







Université du Québec  
à Rimouski

**Mouvements migratoires et connectivité du flétan du Groenland  
(*Reinhardtius hippoglossoides*) par la chimie des otolithes**

Thèse présentée

dans le cadre du programme de doctorat en océanographie

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

PAR

© **Laélien Bassi**

**Avril 2022**



**Composition du jury :**

**Céline Audet, présidente du jury, Université du Québec à Rimouski**

**Pascal Sirois, directeur de recherche, Université du Québec à Chicoutimi**

**Réjean Tremblay codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Thomas Régnier examinateur externe, Marine Scotland Science**

Dépôt initial le 20 décembre 2021

Dépôt final le 14 avril 2022



UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris 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 mes parents, Angelo et  
Nathalie qui m'ont toujours  
encouragé.**

*“Quoique tu fasses dans la vie,  
assure-toi de le faire au plus haut  
niveau” A. Bassi*



## REMERCIEMENTS

La réalisation d'un projet de doctorat ne peut pas être réduite au travail d'une seule personne. Des dizaines de personnes sont impliquées de près ou de loin dans une telle entreprise, qui mettent tout en œuvre pour arriver au résultat final, c'est-à-dire le document que vous avez entre les mains ou sur votre écran. C'est pourquoi, je profite de cet espace dédié pour remercier les personnes et organismes qui ont permis l'aboutissement de cette thèse de doctorat.

J'aimerais commencer par une mention spéciale à Denis Chabot de l'IML, qui, en m'acceptant pour mon stage de M2 à Rimouski, est un peu mon premier contact avec le Québec et plus particulièrement Rimouski, où j'ai pu trouver (facilement) un doctorat directement sur place, à l'ISMER.

Je remercie mon directeur de recherche Pascal Sirois de m'avoir accepté dans son équipe et de m'avoir accueilli chaleureusement au Saguenay à l'UQAC, mais aussi pour sa confiance, son soutien moral et financier, ce qui m'a permis d'être toujours à 100% concentré sur mon doctorat. J'ai découvert une personne vraiment passionnée dans son travail scientifique, mais aussi incroyablement chaleureuse. J'aurais adoré que ton bureau soit à l'UQAR et pas l'UQAC pour venir te « harceler » de questions.

Merci à Réjean Tremblay, mon codirecteur, grand spécialiste à l'UQAR, des bivalves et de l'aquaculture, qui a parfaitement su s'adapter aux problématiques des poissons de fonds et des pêcheries. Étant à l'autre bout du couloir, c'est à ta porte que j'ai le plus frappé durant la thèse, tu as toujours su me faire relativiser et prendre de la hauteur les moments où j'étais embourbé dans mes réflexions.

Merci à Anne-Lise, véritable pierre angulaire dans ma thèse, sans toi, pas de chimie des otolithes et pas de thèse tout simplement. Ton organisation militaire facilite grandement

les choses et assure une confiance presque quasi absolue dans les jeux de données. Il y a tellement d'étape intermédiaire, de transformations, de corrections et des milliers de fichiers xlsx et csv, qu'une seule erreur peut avoir des conséquences sur l'ensemble des résultats. Grâce à toi, tout s'est très bien passé et en 6 mois, 811 otolithes ont pu être triés, classés, découpés, et passés au LA-ICP-MS. Le record du laboratoire !

Je remercie tout spécialement Céline Audet et Thomas Régnier, en tant que président et membre externe du jury respectivement, pour avoir accepté d'évaluer mon travail et pour leurs précieux conseils et suggestions.

J'aimerais remercier chaleureusement Olivier Morissette qui a répondu présent au moment où j'en avais le plus besoin dans mon parcours. Ton implication, ton soutien. Ta disponibilité et tes précieux conseils m'ont permis de tenir le cap jusqu'à la fin de cette aventure. On devrait tous avoir son *Oliver* à un moment de sa thèse.

Je tiens également à remercier Dominique Robert qui a été présent tout au long de cette thèse dès son arrivée à l'ISMER. Tu as toujours eu des remarques pertinentes et des réflexions enrichissantes qui ont apporté un plus dans cette thèse.

Je tiens aussi à remercier le Dr Murray Hay, de la société *Maxafeau Editing Services* pour son impressionnant travail linguistique et qui a énormément amélioré cette étude.

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 les Ressources Aquatiques Québec (RAQ).

Un grand merci à celles que je surnomme les *4 fantastiques* de l'ISMER, Martine Belzile, Nancy Lavergne, Marielle Lepage et Brigitte Dubé, pour avoir solutionné un bon nombre de problèmes d'immigration, d'administratif et de logistique. On trouve toujours

une oreille attentive à nos problèmes chez vous et je venais toujours vous voir avec grand plaisir et des fois même sans vraiment de raison.

Merci à la team UQAC, je n'ai passé que 8 mois avec vous sur l'ensemble de ma thèse, mais j'ai adoré chaque instant chaque midi autour de la table. Merci Sonya d'avoir résolu le grand mystère des agrumes, et aussi pour tous les autres moments de joie partagés avec toi, Laurence de Saint-Ignace-de-Loyola, Isabelle, et le petit William dit Wil le bon ! C'est toujours un plaisir de vous retrouver aux réunions annuelles du RAQ. Merci à Anne-Laure, pour tes discussions sur le Turbot.

Il y a bien sûr un merci aux joyeux lurons du bureau O-262 et de la grotte, de tous les nouveaux bureaux à l'ISMER. Une aventure partagée ensemble, tous sur le même bateau, mais tous un peu tarés, je pense... ce qui est un mal nécessaire pour faire une thèse à mon avis. Merci aussi à la famille de la maison jaune, Léo, Tony, Peter, Tinou, Camille, et David, j'y ai vécu des moments inoubliables, mais aussi inavouables. Merci à tous les copains de Rimouski.

Un grand merci au Rugby Club Rimouski (RCR) et à ses membres, grâce à vous le rugby québécois rayonne de mille feux. C'est un véritable bonheur de pouvoir pratiquer notre sport avec vous.

Et enfin, merci du fond du cœur à ma famille, à mes parents qui ont vécu ça à distance depuis notre Provence. Depuis 2012 il y a toujours un océan entre nous, tantôt l'Indien tantôt l'Atlantique, mais votre soutien inconditionnel a été indispensable pour moi et l'accomplissement de ce projet. Merci à Océane, tu es arrivé dans ma vie au milieu de la thèse, cela semblait si loin la fin, maintenant s'est fait on peut commencer notre vie tous les deux, au chaud de préférence. Merci pour ton amour, ton soutien, tes encouragements et pour les 728 lunches préparés.



## AVANT-PROPOS

Cette thèse présente l'ensemble des recherