étudier le régime alimentaire selon le sexe par l'analyse des contenus stomacaux afin de déterminer la composition relative du régime, le taux d'alimentation ou encore la sélectivité de certaines proies. Pour cela, deux variables sont principalement utilisées, les fréquences d'occurrences (ratio, %) et les abondances relatives des proies (indices de remplissage en termes numériques et massiques) (Hyslop, 1980). La combinaison de méthodes qualitatives (présence-absence, diversité des proies) et quantitatives (abondance, biomasse des proies ingérées) permet d'optimiser l'étude du régime alimentaire d'une espèce (Amundsen et Sánchez-Hernández, 2019). Enfin, pour étudier la sélectivité de certains prédateurs, des indices spécifiques existent tels que l'indice d'importance relative (%IRI) ou encore l'indice d'importance relative proie-spécifique (%PSIRI) (*e.g.*, Brown *et al.*, 2012).

TEMPÉRATURE ET CROISSANCE DES JUVÉNILES DE FLÉTAN DU GROENLAND

Le deuxième chapitre de la thèse présente également les résultats d'une expérience en milieu contrôlé qui avait comme objectif de déterminer l'effet de la température sur la croissance des juvéniles. Trois températures expérimentales ont été utilisées : 4,0 et 5,5°C correspondant respectivement aux températures moyennes la plus basse et la plus haute de l'aire de répartition de cette espèce dans l'EGSL (Ait Youcef *et al.*, 2015) et 7,5°C, qui représente depuis 2014 la température moyenne de fond de l'embouchure du chenal Laurentien (Galbraith *et al.*, 2019).

Aucun gain de croissance n'a été noté à la température la plus chaude comparativement aux résultats obtenus aux deux autres températures. De plus, lorsque rapportée en degré-jours, la croissance était inférieure à 7,5°C comparativement à 4,0 et 5,5°C. Ce résultat est contraire à ce que l'on aurait pu s'attendre chez un organisme ectotherme. Cependant, le flétan du Groenland est une espèce reconnue pour apprécier les eaux froides (Bowering et Nedreaas, 2000). De plus, la mortalité fut supérieure à cette température comparativement à celle observée à 4,0°C. Cela vient appuyer l'hypothèse, qu'actuellement, au sein de l'EGSL, la gamme de températures optimales pour la croissance a été atteinte et que toute augmentation future viendrait altérer la croissance et la survie des juvéniles dans cet écosystème. Cela vient également supporter le fait qu'au sein de l'EGSL, si la croissance maximale des juvéniles de cette espèce y est observée, ce pourrait être lié, en partie, aux températures relativement élevées qui y sont présentes comparativement aux températures qui caractérisent les autres zones du globe où l'on retrouve cette espèce (Bowering, 1983 ; Bowering et Nedreaas, 2000 ; Peklova *et al.*, 2012 ; Ait Youcef *et al.*, 2015).

Au cours de ce chapitre, bien que l'objectif principal n'était pas de comparer et de discuter des différences de croissance entre mâles et femelles, le sexe des individus sacrifiés

a été identifié à chaque échantillonnage. Sauf à 5,5°C pour la croissance en longueur, aucune autre différence significative de croissance n'a été mise en évidence entre les deux sexes au cours des 12 mois d'expérience. Cependant, les individus à 4,0°C sont les mêmes que ceux qui ont été utilisés lors de l'expérience sur l'influence du sexe et pour laquelle, après 18 mois, des différences entre mâles et femelles ont été observées. Cela laisse suggérer qu'avec une durée plus longue, des différences de croissance entre les deux sexes auraient potentiellement pu être observées aux deux autres températures expérimentales. Cette hypothèse demeure toutefois à être testée.

INDICATEURS DE CONDITION

Dans le troisième chapitre, des indicateurs de conditions simples ont été validés chez les juvéniles de flétan du Groenland (20-32 cm). Le but était de mieux cerner les paramètres biologiques tels que les courbes de croissance, la condition et les réserves énergétiques afin de mieux comprendre les contraintes environnementales qui s'exercent sur une population, en particulier dans le contexte actuel de changement des paramètres climatiques et éventuellement, d'aider aux prises de décision dans la gestion de l'exploitation de cette ressource.

L'indice de condition de Le Cren (K_n) a été choisi à cause de la croissance allométrique de cette espèce. Malgré une croissance en longueur constante au cours de l'année dans l'EGSL (Ait Youcef *et al.*, 2015), l'indice K_n varie selon la période de l'année, avec une condition élevée en hiver et au printemps et plus faible en été et en automne. La croissance en masse relativement à celle en longueur varie donc au cours de l'année. Ces variations pourraient être liées à l'activité de prédation pélagique de cette espèce et à la disponibilité des proies. Les indices morphologiques (K_n et HSI) se sont révélés être de faibles indicateurs de la concentration énergétique des tissus chez les juvéniles, ce qui n'exclut toutefois pas leur intérêt éventuel chez des adultes ou dans d'autres populations. Cependant, les corrélations négatives entre la teneur en eau et en énergie des tissus (foie et muscle) permettent de mesurer précisément le contenu énergétique des tissus. Le muscle étant le principal site de

stockage d'énergie chez cette espèce, mesurer conjointement la teneur en eau du muscle ainsi que l'indice de condition Kn permet de caractériser précisément l'état des réserves énergétiques des juvéniles de flétan du Groenland.

Au cours des analyses sur l'influence du sexe et de la température sur la croissance, les teneurs en eau avaient déjà été utilisées comme proxy de la teneur en énergie du muscle à partir de la relation établie précédemment dans la thèse de Ait Youcef (2013). L'indice de condition de Fulton a été utilisé pour étudier l'influence du sexe et de la température dans le premier chapitre (Ghinter *et al.*, 2019), alors que l'étude des indicateurs de condition effectuée au chapitre 3 a montré que l'utilisation de l'indice de condition de Le Cren était plus pertinente chez cette espèce. Une formule générale a pu être établie chez les juvéniles de flétan du Groenland de 20 à 32 cm. Si on applique l'indice de Le Cren aux résultats de ce chapitre, on confirme les résultats précédemment obtenus avec la présence d'un meilleur indice de condition chez les femelles comparativement aux mâles (ANOVA à mesures répétées : sexe, $F_{1;8} = 9,84$; $P < 0,05$; Figure 29), une augmentation de la condition entre le début de l'expérience (juillet 2016) et le second échantillonnage (décembre 2016, ANOVA à mesures répétées : temps, $F_{3;24} = 16,48$; $P < 0,001$; Figure 29) et aucune interaction entre les deux facteurs (ANOVA à mesures répétées : temps \times sexe, $F_{3;24} = 1,97$; $P > 0,05$; Figure 29). En ce qui concerne l'expérience sur la température, aucun effet de la température n'avait été observé sur l'indice de condition de Fulton, tandis que l'utilisation de l'indice de Le Cren montre un effet significatif de la température sur la condition des juvéniles (ANOVA à mesures répétées : température, $F_{2;21} = 7,11$; $P < 0,01$; Figure 29), avec un meilleur indice de condition à 5,5°C relativement aux deux autres températures. L'indice de condition varie également dans le temps avec une augmentation tout au long de l'expérience (ANOVA à mesures répétées : temps, $F_{2;42} = 123,110$; $P < 0,001$; Figure 29).

Des juvéniles de deux régions différentes (EGSL et Atlantique Nord-Ouest) ont été comparés en utilisant les outils mis en place dans cette étude et des différences de patron de croissance ont été identifiées. Cependant, en comparant des juvéniles de 20 à 32 cm, les indicateurs étudiés ne peuvent à eux seuls expliquer les différences de paramètres biologiques

observées entre les individus des deux régions étudiées à l'état adulte et dans les caractéristiques des prises commerciales dans ces deux régions gérées par Pêches et Océans Canada (différence de sexe-ratio, de croissance et de taille à maturité ; Morgan et Bowering, 1997 ; Healey, 2013 ; Regular *et al.*, 2017 ; MPO, 2019a).

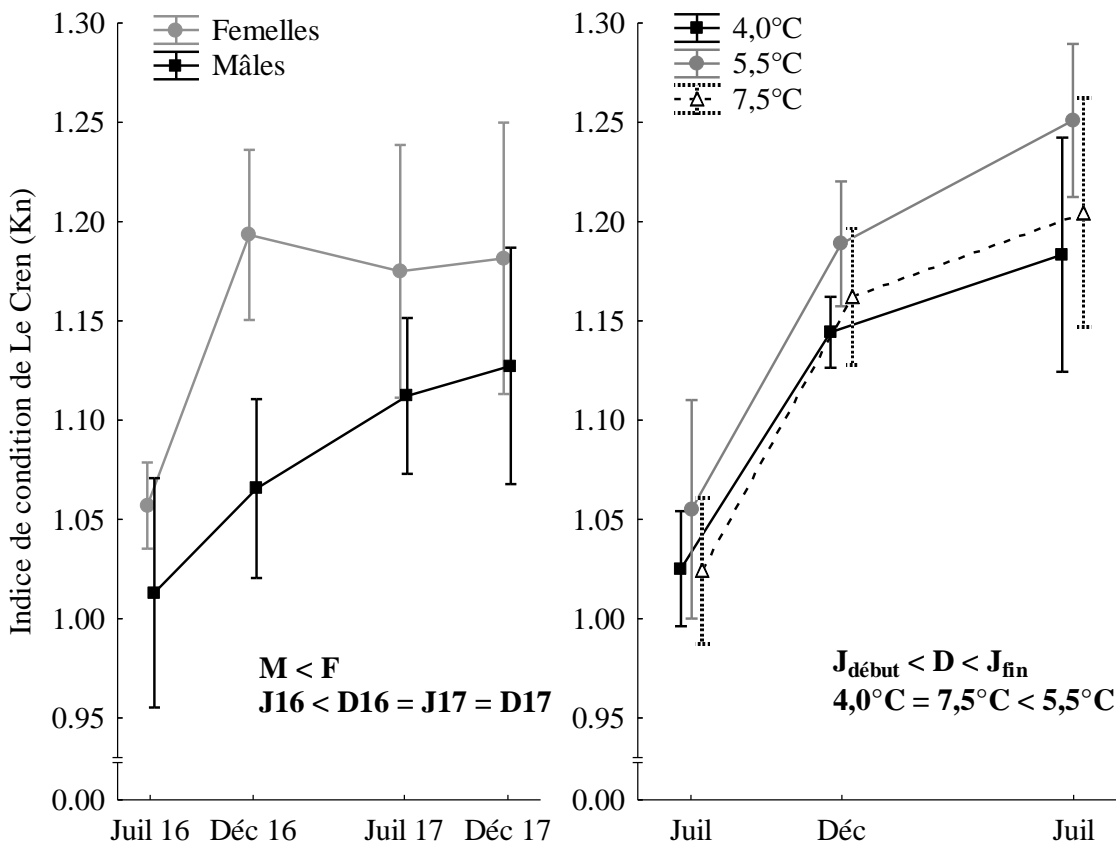


Figure 29 : Analyses comparatives de l'influence du sexe (figure de gauche) et de la température (figure de droite) sur les indices de conditions de Le Cren (Kn). Les résultats statistiques sont issus de tests ANOVA à mesures répétées. L'unité statistique est le bassin (N = 5 pour l'expérience sur l'effet du sexe, N = 8 pour celle de la température). Aucune interaction entre les facteurs n'a été trouvée. Les effets du sexe et de la température ont été indiqués dans les figures : M = mâle; F = femelle; J = juillet ; D = décembre

IMPORTANCE DE CE TYPE D'ÉTUDES EN APPUI AUX SCIENCES HALIEUTIQUES

L'exploitation, la surexploitation et les altérations des paramètres environnementaux sont devenues des enjeux majeurs en sciences halieutiques au cours des dernières décennies dans le monde. L'effondrement des stocks de morue dans l'Atlantique Nord-Ouest en est l'exemple le plus connu (Harris, 1998). Pour y répondre, les évaluations de stocks se sont rigoureusement précisées, de nouveaux indicateurs ainsi que de nouvelles réglementations ont été mis en place. La biologie des espèces a également de plus en plus été prise en compte dans la gestion de l'exploitation des ressources halieutiques et on peut citer en exemple le cas de la morue franche (Dutil *et al.*, 1999 ; MPO, 2019c ; Swain *et al.*, 2019), mais aussi celui du flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord (Bowering et Brodie, 1995 ; Bowering et Nedreaas, 2000 ; Bernier et Chabot, 2013 ; MPO, 2019a).

Dans les années 90, on a assisté à une forte volonté de protection de cette ressource renouvelable qu'est le flétan du Groenland et des pressions concernant sa gestion ont conduit à la « guerre du flétan noir » lors de l'affaire ESTAI, entre le Canada et l'Europe (Harris, 1998 ; Motte, 2006). Aujourd'hui, dans le contexte actuel de gestion durable des ressources exploitées et de changement des paramètres environnementaux, la prise en compte de l'écologie du milieu marin est un principe reconnu (Cushing, 1975), le principe étant de prendre en compte la biologie d'une espèce exploitée, mais aussi ses interactions avec son environnement (Pörtner et Peck, 2010 ; Pörtner *et al.*, 2010 ; Horodysky *et al.*, 2015 ; Koenigstein *et al.*, 2016). La physiologie est une discipline fondamentale, caractérisant la relation d'un organisme avec son environnement, et elle pourrait donc grandement aider en gestion et conservation des pêches (Young *et al.*, 2006).

Alors que certains auteurs pensent que la surpêche est le seul facteur responsable du déclin des morues de l'Atlantique Nord-Ouest (Hutchings et Myers, 1994 ; Myers et Cadigan, 1995), d'autres évoquent la contribution des facteurs environnementaux dans l'effondrement des stocks. La diminution des températures de fonds, de la salinité, de l'abondance de nourriture, mais également l'augmentation de la prédation par les phoques sont autant de

variables qui expliquent la diminution de la conditions de morues, leur migration vers le sud, l'augmentation de la mortalité aux premiers stades de vie et donc, au final, au déclin du recrutement, de leur croissance et de leur abondance dans l'Atlantique Nord (DeYoung et Rose, 1993 ; Mann et Drinkwater, 1994 ; Sinclair, 1996 ; Lambert et Dutil, 1997b ; Dutil et Lambert, 2000 ; Rose *et al.*, 2000). À l'image de la morue franche, le flétan du Groenland est lui aussi sensible à son environnement. Les variations des paramètres biotiques et abiotiques vont définir sa distribution, son régime alimentaire, sa croissance et finalement sa condition, sa survie, sa productivité et le recrutement (Morgan *et al.*, 2003 ; Román *et al.*, 2007 ; Gundersen *et al.*, 2009 ; Dwyer *et al.*, 2010 ; Sünksen *et al.*, 2010 ; Peklova *et al.*, 2012 ; Ait Youcef *et al.*, 2015 ; Barkley *et al.*, 2018 ; Wheeland et Morgan, 2020) (Figure 30).

Le réchauffement et l'appauvrissement en oxygène dissous actuellement observés dans les eaux de fond de l'EGSL inquiètent les gestionnaires qui suspectent une perte et une détérioration de la qualité de l'habitat du flétan du Groenland (MPO, 2019a). L'EGSL est un milieu relativement fermé, qui a pour seul exutoires le détroit de Cabot et celui de Belle Isle. Si les conditions deviennent inadaptées à la survie de l'espèce, on pourrait éventuellement ne plus la retrouver dans cette aire d'habitation qui se situe à la limite sud de sa distribution.

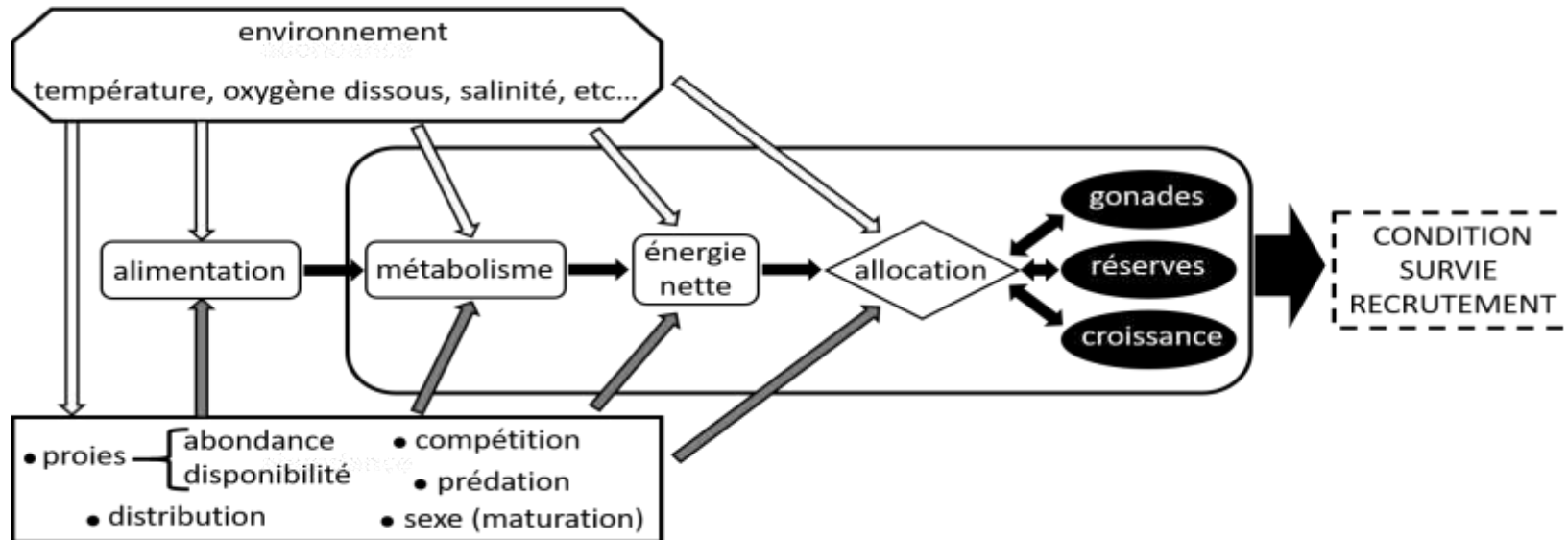


Figure 30 : Schéma conceptuel des relations interdépendantes entre les facteurs abiotiques (octogones), biotiques (rectangles) et la physiologie d'un organisme influençant la condition, la survie et le recrutement d'une population. Pour plus de clarté, toutes les relations possibles ne sont pas représentées. Adapté de Lambert *et al.* (2003)

DIFFICULTÉS RENCONTRÉES AU COURS DE LA RÉALISATION DE CE DOCTORAT

Maintenir cette espèce en milieu expérimental, alors qu'elle a pour habitude de vivre à de grandes profondeurs (> 200 m) est un véritable défi. La capture, le transfert, l'acclimatation, l'alimentation et l'entretien sont autant d'étapes clés et sensibles pour la réussite du maintien en bassins des juvéniles de flétan du Groenland. Le flétan du Groenland est une espèce à croissance lente (Gregg *et al.*, 2006 ; Treble *et al.*, 2008 ; Albert, 2016). Étudier les variations de sa croissance en laboratoire se révèle difficile et nécessite des expériences de longue durée. Malgré les longues durées expérimentales utilisées, les variations de croissance sont demeurées faibles. Les études en milieu expérimental sont très rares pour cette espèce et se limitent finalement aux travaux réalisés à l'Institut Maurice-Lamontagne (IML-MPO) avec la collaboration de l'Institut des sciences de la mer (ISMER-UQAR).

Nous avons utilisé des puces électroniques pour pouvoir *a posteriori*, soit après biopsie, déterminer la croissance en fonction du sexe étant donné l'absence de dimorphisme sexuel chez les juvéniles, mais pas dans notre étude sur l'influence de la température sur la croissance. Dans ce dernier cas, le facteur sexe n'a pu être pris en compte que sur les individus sacrifiés, ce qui a réduit considérablement les effectifs d'analyses de l'effet sexe.

Les puces électroniques utilisées dans le cadre de l'étude présentée au chapitre 1 ont permis de distinguer les mâles et les femelles pour les analyses, mais elles ont également permis de confirmer nos résultats de croissance à l'échelle du bassin présentés dans la publication par une approche à l'échelle individuelle qui montrait les mêmes tendances. Seul un mort a été dénombré sur plus d'une centaine de juvéniles marqués. Ces puces électroniques ont donc l'avantage d'être très peu invasives ; elles sont également très fiables puisque toutes les puces ont bien fonctionné et ont été retrouvées à la fin de l'expérience. Cependant, leur lecture nécessite tout de même une manipulation qui peut être stressante pour le poisson. Les puces n'ont donc été lues qu'à chaque échantillonnage et nous n'avons pu déterminer l'effet du sexe sur le taux d'alimentation et l'efficacité de conversion alimentaire,

ce qui aurait certainement été d'intérêt. Pour colliger ce type de données, nous aurions eu besoin d'utiliser des étiquettes « visuelles », soit colorées ou avec des numéros. Cela nous aurait également permis d'identifier les individus qui exprimaient des comportements agressifs, dominants ou encore d'identifier le premier individu qui allait s'alimenter dans chacun des bassins. Appliquées également à l'expérience sur l'influence de la température sur la croissance, de telles données auraient pu mettre en évidence des différences d'alimentation selon le sexe et la température.

PERSPECTIVES

Ce projet ne met certainement pas fin aux études pouvant être réalisées sur le flétan du Groenland. Voici quelques avenues de recherche qui pourraient être d'intérêt pour faire suite à mon projet.

Tout d'abord, nous n'avons pu, faute de temps, réaliser l'étude d'expression génique prévue initialement. Tous les échantillons sont toutefois préservés adéquatement et pourraient être utilisés dans le cadre d'un projet complémentaire. Ainsi, l'analyse de l'expression de la transcription de certaines hormones associées à la régulation de la croissance et de certaines enzymes liées à l'activité métabolique pourrait mettre en évidence des effets non discernables à l'échelle morphologique. Les hormones de croissance (IGF-1, GH) ainsi que leurs récepteurs (IGF-1R, GH-R) représentent de bons indicateurs de la régulation de la croissance des poissons (Luckenbach *et al.* 2007 ; Moriyama *et al.*, 2000) tout en étant sensibles aux conditions environnementales (Deane et Woo, 2009 ; Reinecke, 2010). Déjà étudiées chez le flétan du Groenland, certaines enzymes du métabolisme aérobie (citrate synthase [CS] et cytochrome c oxidase [COX]) et anaérobie (pyruvate kinase [PK] et lactate deshydrogenase [LDH]) se sont révélées sensibles aux variations d'oxygène dissous (Pillet *et al.*, 2016). L'analyse de l'expression de ces enzymes pourrait améliorer notre compréhension de l'influence du sexe et de la température sur la croissance. Cela pourrait permettre de mettre en évidence des différences de stratégie d'histoire de vie entre les deux sexes au stade juvénile, mais également de nous éclairer quant aux mécanismes qui

expliquent pourquoi, à 7,5°C, malgré une température supérieure, l'incrément en masse et en longueur fut similaire à ceux observés aux deux autres températures avec comme résultat une croissance inférieure lorsque rapportée par degré-jours. Pour les juvéniles capturés sur le terrain, l'analyse de l'expression de ces enzymes pourrait également aider à mettre en évidence d'éventuelles divergences de croissance entre les individus des différentes régions.

Toujours en laboratoire, des analyses de respirométrie ont permis de mettre en évidence l'influence de l'oxygène dissous sur l'activité métabolique des juvéniles de flétan du Groenland (Dupont-Prinet *et al.*, 2013). De telles analyses pourraient être réalisées afin de mieux comprendre l'influence des facteurs étudiés ici, tels que la température et le sexe, sur les capacités métaboliques des juvéniles.

Plusieurs autres études complémentaires pourraient être réalisées sur le terrain afin de vérifier différentes hypothèses formulées dans cette thèse. Ainsi, bien que le régime alimentaire du flétan du Groenland dans l'EGSL soit bien connu en fonction de la taille (Savenkoff, 2012 ; MPO, 2019a), ces analyses se limitent à des individus capturés à l'été et à l'automne, mais aucune donnée n'est disponible en saison hivernale et au printemps. Alors que la densité de population du flétan du Groenland, et donc la compétition intraspécifique, a déjà fait l'objet de plusieurs études (Sünksen *et al.*, 2010 ; Ait Youcef *et al.*, 2015), la compétition interspécifique demeure un élément encore peu connu, notamment en ce qui concerne la population de l'EGSL. Les fortes cohortes de sébaste, *Sebastes* spp., de 2011, 2012 et 2013 (MPO, 2018c) augmentent considérablement la densité de prédateurs de crevettes nordiques, *Pandalus borealis*, dont les juvéniles de flétan du Groenland se nourrissent également (Savenkoff, 2012 ; MPO, 2019a).

Enfin, une question qui demeure omniprésente parmi les scientifiques, pêcheurs et gestionnaires qui gravitent autour de cette espèce, est la précision des tailles à maturité estimées à la suite de l'examen visuel des gonades lors des relevés océanographiques. L'examen visuel étant subjectif, dépendant de l'expertise de nombreux opérateurs différents, une certaine imprécision suscite des critiques sur les estimations qui en sont faites. Réaliser un suivi de la maturité sexuelle par des analyses histologiques et hormonales sur le terrain en fonction de la taille mais aussi en prenant en considération la saison pourrait grandement améliorer l'état de connaissance de la biologie de cette espèce et aider à sa gestion.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude avait pour objectif de renforcer nos connaissances sur l'écophysiologie du flétan du Groenland, l'une des principales espèces de poissons de fond pêchées dans l'EGSL mais aussi sur la côte Est du Canada, dans l'Atlantique Nord-Ouest. Les déterminismes de la croissance des juvéniles mais aussi les facteurs influençant la condition et la mortalité ainsi que l'état de maturité sexuelle ont été étudiés à travers des expériences menées en laboratoire à l'Institut Maurice-Lamontagne (Pêches et Océans Canada) et d'échantillonnages réalisés sur le terrain dans l'EGSL et dans l'Atlantique Nord-Ouest.

Au cours d'une expérience de 18 mois, nous avons pu mettre en évidence une croissance supérieure en masse et en longueur chez les femelles relativement aux mâles avant même l'atteinte de la maturité sexuelle. Les femelles ont de meilleurs indices de condition que les mâles et atteignent plus rapidement leur valeur maximale. Des différences de traits biologiques entre les deux sexes sont observables avant même l'investissement énergétique dans les gonades qui survient à la maturité sexuelle. Un tel phénomène, s'il est également présent dans la nature, peut venir accentuer, en plus des différences de taille à maturité des deux sexes, le déséquilibre du sexe-ratio parmi les adultes de grandes tailles et donc une augmentation du pourcentage de femelles dans les prises commerciales (> 40 cm).

Dans une seconde expérience de 12 mois, nous avons pu démontrer que la température affectait la croissance relative (normalisée en degré-jours) des juvéniles. Le flétan du Groenland étant un organisme ectotherme, malgré une élévation de la température, aucune augmentation de la croissance n'est présente à 7.5°C. À l'inverse, la mortalité était supérieure à 7.5°C comparativement à la température la plus faible utilisée (4.0°C). Les résultats suggèrent qu'à 7.5°C, la température optimale pour la croissance a été dépassée et que toute nouvelle augmentation de température viendrait affecter la croissance, la survie et donc le recrutement de cette espèce. Avec la tendance actuelle de réchauffement des eaux de fonds de l'EGSL, la productivité de cette population et la pêche commerciale qui la cible pourraient être impactées dans les années à venir.

À l'aide des données récoltées en milieu naturel, nous avons pu préciser les outils pour caractériser la condition générale et l'état des réserves énergétiques des juvéniles de flétan du Groenland. Du fait de sa croissance allométrique, l'indice de condition de Le Cren (Kn) s'est révélé pertinent pour caractériser la condition générale des juvéniles. Cependant, l'absence de relation entre Kn et le contenu énergétique du muscle oblige à l'estimation conjointe de la teneur en eau du muscle pour évaluer précisément les réserves énergétiques des juvéniles. La mesure du pourcentage d'eau présent dans le muscle, significativement corrélé à la teneur en énergie, est un proxy pratique pour cette estimation. Nous avons mis en évidence que la condition des juvéniles varie au cours du cycle annuel, avec des valeurs faibles en été et en automne et plus élevées au printemps. Ces résultats suggèrent que les conditions environnementales que rencontrent les juvéniles dans l'EGSL durant l'hiver leur permet de retrouver une bonne condition. Cela met également en évidence des variations de l'incrément en masse relativement à celui en longueur. Des variations du taux d'alimentation et/ou du type de proies ingérées pourraient être la cause de ces fluctuations. En utilisant des outils mis en place dans ce chapitre, des juvéniles de l'EGSL et de l'Atlantique Nord-Ouest ont été comparés et des divergences dans les traits biologiques des individus des deux régions ont été mis en évidence. La condition des juvéniles de l'Atlantique Nord-Ouest était supérieur à ceux de l'EGSL, cependant aucune différence dans la teneur en énergie du muscle n'a été observée.

Finalement, ces travaux ont grandement participé à enrichir nos connaissances sur les déterminants de la croissance des juvéniles de flétan du Groenland, notamment l'effet du sexe, de la température et des différences spatio-temporelles. Ces résultats mettent en lumière le caractère inquiétant et sensible de la population de l'EGSL face au contexte actuel de réchauffement de la température des eaux de fonds. Le devenir de la population ainsi que de la pêche qui cible cette espèce est incertain si les conditions de l'habitat continuent de se modifier de façon négative pour son utilisation par le flétan du Groenland. La mise en place de nouveaux outils pour caractériser la condition générale et les réserves énergétiques des juvéniles pourrait aider les scientifiques, les gestionnaires ainsi que les pêcheurs à mieux comprendre les relations de cette espèce avec son environnement et ainsi aider à la prise de décision quant à sa gestion.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adams, S. M., Shepard, K. L., Greeley, M. S., Jimenez, B. D., Ryon, M. G., Shugart, L. R., McCarthy, J. F., *et al.* 1989. The use of bioindicators for assessing the effects of pollutant stress on fish. *Marine Environmental Research*, 28: 459-464.
- Ait Youcef, W. 2013. 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. Ph. D. thesis. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Q.C, Canada. 145 pp.
- Ait Youcef, W., Lambert, Y., et 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.
- Ait Youcef, W., Lambert, Y., et Audet, C. 2015. Variations in length and growth of Greenland halibut juveniles in relation to environmental conditions. *Fisheries Research*, 167: 38-47.
- Albert, O. T., Nilssen, E. M., Stene, A., Gundersen, A. C., et Nedreaas, K. H. 2001a. Maturity classes and spawning behaviour of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *Fisheries Research*, 51: 217-228.
- Albert, O. T., Nilssen, E. M., Nedreaas, K. H., et Gundersen, A. C. 2001b. Distribution and abundance of juvenile Northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in relation to survey coverage and the physical environment. *ICES Journal of Marine Science*, 58: 1053-1062.

- 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., Kvalsund, M., Vollen, T., et Salberg, A. B. 2009. Towards accurate age determination of Greenland halibut. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 40: 81-95.
- Albert, O. T., Lambert, Y., Vollen, T., Freitas, C., et Heggebakken, L. 2011. Distinguishing pelagic and demersal swimming of deepwater flatfish by recording of body angles. *American Fisheries Society Symposium*, 76: 507-527.
- Albert, O. T. 2016. Growth and formation of annual zones in whole otoliths of Greenland halibut, a slow-growing deep-water fish. *Marine and Freshwater Research*, 67: 937-942.
- Alton, M. S., Bakkala, R. G., Walters, G. E., et Munro, P. T. 1988. Greenland turbot *Reinhardtius hippoglossoides* of the Eastern Bering Sea and Aleutian islands region. *NOAA Technical Report NMFS*, 71: 1-31.
- Amara, R., Meziane, T., Gilliers, C., Hermel, G., et Laffargue, P. 2007. Growth and condition indices in juvenile sole *Solea solea* measured to assess the quality of essential fish habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 351: 201-208.
- Amara, R., Selleslagh, J., Billon, G., et Minier, C. 2009. Growth and condition of 0-group European flounder, *Platichthys flesus* as indicator of estuarine habitat quality. *Hydrobiologia*, 627: 87-98.
- Amundsen, P. A., et Sánchez-Hernández, J. 2019. Feeding studies take guts – critical review and recommendations of methods for stomach contents analysis in fish. *Journal of Fish Biology*, 95: 1364-1373.
- Anderson, J. T. 1988. A review of size dependant survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 8: 55-66.

- Anderson, R. A., et Vitt, L. J. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*, 84: 145-157.
- Armstrong, J. D., Priede, I. G., et Smith, K. L. 1991. Temporal change in foraging behaviour of the fish *Coryphaenoides (Nematonurus) yaquinae* in the central North Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 76: 195-199.
- Arthur, J. R., et Albert, E. 1993. Use of parasites for separating stocks of Greenland halibut (*Reinhardtius hippogossoides*) in the Canadian Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50: 2175-2181.
- Barkley, A. N., Fisk, A. T., Hedges, K. J., Treble, M. A., et Hussey, N. E. 2018. Transient movements of a deep-water flatfish in coastal waters. Implications of inshore-offshore connectivity for fisheries management. *Journal of Applied Ecology*, 55: 1–11.
- Barot, S., Heino, M., Brien, L. O., et Dieckmann, U. 2004. Reaction norms for age and size at maturation: Study of the long-term trend (1970-1998) for Georges Bank and Gulf of Maine cod stocks. IIASA Interim Report, IR-04-011: 1-25.
- Barot, S., Heino, M., Morgan, M. J., et Dieckmann, U. 2005. Maturation of Newfoundland American plaice (*Hippoglossoides platessoides*): Long-term trends in maturation reaction norms despite low fishing mortality? *ICES Journal of Marine Science*, 62: 56-64.
- Bernier, B., et Chabot, D. 2013. 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., 2012/140: viii + 85 p.
- Beverton, R. J. H., et Holt, S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fishery investigations Series II, Vol XIX: 533p. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, London.

- Birkeland, C., et Dayton, P. K. 2005. The importance in fishery management of leaving the big ones. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 20: 354-358.
- Björnsson, B., et Tryggvadóttir, S. V. 1996. Effects of size on optimal temperature for growth and growth efficiency of immature Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*, 142: 33-42.
- Björnsson, B., Steinarsson, A., et Oddgeirsson, M. 2001. Optimal temperature for growth and feed conversion of immature cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science*, 58: 29-38.
- Blair Holtby, L., et Healy, M. C. 1990. Sex-specific life history tactics and risk-taking in coho salmon. *Ecology*, 71: 678-690.
- Boje, J., et Hareide, N.-R. 1993. Trial deepwater longline fishery in the Davis Strait, May-June 1992. NAFO SCR Document., 93/53: 1-6.
- Boje, J., Neuenfeldt, S., Sparrevohn, C. R., Eigaard, O., et Behrens, J. W. 2014. Seasonal migration, vertical activity, and winter temperature experience of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in West Greenland waters. *Marine Ecology Progress Series*, 508: 211-222.
- Bolger, T., et Connolly, P. L. 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology*, 34: 171-182.
- Bourdages, H., Brassard, C., Desgagnés, M., Galbraith, P., Gauthier, J., Légaré, B., Nozères, C., *et al.* 2016. Preliminary results from the groundfish and shrimp multidisciplinary survey in August 2015 in the Estuary and Northern Gulf of St. Lawrence. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc., 2016/004: v+87.
- Bowering, W. R. 1982. Population dynamics of Greenland halibut in the Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Research*, 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., et Chumakov, A. K. 1989. Distribution and relative abundance of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum)) in the Canadian Northwest Atlantic from Davis Strait to the Northern Grand Bank. Fisheries Research, 7: 301-327.
- Bowering, W. R., et Brodie, W. B. 1991. Distribution of commercial flatfishes in the Newfoundland-Labrador region of the Canadian Northwest Atlantic and changes in certain biological parameters since exploitation. Netherlands Journal of Sea Research, 27: 407-422.
- Bowering, W. R., et Lilly, G. R. 1992. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) off Southern Labrador and Northeastern Newfoundland (Northwest Atlantic) feed primarily on capelin (*Mallotus villosus*). Netherlands Journal of Sea Research, 29: 211-222.
- Bowering, W. R., et Brodie, W. B. 1995. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). A review of the dynamics of its distribution and fisheries off Eastern Canada and Greenland. In Deep-water Fisheries of the North Atlantic Oceanic Slope, pp. 113-160. Éd. par A. G. Hopper. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Bowering, W. R., et Power, D. 1995. Spatial distribution of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum)) in the Labrador-Eastern Newfoundland area of the Canadian Northwest Atlantic. NAFO Scientific Council Studies, 22: 51-61.
- Bowering, W. R., et Nedreaas, K. H. 2000. A comparison of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum)) fisheries and distribution in the Northwest and Northeast Atlantic. Sarsia, 85: 61-76.

- Bowering, W. R., et 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.
- Boyar, H. C. 1964. Occurrence of the Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum), in shallow waters in the Gulf of Maine. *Copeia*, 1: 232-233.
- Bradford, M. M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72: 248-254.
- Breitburg, D., Levin, L. A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chavez, F. P., Conley, D. J., Garçon, V., *et al.* 2018. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science*, 359: 1-11.
- Brett, J. R. 1979. Environmental factors and growth. *Dans Fish Physiology*. vol. VIII, pp. 599-675. Éd. par W. S. Hoar, D. J. Randall, et J. R. Brett. Academic Press, London.
- Brett, J. R., et Groves, T. D. D. 1979. Physiological energetics. *Dans Fish Physiology*. vol. VIII, pp. 279-352. Éd. par W. S. Hoar, D. J. Randall, et J. R. Brett. Academic Press, London.
- Brodie, W. B., Power, D., et Healey, B. P. 2010. The Canadian fishery for Greenland halibut in SA 2 + Div. 3KLMNO, with emphasis on 2009. NAFO SCR Document., 10/35: 1-19.
- Brown, S. C., Bizzarro, J. J., Cailliet, G. M., et Ebert, D. A. 2012. Breaking with tradition: Redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environmental Biology of Fishes*, 95: 3-20.
- Burel, C., Person-Le Ruyet, J., Gaumet, F., Le Roux, A., Sévère, A., et Boeuf, G. 1996. Effects of temperature on growth and metabolism in juvenile turbot. *Journal of Fish Biology*, 49: 678-692.

- Cadrin, S. X., Kerr, L. A., et Mariani, S. 2013. Stock Identification Methods: Applications in Fishery Science. Academic Press. 588 pp.
- Campana, S. E. 1996. Year-class strength and growth rate in young Atlantic cod *Gadus morhua*. Marine Ecology Progress Series, 135: 21-26.
- Carr, R. S., et Neff, J. M. 1984. Quantitative semi-automated enzymatic assay for tissue glycogen. Comparative Biochemistry and Physiology, 77: 447-449.
- Carrier, E., Ferchaud, A.-L., Normandeau, E., Sirois, P., et Bernatchez, L. 2020. Estimating the contribution of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) stocks to nurseries by means of genotyping-by-sequencing, sex and time matter. Evolutionary Applications: 1-13. Early view, DOI: 10.1111/eva.12979
- Casalini, M., Reichard, M., et Smith, C. 2010. The effect of crowding and density on male mating behaviour in the rose bitterling (*Rhodeus ocellatus*). Behaviour, 147: 1035-1050.
- Casini, M., Cadrinale, M., et Hjelm, J. 2006. Inter-annual variation in herring, *Clupea harengus*, and sprat, *Sprattus sprattus*, condition in the central Baltic Sea: what gives the tune? Oikos, 112: 638-650.
- Chabot, D., et Dutil, J.-D. 1999. Reduced growth of Atlantic cod in non-lethal hypoxic conditions. Journal of Fish Biology, 55: 472-491.
- Chabot, D., et Claireaux, G. 2019. Ecophysiology. Dans Atlantic Cod: A Bio-Ecology, First Edit, p. 416. Éd. par G. A. Rose. John Wiley & Sons Ltd, hoboken.
- Chiperzak, D. B., Saurette, F., et Raddi, P. 1995. First record of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Beaufort sea (Arctic Ocean). Arctic, 48: 368-371.
- Claireaux, G., Webber, D. M., Kerr, S. R., et Boutilier, R. G. 1995. Physiology and behaviour of free-swimming Atlantic cod (*Gadus morhua*) facing fluctuating temperature conditions. Journal of Experimental Biology, 198: 49-60.

- Clark, E. 1958. Jellied condition in *Paralichthys squamilentus* from the Gulf of Mexico. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, 21: 187-189.
- 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.
- Cooper, D. W., Maslenikov, K. P., et Gunderson, D. R. 2007. Natural mortality rate, annual fecundity, and maturity at length for Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from the Northeastern Pacific Ocean. *Fishery Bulletin*, 105: 296-304.
- Craig, S. R., Mackenzie, D. S., Jones, G., et Gatlin, D. M. 2000. Seasonal changes in the reproductive condition and body composition of free-ranging red drum, *Sciaenops ocellatus*. *Aquaculture*, 190: 89-102.
- Cushing, D. H. 1974. The possible density dependence of larval mortality in fishes. *Dans The Early Life History of Fish*, pp. 103-111. Éd. par J. H. S. Blaxter. Springer-Verlag, Berlin.
- Cushing, D. H. 1975. *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge University Press, Cambridge. 278 pp.
- Dawe, E. G., Bowering, W. R., et Joy, J. B. 1998. Predominance of squid (*Gonatus* spp.) in the diet of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) on the deep slope of the Northeast Newfoundland continental shelf. *Fisheries Research*, 36: 267-273.
- Dawson, A. S., et 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.
- Day, T., et Taylor, P. D. 1997. Von Bertalanffy's growth equation should not be used to model age and size at maturity. *The American Naturalist*, 149: 381-393.

- de Groot, S. J. 1970. Some notes on an ambivalent behaviour of the Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* (Walb.) Pisces: Pleuronectiformes. *Journal of Fish Biology*, 2: 275-279.
- Deane, E. E., et Woo, N. Y. S. 2009. Modulation of fish growth hormone levels by salinity, temperature, pollutants and aquaculture related stress: A review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 19: 97-120.
- Dennard, S. T., McMeans, B. C., et Fisk, A. T. 2009. Preliminary assessment of Greenland halibut diet in Cumberland Sound using stable isotopes. *Polar Biology*, 32: 941-945.
- DeYoung, B., et Rose, G. A. 1993. On recruitment and distribution of Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50: 2729-2741.
- DFO. 2018. Assessment of Greenland halibut in the Gulf of St. Lawrence (4RST) in 2016. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document., 2017/049.
- DFO. 2019. Assessment of the Gulf of St. Lawrence (4RST) Greenland halibut stock in 2018. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document., 2019/023.
- Diaz, R. J., et Rosenberg, R. 1995. Marine benthic hypoxia: a review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 33: 245-303.
- Diaz, R. J., et Rosenberg, R. 2008. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*, 321: 926-929.
- Diaz, R. J., et Breitburg, D. L. 2009. The hypoxic environment. *Dans Fish Physiology*, pp. 1-23. Éd. par J. G. Richards, A. P. Farrell, et B. C. J. Academic Press, Amsterdam.
- Dinis, M. T., Ribeiro, L., Soares, F., et Sarasquete, C. 1999. A review on the cultivation potential of *Solea senegalensis* in Spain and in Portugal. *Aquaculture*, 176: 27-38.

- Dominguez-Petit, R., Ouellet, P., et Lambert, Y. 2013. Reproductive strategy, egg characteristics and embryonic development of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). ICES Journal of Marine Science, 70: 342-351.
- dos Santos, J., Burkow, I. C., et 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.
- Doubleday, W. G. 1981. Manual on groundfish surveys in the Northwest Atlantic. NAFO Scientific Council Studies, 2: 7-55.
- Drazen, J. C. 2002. A seasonal analysis of the nutritional condition of deep-sea macrourid fishes in the North-East Pacific. Journal of Fish Biology, 60: 1280–1295.
- Dupont-Prinet, A., Vagner, M., Chabot, D., et Audet, C. 2013. Impact of hypoxia on the metabolism of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 70: 461-469.
- Dupont Cyr, B.-A., Tveiten, H., Vandenberg, G. W., Blier, P. U., Roy, R. L., et Le François, N. R. 2018. Characterization of the growth rate of adult wolffishes *Anarhichas minor* and *A. lupus*: Is avoidance of paternal care at the origin of the expression of a sexual size dimorphism? Aquaculture, 497: 24-31.
- Dutil, J. D., Castonguay, M., Gilbert, D., et 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., et Lambert, Y. 2000. Natural mortality from poor condition in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 57: 826-836.

- Dwyer, K. S., Buren, A., et 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.
- Dwyer, K. S., Treble, M. A., et Campana, S. E. 2016. Age and growth of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic : A changing perception based on bomb radiocarbon analyses. *Fisheries Research*, 179: 342-350.
- Dyck, M., Warkentin, P. H., et Treble, M. A. 2007. A bibliography on Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (a.k.a. Greenland turbot) 1936-2005. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 2683: iv + 309.
- Edwards, T. M., Miller, H. D., et Guillette, L. J. 2006. Water quality influences reproduction in female mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) from eight Florida springs. *Environmental Health Perspectives*, 114: 69-75.
- Eliassen, J. -E, et Vahl, O. 1982a. 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.
- Eliassen, J. -E, et Vahl, O. 1982b. 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.
- Ernande, B., Dieckmann, U., et Heino, M. 2004. Adaptive changes in harvested populations: Plasticity and evolution of age and size at maturation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271: 415-423.
- Fairbairn, D. J. 1981. Biochemical genetic analysis of population differentiation in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from the Northwest Atlantic, Gulf of St. Lawrence, and Bering Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38: 669-677.

- Fairbairn, D. J., Blanckenhorn, W. U., et Székely, T. 2007. Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism. Oxford University Press. 265 pp.
- Fairchild, E. A., et Howell, W. H. 2001. Optimal stocking density for juvenile winter flounder *Pseudopleuronectes americanus*. Journal of the World Aquaculture Society, 32: 300-308.
- Fang, J., Tian, X., et Dong, S. 2010. The influence of water temperature and ration on the growth, body composition and energy budget of tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*). Aquaculture, 299: 106-114.
- Federov, K. Y. E. 1971. Zoogeographic characteristics of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum). Journal of Ichthyology, 11: 971-975.
- Fisk, A. T., Tittlemier, S. A., Pranschke, J. L., et Norstrom, R. J. 2002. Using anthropogenic contaminants and stable isotopes to assess the feeding ecology of Greenland sharks. Ecology, 83: 2162-2172.
- Fitzhugh, G. R., Crowder, L. B., et Monaghan, J. P. 1996. Mechanisms contributing to variable growth in juvenile Southern flounder (*Paralichthys lethostigma*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 53: 1964-1973.
- Fonds, M., Cronie, R., Vethaak, A. D., et Van der Puyl, P. 1992. Metabolism, food consumption and growth of plaice (*Pleuronectes platessa*) and flounder (*Platichthys flesus*) in relation to fish size and temperature. Netherlands Journal of Sea Research, 29: 127-143.
- Fonds, M., Tanaka, M., et Van der Veer, H. W. 1995. Feeding and growth of juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* in relation to temperature and food supply. Netherlands Journal of Sea Research, 34: 111-118.
- Frank, K. T., Petrie, B., Choi, J. S., et Leggett, W. C. 2005. Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. Science, 308: 1621-1623.

- Frings, C. S., Fendley, T. W., Dunn, R. T., et Queen, C. A. 1972. Improved determination of total serum lipids by the sulfo-phospho-vanillin reaction. *Clinical Chemistry*, 18: 673-674.
- Frisk, M., Skov, P. V., et Steffensen, J. F. 2012. Thermal optimum for pikeperch (*Sander lucioperca*) and the use of ventilation frequency as a predictor of metabolic rate. *Aquaculture*, 324-325: 151-157.
- Fry, F. E. J. 1947. Effect of environment on animal activity. Publications of the Ontario Fisheries Research Laboratory, No. 68. University of Toronto Studies Biological Series, 55: 1-62.
- Fry, F. E. J., et Hart, J. S. 1948. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. *Biological Bulletin*, 94: 66-77.
- Fry, F. E. J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. *Dans Fish Physiology. Volume VI, Environmental Relations and Behavior*, pp. 1-98. Éd. par W. S. Hoar et D. J. Randall. Academic Press, New York. 559 pp.
- Fuselier, L., Decker, P., Lunski, J., Mastel, T., et Skolness, S. 2007. Sex differences and size at emergence are not linked to biased sex ratios in the common green darner, *Anax junius* (Odonata : Aeshnidae). *Journal of Freshwater Ecology*, 22: 107-117.
- Galbraith, P. S., Chassé, J., Caverhill, C., Nicot, P., Gilbert, D., Lefaivre, D., et Lafleur, C. 2019. Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2018. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2019/046: v + 79 p.
- García-López, Á., Couto, E., Canario, A. V. M., Sarasquete, C., et Martínez-Rodríguez, G. 2007. Ovarian development and plasma sex steroid levels in cultured female Senegalese sole *Solea senegalensis*. *Comparative Biochemistry and Physiology -Part A : Molecular and Integrative Physiology*, 146: 342-354.

- Garcia, S. M., Kolding, J., Rice, J., Rochet, M. J., Zhou, S., Arimoto, T., Beyer, J. E., *et al.* 2012. Reconsidering the consequences of selective fisheries. *Science*, 335: 1045-1047.
- Gerritsen, H. D., McGrath, D., Lordan, C., et Harlay, X. 2010. Differences in habitat selection of male and female megrim (*Lepidorhombus whiffiagonis*, Walbaum) to the West of Ireland. A result of differences in life-history strategies between the sexes? *Journal of Sea Research*, 64: 487-493.
- Ghinter, L., Lambert, Y., et Audet, C. 2019. Influence of sex on growth of juvenile Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Research*, 219. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.105332>
- 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: 12.
- Gilbert, D., Sundby, B., Gobeil, C., Mucci, A., et 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.
- Gilbert, D., Chabot, D., Archambault, P., Rondeau, B., et Hébert, S. 2007. Appauvrissement en oxygène dans les eaux profondes du Saint-Laurent marin - Causes possibles et impacts écologiques. *Le Naturaliste canadien*, 131: 67-75.
- Gilliers, C., Claireaux, G., Galois, R., Loizeau, V., et Le Pape, O. 2012. Influence of hydrocarbons exposure on survival, growth and condition of juvenile flatfish: A mesocosm experiment. *Journal of Life Sciences*, 4: 113-122.
- Giraldo, C., Stasko, A., Walkusz, W., Majewski, A., Rosenberg, B., Power, M., Swanson, H., *et al.* 2018. Feeding of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Canadian Beaufort Sea. *Journal of Marine Systems*, 183: 32-41.

- Godø, O. R., et Haug, T. 1989. A review of the natural history, fisheries, and management of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in the Eastern Norwegian and Barents Seas. ICES Journal of Marine Science, 46: 62-75.
- Goolish, E. M., et Adelman, I. R. 1984. Effects of ration size and temperature on the growth of juvenile common carp (*Cyprinus carpio* L.). Aquaculture, 36: 27-35.
- Gregg, J. L., Anderl, D. M., et Kimura, D. K. 2006. Improving the precision of otolith-based age estimates for Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) with preparation methods adapted for fragile sagittae. Fishery Bulletin, 104: 643-648.
- Gulland, J. A. 1965. Survival of youngest stages of fish and its relation to year-class strength. Spec. Publs Int. Comm. NW Atl. Fish., 6: 363-371.
- Gundersen, A. C., Kjesbu, O. S., Nedreaas, K. H., et Stene, A. 1999. Fecundity of Northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 25: 29-36.
- Gundersen, A. C., Nedreaas, K. H., Kjesbu, O. S., et Albert, O. T. 2000. Fecundity and recruitment variability of Northeast Arctic Greenland halibut during 1980-1998, with emphasis on 1996-1998. Journal of Sea Research, 44: 45-54.
- Gundersen, A. C., Ronneberg, J. E., et Boje, J. 2001. Fecundity of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* Walbaum) in East Greenland waters. Fisheries Research, 51: 229-236.
- Gundersen, A. C. 2003. Sexual maturity, fecundity and nursery ground of Northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum)). Ph. D. thesis. University of Bergen, Bergen, Norway. 166 pp.
- Gundersen, A. C., Simonsen, C. S., Jørgensen, O. A., Fossen, I., Lyberth, B., et Boje, J. 2004. Sexual maturity and spawning of Greenland halibut, *R. hippoglossoides*, in West Greenland waters. ICES CM 2004/K:72 Poster.

- Gundersen, A. C., Hjørleifsson, E., et Kennedy, J. 2009. Fecundity of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* W.) in the waters of Iceland. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 40: 75-80.
- Gundersen, A. C., Stenberg, C., Fossen, I., Lyberth, B., et Boje, J. 2010. Sexual maturity cycle and spawning of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in the Davis Strait. *Journal of Fish Biology*, 77: 211-226.
- Haard, N. F. 1987. Protein and non-protein nitrogen constituents in jellied American plaice *Hippoglossoides platessoides*. *Canadian Institute of Food Science and Technology Journal*, 20: 98-101.
- Hagen, Ø., Solberg, C., et Johnston, I. A. 2006. Sexual dimorphism of fast muscle fibre recruitment in farmed Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*, 261: 1222-1229.
- Hallaråker, H., Folkvord, A., et Stefansson, S. O. 1995. Growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) related to temperature, day length and feeding regime. *Netherlands Journal of Sea Research*, 34: 139-147.
- Halliday, R. G., et Pinhorn, A. T. 2002. A review of the scientific and technical bases for policies on the capture of small fish in North Atlantic groundfish fisheries. *Fisheries Research*, 57: 211-222.
- Handeland, S. O., Imsland, A. K., et Stefansson, S. O. 2008. The effect of temperature and fish size on growth, feed intake, food conversion efficiency and stomach evacuation rate of Atlantic salmon post-smolts. *Aquaculture*, 283: 36-42.
- Harris, M. 1998. *Lament for an Ocean: The Collapse of the Atlantic Cod Fishery: A True Crime Story*. McClelland & Stewart, Toronto. 352 pp.

- Haug, T., et Gulliksen, J. 1982. Size, age, occurrence, growth, and food of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) in coastal waters of Western Spitzbergen. *Sarsia*, 67: 293-297.
- Healey, B. P., Mahé, J. C., et Morgan, M. J. 2010. An assessment of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in NAFO Subarea 2 and Divisions 3KLMNO. NAFO SCR Document. 10/40: 1-108.
- Healey, B. P. 2013. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in NAFO subarea 2 and divisions 3KLMNO: Stock trends based on annual Canadian research vessel survey results during 1978-2012. NAFO SCR Document. 13/29: 1-61.
- Hedges, K. J., Macphee, S., Valtýsson, H. Þ., Johannesen, E., et Mecklenburg, C. W. 2017. Marine fishes. *Dans* State of the Arctic Marine Biodiversity Report, pp. 109-127. Éd. par M. F. Tom Barry, Courtney Price, Marianne Olsen, Tom Christensen. Conservation of Arctic Flora and Fauna.
- Heino, M. 1998. Management of evolving fish stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 1971-1982.
- Heino, M., et Dieckmann, U. 2008. Detecting fisheries-induced life-history evolution : an overview of the reaction-norm approach. *Bulletin of Marine Science*, 83: 69-93.
- Heino, M., Díaz Pauli, B., et Dieckmann, U. 2015. Fisheries-induced evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46: 461-480.
- Hidalgo, F., Alliot, E., et Thebault, H. 1987. Influence of water temperature on food intake, food efficiency and gross composition of juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture*, 64: 199-207.

- Hidalgo, M., Massutí, E., Moranta, J., Cartes, J., Lloret, J., Oliver, P., et Morales-Nin, B. 2008. Seasonal and short spatial patterns in European hake (*Merluccius merluccius* L.) recruitment process at the Balearic Islands (Western Mediterranean): The role of environment on distribution and condition. *Journal of Marine Systems*, 71: 367-384.
- Hopkins, K. D. 1992. Reporting fish growth: A review of the basics. *World Aquaculture Society*, 23: 173-179.
- Horodysky, A. Z., Cooke, S. J., et Brill, R. W. 2015. Physiology in the service of fisheries science: Why thinking mechanistically matters. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 25: 425-447.
- Horppila, J., Estlander, S., Olin, M., Pihlajamäki, J., Vinni, M., et Nurminen, L. 2011. Gender-dependent effects of water quality and conspecific density on the feeding rate of fish – factors behind sexual growth dimorphism. *Oikos*, 120: 855-861.
- Huey, R. B., et Stevenson, R. D. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 366: 357-366.
- Hurst, T. P., Spencer, M. L., Sogard, S. M., et Stoner, A. W. 2005. Compensatory growth , energy storage and behavior of juvenile Pacific halibut *Hippoglossus stenolepis* following thermally induced growth reduction. *Marine Ecology Progress Series*, 293: 233-240.
- Hurst, T. P. 2007. Causes and consequences of winter mortality in fishes. *Journal of Fish Biology*, 71: 315-345.
- Hutchings, J. A., et Myers, R. A. 1994. What can be learned from the collapse of a renewable resource? Atlantic cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 2126-2146.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.

- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.
- Imslund, A. K., Sunde, L. M., Folkvord, A., et Stefansson, S. O. 1996. The interaction of temperature and fish size on growth of juvenile turbot. *Journal of Fish Biology*, 49: 926-940.
- Imslund, A. K., Folkvord, A., Grang, G. L., et Stefansson, S. O. 1997. Sexual dimorphism in growth and maturation of turbot, *Scophthalmus maximus* (Rafinesque, 1810). *Aquaculture Research*, 28: 101-114.
- Imslund, A. K., Nilsen, T., et Folkvord, A. 1998. Stochastic simulation of size variation in turbot: possible causes analysed with an individual-based model. *Journal of Fish Biology*, 53: 237-258.
- Imslund, A. K., Foss, A., Gunnarsson, S., Berntssen, M. H. G., FitzGerald, R., Bonga, S. W., Ham, E. v., et al. 2001. The interaction of temperature and salinity on growth and food conversion in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture*, 198: 353-367.
- Imslund, A. K., Foss, A., Conceição, L. E. C., Dinis, M. T., Delbare, D., Schram, E., Kamstra, A., et al. 2003. A review of the culture potential of *Solea solea* and *S. senegalensis*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 13: 379-407.
- Imslund, A. K., Foss, A., Folkvord, A., Stefansson, S. O., et Jonassen, T. M. 2005. The interrelation between temperature regimes and fish size in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*): Effects on growth and feed conversion efficiency. *Fish Physiology and Biochemistry*, 31: 347-361.
- Isaac, J. L. 2005. Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammal Review*, 35: 101-115.
- Jakupsstovu, S. H. 1988. Growth, sexual maturation, and spawning season of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*, in Faroese waters. *Fisheries Research*, 6: 201-215.

- Jobling, M., Knudsen, R., Pedersen, P. S., et Dos Santos, J. 1991. Effects of dietary composition and energy content on the nutritional energetics of cod, *Gadus morhua*. *Aquaculture*, 92: 243-257.
- Jobling, M. 1993. Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. *Dans Fish Ecophysiology*, pp. 1-44. Éd. par J. C. Rankin et F. B. Jensen. Chapman and Hall, London.
- Jonassen, T. M., Imsland, A. K., et Stefansson, S. O. 1999. The interaction of temperature and fish size on growth of juvenile halibut. *Journal of Fish Biology*, 54: 556-572.
- Jørgensen, O. A. 1997. Pelagic occurrence of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum), in West Greenland waters. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 21: 39-50.
- Jørgensen, C., Enberg, K., Dunlop, E. S., Arlinghaus, R., Boukal, D. S., Brander, K., Ernande, B., et al. 2007. Ecology: Managing evolving fish stocks. *Science*, 318: 1247-1248.
- Junquera, S., et Zamarro, J. 1994. Sexual maturity and spawning of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from Flemish pass area. *NAFO Scientific Council Studies*, 20: 47-52.
- Junquera, S., Román, E., Paz, X., et Ramilo, G. 1999. Changes in Greenland halibut growth, condition and fecundity in the Northwest Atlantic (Flemish pass, Flemish Cap and Southern Grand Bank). *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 25: 17-28.
- Kapel, F. O. 2000. Feeding habits of harp and hooded seals in Greenland waters. *NAMMCO Scientific Publications*, 2: 50-64.
- Kaplan, E. L., et Meier, P. 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association*, 53: 457-481.

- Karl, H., Numata, J., et Lahrssen-Wiederholt, M. 2018. Variability of fat, water and protein content in the flesh of beaked redfish (*Sebastes mentella*) and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from Arctic fishing grounds. *Journal of Consumer Protection and Food Safety*, 13: 383-389.
- Kennedy, J., Gundersen, A. C., et Boje, J. 2009. When to count your eggs : Is fecundity in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* W.) down-regulated? *Fisheries Research*, 100: 260-265.
- Kennedy, J., Gundersen, A. C., Høines, Å. S., et Kjesbu, O. S. 2011. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) spawn annually but successive cohorts of oocytes develop over 2 years, complicating correct assessment of maturity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68: 201-209.
- Keyl, F., Kempf, A. J., et Sell, A. F. 2015. Sexual size dimorphism in three North Sea gadoids. *Journal of Fish Biology*, 86: 261-275.
- Khan, R. A., Dawe, M., Bowering, W. R., et Misra, R. K. 1982. Blood protozoa as an aid for separating stocks of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides*, in the Northwestern Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39: 1317-1322.
- Khan, R. A., Munehara, H., Ryan, K., et Lawson, J. W. 1997. Influence of *Haemobaphes cyclopterina* and *H. intermedius* (Copepoda) on Arctic cod (*Boreogadus saida*) and tidepool sculpins (*Oligocottus maculosus*), respectively. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 1280-1284.
- Koenigstein, S., Mark, F. C., Gößling-Reisemann, S., Reuter, H., et Pörtner, H. O. 2016. Modelling climate change impacts on marine fish populations: process-based integration of ocean warming, acidification and other environmental drivers. *Fish and Fisheries*, 17: 972-1004.
- Kramer, D. L. 1987. Dissolved oxygen and fish behavior. *Environmental Biology of Fishes*,

18: 81-92.

- Laidre, K. L., Heide-Jørgensen, M. P., Jørgensen, O. A., et Treble, M. A. 2004. Deep-ocean predation by a high Arctic cetacean. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 430-440.
- Lambert, Y., et Dutil, J. 1997a. 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: 104-112.
- Lambert, Y., et Dutil, J. 1997b. 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., Yaragina, N. A., Kraus, G., Marteinsdottir, G., et Wright, P. J. 2003. Using environmental and biological indices as proxies for egg and larval production of marine fish. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 33: 115-159.
- Law, R., et Grey, D. R. 1989. Evolution of yields from populations with age-specific cropping. *Evolutionary Ecology*, 3: 343-359.
- Law, R. 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 659-668.
- Law, R. 2007. Fisheries-induced evolution: present status and future directions. *Marine Ecology Progress Series*, 335: 271-277.
- Le Cren, E. D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *The Journal of Animal Ecology*, 20: 201-219.
- Lear, W. H. 1970. Fecundity of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Newfoundland-Labrador area. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 27: 1880-1882.

- Lefort, S., Gratton, Y., Mucci, A., Dadou, I., et Gilbert, D. 2012. Hypoxia in the lower St. Lawrence estuary: How physics controls spatial patterns. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 117: 1-14.
- Lester, N. P., Shuter, B. J., et Abrams, P. A. 2004. Interpreting the von Bertalanffy model of somatic growth in fishes: the cost of reproduction. *Proceedings of the Royal Society B*, 271: 1625-1631.
- Levi, F., Boutoute, M., et Mayzaud, P. 2005. Lipid composition of *Symphodus ocellatus* (Perciforme: Labridae) in the North-Western Mediterranean: Influence of two different biotopes. *Marine Biology*, 146: 805-814.
- Lloret, J., et Planes, S. 2003. Condition, feeding and reproductive potential of white seabream *Diplodus sargus* as indicators of habitat quality and the effect of reserve protection in the Northwestern Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 248: 197-208.
- Lloret, J., Gaalzin, R., Gil de Sola, L., Souplet, A., et Demestre, M. 2005. Habitat related differences in lipid reserves of some exploited fish species in the North-Western Mediterranean continental shelf. *Journal of Fish Biology*, 67: 51-65.
- Lloret, J., Demestre, M., et Sánchez-Pardo, J. 2007. Lipid reserves of red mullet (*Mullus barbatus*) during pre-spawning in the Northwestern Mediterranean. *Scientia Marina*, 71: 269-277.
- Lloret, J., Demestre, M., et Sanchez-Pardo, J. 2008. Lipid (energy) reserves of European hake (*Merluccius merluccius*) in the North-Western Mediterranean. *Vie et milieu - Life and environment*, 58: 77-85.
- Lloret, J., Shulman, G., et Love, R. 2014. *Condition and Health Indicators of Exploited Marine Fishes*. Wiley Blackwell, Oxford. 247 pp.
- Love, R. M. 1970. *The Chemical Biology of Fishes*. Academic Press, New York. 547 pp.

- Lozán, J. L. 1992. Sexual differences in food intake, digestive tract size, and growth performance of the dab, *Limanda limanda* L. Netherlands Journal of Sea Research, 29: 223-227.
- Luckenbach, J. A., Murashige, R., Daniels, H. V., Godwin, J., et Borski, R. J. 2007. Temperature affects insulin-like growth factor I and growth of juvenile Southern flounder, *Paralichthys lethostigma*. Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology, 146: 95-104.
- Maddock, D. M., et 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.
- Mandiki, S. N. M., Babiak, I., Bopopi, J. M., Leprieur, F., et Kestemont, P. 2005. Effects of sex steroids and their inhibitors on endocrine parameters and gender growth differences in Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) juveniles. Steroids, 70: 85-94.
- Mann, K. H., et Drinkwater, K. F. 1994. Environmental influences on fish and shellfish production in the Northwest Atlantic. Environmental Reviews, 2: 16-32.
- Marcoux, M., McMeans, B. C., Fisk, A. T., et Ferguson, S. H. 2012. Composition and temporal variation in the diet of beluga whales, derived from stable isotopes. Marine Ecology Progress Series, 471: 283-291.
- Mattson, N. S., et Riple, T. H. 1989. Metomidate, a better anesthetic for cod (*Gadus morhua*) in comparison with bezocaine, MS-222, chlorobutanol, and phenoxyethanol. Aquaculture, 83: 89-94.
- Mazeaud, M. M., Mazeaud, F., et Donaldson, E. M. 1977. Primary and secondary effects of stress in fish: Some new data with a general review. Transactions of the American Fisheries Society, 106: 201-212.

- McBryan, T. L., Anttila, K., Healy, T. M., et Schulte, P. M. 2013. Responses to temperature and hypoxia as interacting stressors in fish: Implications for adaptation to environmental change. *Integrative and Comparative Biology*, 53: 648-659.
- McLeese, J. M., et 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.
- McNatt, R. A., et Rice, J. A. 2004. Hypoxia-induced growth rate reduction in two juvenile estuary-dependent fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 311: 147-156.
- Meekan, M. G., et Fortier, L. 1996. Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian Shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 137: 25-37.
- Meise, C. J., Johnson, D. L., Stehlik, L. L., Manderson, J., et Shaheen, P. 2003. Growth rates of juvenile winter flounder under varying environmental conditions. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132: 335-345.
- Mello, L. G. S., et Rose, G. A. 2005. Seasonal cycles in weight and condition in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in relation to fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 1006-1015.
- Methven, D. A., Crim, L. W., Norberg, B., Brown, J. A., et Goff, G. P. 1992. Seasonal reproduction and plasma levels of sex steroids and vitellogenin in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 754-759.
- Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A., et Marschall, E. A. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes, toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 1657-1670.

- Milton, D. A., et Shaklee, J. B. 1987. Biochemical genetics and population structure of blue grenadier, *Macruronus novaezelandiae* (Hector) (pisces: Merluccidae), from Australian waters. *Marine and Freshwater Research*, 38: 727-742.
- Misra, R. K., et Bowering, W. R. 1984. Stock delineation of Greenland halibut in the Northwest Atlantic using a recently developed, multivariate statistical analysis based on meristic characters. *North American Journal of Fisheries Management*, 4: 390-398.
- Morgan, M. J., et Bowering, W. R. 1997. Temporal and geographic variation in maturity at length and age of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from the Canadian North-West Atlantic with implications for fisheries management. *ICES Journal of Marine Science*, 54: 875-885.
- Morgan, M. J., Bowering, W. R., Gundersen, A. C., Høines, Å., Morin, B., Smirnov, O., et Hjörleifsson, E. 2003. A comparison of the maturation of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from populations throughout the North Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 31: 99-112.
- Morgan, M. J., Garabana, D., Rideout, R. M., et Roma, E. 2013. Changes in distribution of Greenland halibut in a varying environment. *ICES Journal of Marine Science*, 70: 352-361.
- Morin, B., Bernier, B., Chabot, D., et Maguire, J. J. 1995. Évaluation et biologie du flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 1994. *DFO Atlantic Fisheries Research Document*, 95/59: 1-47.
- Morin, B., et Bernier, B. 2003. Évaluation du flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) du Golfe du St-Laurent (4RST) en 2002. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO, Document de recherche 2003/088.

- Morissette, L., Castonguay, M., Savenkoff, C., Swain, D. P., Chabot, D., Bourdages, H., Hammill, M. O., *et al.* 2009. Contrasting changes between the Northern and Southern Gulf of St. Lawrence ecosystems associated with the collapse of groundfish stocks. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56: 2117-2131.
- Moriyama, S., Ayson, F. G., et Kawauchi, H. 2000. Growth regulation by insulin-like growth factor-I in fish. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 64:8: 1553-1562.
- Morrison, C. M. 1990. Histology of the Atlantic cod, *Gadus morhua*: an atlas. Part three. Reproductive tract. Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences, 110: 177 p.
- Motte, H. 2006. L'affaire Estai, des blessures pour tous, mais pas de solutions définitives. *Revista internacional de los estudios vascos*, 51: 453-484.
- MPO. 2013. Évaluation du flétan du Groenland du golfe Saint-Laurent (4RST) en 2012. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO, Avis scientifique 2013/039.
- MPO. 2018a. Évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2017. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO, Avis scientifique 2018/035.
- MPO. 2018b. Compte rendu de l'examen régional par des pairs sur l'évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) ; 13 mars 2018. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO: Compte rendu 2018/014.
- MPO. 2018c. Évaluation des stocks de sébaste (*Sebastes mentella* et *S. fasciatus*) des unités 1 et 2 en 2017. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO, Avis scientifique 2018/032.
- MPO. 2018d. Évaluation des stocks de crevette nordique de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent en 2017. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO, Avis scientifique 2018/015.

- MPO. 2019a. Évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2018. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO, Avis scientifique 2019/023.
- MPO. 2019b. Évaluation du stock de flétan Atlantique du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2018. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO, Avis scientifique 2019/038.
- MPO. 2019c. Évaluation du stock de morue franche du nord du golfe du Saint-Laurent (3Pn, 4RS) en 2018. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO, Avis scientifique 2019/032.
- Murphy, B. R., Willis, D. W., et Springer, T. A. 1991. The relative weight index in fisheries management : status and needs. *Fisheries*, 16: 30-38.
- Myers, R. A., et Cadigan, N. G. 1995. Was an increase in natural mortality responsible for the collapse of Northern cod? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 1274-1285.
- Myers, R. A., Hutchings, J. A., et Barrowman, N. J. 1997. Why do fish stocks collapse? The example of cod in Atlantic Canada. *Ecological Applications*, 7: 91-106.
- Nanton, D. A., Lall, S. P., et 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.
- Nelson, J. A. 2016. Oxygen consumption rate v. rate of energy utilization of fishes: A comparison and brief history of the two measurements. *Journal of Fish Biology*, 88: 10-25.
- Neuheimer, A. B., et Taggart, C. T. 2007. The growing degree-day and fish size-at-age: The overlooked metric. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64: 375-385.

- Neuheimer, A. B., Thresher, R. E., Lyle, J. M., et Semmens, J. M. 2011. Tolerance limit for fish growth exceeded by warming waters. *Nature Climate Change*, 1: 110-113.
- Nielsen, J. G., et Boje, J. 1995. Sexual maturity of Greenland halibut at West Greenland based on visual and histological observations. NAFO SCR Document. 95/18.
- Norberg, B., Weltzien, F., Karlsen, Ø., et Holm, J. C. 2001. Effects of photoperiod on sexual maturation and somatic growth in male Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*, 129: 357-365.
- Nytrø, A. V, Vikingstad, E., Foss, A., Hangstad, T. A., Reynolds, P., Eliassen, G., Elvegård, T. A., *et al.* 2014. The effect of temperature and fish size on growth of juvenile lump fish (*Cyclopterus lumpus* L.). *Aquaculture*, 434: 296-302.
- Ogutu-Ohwayo, R. 1999. Deterioration in length-weight relationships of Nile perch, *Lates niloticus* L. in lakes Victoria, Kyoga and Nabugabo. *Hydrobiologia*, 403: 81-86.
- Olsen, E. M., Heino, M., Lilly, G. R., Morgan, M. J., Brattey, J., Ernande, B., et Dieckmann, U. 2004. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of Northern cod. *Nature*, 428: 932-935.
- Orr, D., et Bowering, W. 1997. A multivariate analysis of food and feeding trends among Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) sampled in Davis Strait, during 1986. *ICES Journal of Marine Science*, 54: 819-829.
- Oskarsson, G. J. 2005. Pre-spawning factors and recruitment variation in Atlantic herring (*Clupeidae*; *Clupea harengus*, L.): a comparative approach. Ph. D. thesis, Dalhousie University, Halifax, N.S., Canada. 250 pp.
- Oskarsson, G. J. 2008. Variation in body condition, fat content and growth rate of Icelandic summer-spawning herring *Clupea harengus* L. *Journal of Fish Biology*, 72: 2655–2676.

- Ouellet, P., Bui, A. O. V., et 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.
- Øverli, Ø., Korzan, W. J., Höglund, E., Winberg, S., Bollig, H., Watt, M., Forster, G. L., et al. 2004. Stress coping style predicts aggression and social dominance in rainbow trout. *Hormones and Behavior*, 45: 235-241.
- Pardoe, H., Thórdarson, G., et Marteinsdóttir, G. 2008. Spatial and temporal trends in condition of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Icelandic shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 362: 261-277.
- Parker, G. A. 1992. The evolution of sexual size dimorphism in fish*. *Journal of Fish Biology*, 41: 1-20.
- Pauly, D., et Kinne, O. 2010. Gasping fish and panting squids: Oxygen, temperature and the growth of water-breathing animals. *Dans Excellence in Ecology*. Book 22, p. 216. Éd. par O. Kinne. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- Pedersen, S. A., et Riget, F. 1993. Feeding habits of redfish (*Sebastes* spp.) and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in West Greenland waters. *ICES Journal of Marine Science*, 50: 445-459.
- Peklova, I., Hussey, N. E., Hedges, K. J., Treble, M. A., et Fisk, A. T. 2012. Depth and temperature preferences of the deepwater flatfish Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in an Arctic marine ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 467: 193-205.
- Peters, G., Faisal, M., Lang, T., et Ahmed, I. 1988. Stress caused by social interaction and its effect on susceptibility to *Aeromonas hydrophila* infection in rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 4: 83-89.

- Pichavant, K., Person-Le-Ruyet, J., Le Bayon, N., Severe, A., Le Roux, A., et Boeuf, G. 2001. Comparative effects of long term hypoxia on growth feeding and oxygen consumption in turbot and sea bass. *Journal of Fish Biology*, 59: 875–883.
- Pickering, A. D., et Pottinger, T. G. 1989. Stress responses and disease resistance in salmonid fish: Effects of chronic elevation of plasma cortisol. *Fish Physiology and Biochemistry*, 7: 253-258.
- Pillet, M., Dupont-Prinet, A., Chabot, D., Tremblay, R., et Audet, C. 2016. Effects of exposure to hypoxia on metabolic pathways in Northern shrimp (*Pandalus borealis*) and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 483: 88-96.
- Plante, S., Audet, C., Lambert, Y., et De la Noüe, J. 2005. Alternative methods for measuring energy content in winter flounder. *North American Journal of Fisheries Management*, 25: 1-6.
- Pomilla, C., Treble, M. A., Postma, L. D., Lindsay, M. M., et Reist, J. D. 2008. Initial genetic evidence of population structure of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 40: 1-15.
- Pörtner, H. O., et Farrell, A. P. 2008. Physiology and climate change. *Science*, 322: 690-693.
- Pörtner, H. O., Schulte, P. M., Wood, C. M., et Schiemer, F. 2010. Niche dimensions in fishes: An integrative view. *Physiological and Biochemical Zoology*, 83: 808-826.
- Pörtner, H. O., et Peck, M. A. 2010. Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. *Journal of Fish Biology*, 77: 1745-1779.
- Priede, I. G., Ragley, P. M., et Smith, K. L. 1994. Seasonal change in activity of abyssal demersal scavenging grenadiers *Coryphaenoides (Nematonums) armatus* in the Eastern North Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*, 39: 279-285.

- Rätz, H. J., et Lloret, J. 2003. Variation in fish condition between Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks, the effect on their productivity and management implications. *Fisheries Research*, 60: 369-380.
- Regular, P. M., Cadigan, N. G., Morgan, M. J., et Healey, B. P. 2017. A simple SAM-style state-space stock assessment model for Greenland halibut in NAFO subarea 2 and divisions 3KLMNO. NAFO SCR Document. 17-010: 1-35.
- Reinecke, M. 2010. Influences of the environment on the endocrine and paracrine fish growth hormone-insulin-like growth factor-I system. *Journal of Fish Biology*, 76: 1233-1254.
- Rennie, M. D., Purchase, C. F., Lester, N., Collins, N. C., Shuter, B. J., et Abrams, P. A. 2008. Lazy males ? Bioenergetic differences in energy acquisition and metabolism help to explain sexual size dimorphism in percids. *Journal of Animal Ecology*, 77: 916-926.
- Rice, J. A., Miller, T. J., Rose, K. A., Crowder, L. B., Marschall, E. A., Trebitz, A. S., et DeAngelis, D. L. 1993. Growth rate variation and larval survival, inferences from an individual-based size-dependent predation model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50: 133-142.
- Richter, W. 1983. Balanced sex ratios in dimorphic altricial birds: The contribution of sex-specific growth dynamics. *The American Naturalist*, 121: 158-171.
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 191: 382.
- Rideout, R. M., Morgan, M. J., Lambert, Y., Cohen, A. M., Banoub, J. H., et Treble, M. 2012. Oocyte development and vitellogenin production in Northwest Atlantic Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides*. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 44: 15-29.

- Riget, F., et Boje, J. 1988. Distribution and abundance of young Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in West Greenland waters. NAFO Science Council Studies, 12: 7-12.
- Rijnsdorp, A. D., et Ibelings, B. 1989. Sexual dimorphism in the energetics of reproduction and growth of North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. Journal of Fish Biology, 35: 401-415.
- Rijnsdorp, A. D. 1993. Fisheries as a large-scale experiment on life-history evolution: disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. Oecologia, 96: 391-401.
- Rodriguez-Marin, E., Punzon, A., et Paz, J. 1995. Feeding patterns of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in Flemish Pass (Northwest Atlantic). NAFO Scientific Council Studies, 23: 43-54.
- Roff, D. A. 1982. Reproductive strategies in flatfish: A first synthesis. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 39: 1686-1698.
- Roff, D. 1983. An allocation model of growth and reproduction in fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 40: 1395-1404.
- Román, E., González, C., et Paz, X. 2007. Condition and feeding of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the North Atlantic with emphasis on the Flemish Cap. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 37: 165-179.
- Rose, G. A., DeYoung, B., Kulka, D. W., Goddard, S. V., et Fletcher, G. L. 2000. Distribution shifts and overfishing the Northern cod (*Gadus morhua*): A view from the ocean. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 57: 644-663.
- Roy, D., Hardie, D. C., Treble, M. A., Reist, J. D., et Ruzzante, D. E. 2014. Evidence supporting panmixia in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 71: 763-774.

- Russel, N. R., Fish, J. D., et Wootton, R. J. 1996. Feeding and growth of juvenile sea bass : the effect of ration and temperature on growth rate and efficiency. *Journal of Fish Biology*, 49: 206-220.
- Saillant, E., Fostier, A., Menu, B., Haffray, P., et Chatain, B. 2001. Sexual growth dimorphism in sea bass *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture*, 202: 371-387.
- Sakakura, Y., et Tsukamoto, K. 1998. Effects of density, starvation and size difference on aggressive behaviour in juvenile yellowtails (*Seriola quinquevadiata*). *Journal of Applied Ichthyology*, 14: 9-13.
- Sánchez, P., Ambrosio, P. P., et Flos, R. 2010. Stocking density and sex influence individual growth of Senegalese sole (*Solea senegalensis*). *Aquaculture*, 300: 93-101.
- Sardenne, F., Kraffe, E., Amiel, A., Fouché, E., Debrauwer, L., Ménard, F., et Bodin, N. 2017. Biological and environmental influence on tissue fatty acid compositions in wild tropical tunas. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A : Molecular and Integrative Physiology*, 204: 17-27.
- Saucier, F. J., Roy, F., Gilbert, D., Pellerin, P., et Ritchie, H. 2003. Modeling the formation and circulation processes of water masses and sea ice in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Journal of Geophysical Research C: Oceans*, 108: 1-20.
- Savenkoff, C. 2012. Input data and parameter estimates for ecosystem models of the lower St. Lawrence Estuary (2008–2010). *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 2999: vii+150 pp.
- Schwalme, K., et Chouinard, G. A. 1999. Seasonal dynamics in feeding, organ weights, and reproductive maturation of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the Southern Gulf of St Lawrence. *ICES Journal of Marine Science*, 56: 303-319.
- Scott, W. B., et Scott, M. G. 1988. *Atlantic Fishes of Canada*. University of Toronto Press, Toronto. 731 pp.

- Secor, D. H. 2015. Migration Ecology of Marine Fishes. Johns Hopkins University Press. 304 pp.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64: 419-461.
- Shulman, G., et Love, R. 1999. *The Biochemical Ecology of Marine Fishes*. Academic Press, London.
- Shulman, G. E., Nikolsky, V. N., Yuneva, T. V., Minyuk, G. S., Shchepkin, V. Y., Shchepkina, A. M., Ivleva, E. V., *et al.* 2005. Fat content in Black Sea sprat as an indicator of fish food supply and ecosystem condition. *Marine Ecology Progress Series*, 293: 201-212.
- Shuter, B. J., Lester, N. P., LaRose, J., Purchase, C. F., Vascotto, K., Morgan, G., Collins, N. C., *et al.* 2005. Optimal life histories and food web position: linkages among somatic growth, reproductive investment, and mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62: 738-746.
- Siegstad, H., Neve, P. B., Heide-Jørgensen, M. P., et Härkönen, T. 1998. Diet of the ringed seal (*Phoca hispida*) in Greenland. *NAMMCO Scientific Publications*, 1: 229-241.
- Simonsen, C. S., Munk, P., Folkvord, A., et Pedersen, S. A. 2006. Feeding ecology of Greenland halibut and sandeel larvae off West Greenland. *Marine Biology*, 149: 937-952.
- Sinclair, A. 1996. Recent declines in cod species stocks in the Northwest Atlantic. *Northwest Atlantic Fisheries Organization Scientific Council Studies*, 24: 41-52.
- Sloman, K. A., Metcalfe, N. B., Taylor, A. C., et Gilmour, K. M. 2001. Plasma cortisol concentrations before and after social stress in rainbow trout and brown trout. *Physiological and Biochemical Zoology*, 74: 383-389.

- Smidt, E. L. B. 1969. The Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*, Walbaum), biology and exploitation in Greenland waters. Meddelelser Fra Danmarks Fiskeri og Havundersøgelser, 6: 79-118.
- Sogard, S. M. 1997. Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: A review. Bulletin of Marine Science, 60: 1129-1157.
- Sogard, S. M., et Olla, B. L. 2000. Endurance of simulated winter conditions by age-0 walleye pollock: Effects of body size, water temperature and energy stores. Journal of Fish Biology, 56: 1-21.
- Sohn, D., Ciannelli, L., et Duffy-Anderson, J. T. 2010. Distribution and drift pathways of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) during early life stages in the Eastern Bering Sea and Aleutian Islands. Fisheries Oceanography, 19: 339-353.
- Solmundsson, J. 2007. Trophic ecology of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) on the Icelandic continental shelf and slope. Marine Biology Research, 3: 231-242.
- Sourisseau, M., Simard, Y., et Saucier, F. J. 2006. Krill aggregation in the St. Lawrence system, and supply of krill to the whale feeding grounds in the estuary from the gulf. Marine Ecology Progress Series, 314: 257-270.
- Stamps, J. A. 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. Biological Journal of the Linnean Society, 50: 123-145.
- Stasko, A. D., Swanson, H., Majewski, A., Atchison, S., Reist, J., et Power, M. 2016. Influences of depth and pelagic subsidies on the size-based trophic structure of Beaufort Sea fish communities. Marine Ecology Progress Series, 549: 153-166.
- Stearn, S. C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford. 249 pp.

- Steffel, S., Magnuson, J. J., Dizon, A. E., et Neill, W. H. 1976. Temperature discrimination by captive free-swimming tuna, *Euthynnus affinis*. Transactions of the American Fisheries Society, 105: 588-591.
- Stene, A., Gundersen, A. C., Albert, O. T., Solemdal, P., et Nedreaas, K. H. 1998. Early development of Northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). NAFO Scientific Council Research Documents 98/108.
- Stierhoff, K. L., Targett, T. E., et Miller, K. 2006. Ecophysiological responses of juvenile summer and winter flounder to hypoxia: Experimental and modeling analyses of effects on estuarine nursery quality. Marine Ecology Progress Series, 325: 255-266.
- Sulikowski, J. A., Tsang, P. C. W., et Howell, W. H. 2005. Age and size at sexual maturity for the winter skate, *Leucoraja ocellata*, in the Western Gulf of Maine based on morphological, histological and steroid hormone analyses. Environmental Biology of Fishes, 72: 429-441.
- Sünksen, K., Stenberg, C., et 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., Savoie, L., Cox, S. P., et Aubry, E. 2019. Assessment of the Southern Gulf of St. Lawrence Atlantic cod (*Gadus morhua*) stock of NAFO Div. 4T and 4Vn (November to April), March 2019. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document, 2019/038: iv + 105 p.
- Sweetman, A. K., Thurber, A. R., Smith, C. R., Levin, L. A., Mora, C., Wei, C., Gooday, A. J., et al. 2017. Major impacts of climate change on deep-sea benthic ecosystems. Elementa Sciences of the Anthropocene, 5: 1-23.
- Templeman, W., et Andrews, G. L. 1956. Jellied condition in the American plaice *Hippoglossoides platessoides* (Fabricius). Journal of Fisheries Research Board of Canada, 13: 147-182.

- Templeman, W. 1970. Vertebral and other meristic characteristics of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides*, from the Northwest Atlantic. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 27: 1549-1562.
- Templeman, W. 1973. Distribution and abundance of the Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum), in the Northwest Atlantic. International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries Research Bulletin, 10: 82-98.
- Therkildsen, N. O., Wilder, A. P., Conover, D. O., Munch, S. B., Baumann, H., et Palumbi, S. R. 2019. Contrasting genomic shifts underlie parallel phenotypic evolution in response to fishing. Science, 365: 487-490.
- Tomiyaama, T., et Kurita, Y. 2011. Seasonal and spatial variations in prey utilization and condition of a piscivorous flatfish *Paralichthys olivaceus*. Aquatic Biology, 11: 279-288.
- Treble, M. A., Campana, S. E., Wastle, R. J., Jones, C. M., et Boje, J. 2008. Growth analysis and age validation of a deepwater Arctic fish, the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 65: 1047-1059.
- Trippel, E. A. 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries. BioScience, 45: 759-771.
- Tunncliffe, V., Gasbarro, R., Francis, J., Qualley, J., Soderberg, N., et Chu, J. W. F. 2020. An hypoxia-tolerant flatfish: consequences of sustained stress on the slender sole *Lyopsetta exilis* (Pleuronectidae) in the context of a changing ocean. Journal of Fish Biology, 96: 394-407.
- Tzikas, Z., Amvrosiadis, I., Soutos, N., et Georgakis, S. 2007. Seasonal variation in the chemical composition and microbiological condition of Mediterranean horse mackerel (*Trachurus mediterraneus*) muscle from the North Aegean Sea (Greece). Food Control, 18: 251-257.

- van Dam, A. A., et Pauly, D. 1995. Simulation of the effects of oxygen on food consumption and growth of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.). *Aquaculture Research*, 26: 427-440.
- Van der Veer, H. W., Berghahn, R., et Rijnsdorp, A. D. 1994. Impact of juvenile growth on recruitment in flatfish. *Netherlands Journal of Sea Research*, 32: 153-173.
- Van der Veer, H. W., Berghahn, R., Miller, J. M., et Rijnsdorp, A. D. 2000. Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Atlantic species: Progress made by the Flatfish Symposia. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 202-215.
- Van der Veer, H. W., Freitas, V., et Leggett, W. C. 2015. Recruitment level and variability. *Dans Flatfishes: Biology and Exploitation*, John Wiley, p. 542. Éd. par R. N. Gibson, R. D. Nash, A. J. Geffen, et H. W. Van der Veer. Oxford.
- Van Ham, E. H., Berntssen, M. H. G., Imsland, A. K., Parpoura, A. C., Wendelaar Bonga, S. E., et Stefansson, S. O. 2003. The influence of temperature and ration on growth, feed conversion, body composition and nutrient retention of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture*, 217: 547-558.
- Vetter, E. F. 1988. Estimation of natural mortality in fish stocks: a review. *Fishery Bulletin*, 86: 25-43.
- Victorero, L., Watling, L., Deng Palomares, M. L., et Nouvian, C. 2018. Out of sight, but within reach: A global history of bottom-trawled deep-sea fisheries from > 400 m depth. *Marine Science*, 5: 1-17.
- Vis, M. L., Carr, S. M., Bowering, W. R., et Davidson, W. S. 1997. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the North Atlantic are genetically homogeneous. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 1813-1821.
- Vollen, T., et Albert, O. T. 2008. Pelagic behaviour of adult Greenland halibut. *Fishery Bulletin*, 106: 457-470.

- Vollrath, F., et Parker, G. A. 1992. Sexual dimorphism and distorted sex-ratios in spiders. *Nature*, 360: 156-159.
- Walsh, M. R., Munch, S. B., Chiba, S., et Conover, D. O. 2006. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: Impediments to population recovery. *Ecology Letters*, 9: 142-148.
- Wege, G. J., et Anderson, R. O. 1978. Relative weight (W_r): a new index of condition for largemouth bass. *Dans New Approaches to the Management of Small Impoundments*, pp. 79-91. Éd. par G. Novinger et J. Dillard. American Fisheries Society, North Central Division, Special Publication 5, Bethesda, MD.
- Wells, J. V., et Richmond, M. E. 1995. Populations, metapopulations, and species populations: what are they and who should care? *Wildlife Society Bulletin*, 23: 458-462.
- Wheeland, L. J., et Morgan, M. J. 2020. Age-specific shifts in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) distribution in response to changing ocean climate. *ICES Journal of Marine Science*, 77: 230-240.
- Woll, A. K., et Gundersen, A. C. 2004. Diet composition and intra-specific competition of young Greenland halibut around Southern Greenland. *Journal of Sea Research*, 3-4: 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., et Lam, P. K. S. 2003. Aquatic hypoxia is an endocrine disruptor and impairs fish reproduction. *Environmental Science & Technology*, 37: 1137-1141.
- Xiaojun, X., et Ruyung, S. 1992. The bioenergetics of the Southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen): Growth rate as a function of ration level, body weight and temperature. *Journal of Fish Biology*, 40: 719-730.

- Yaragina, N. A., et Marshall, C. T. 2000. Trophic influences on interannual and seasonal variation in the liver condition index of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*). ICES Journal of Marine Science, 57: 42-55.
- Young, J. L., Bornik, Z. B., Marcotte, M. L., Charlie, K. N., Wagner, G. N., Hinch, S. G., et Cooke, S. J. 2006. Integrating physiology and life history to improve fisheries management and conservation. Fish and Fisheries, 7: 262-283.
- Zhou, S., Ackman, R. G., et 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.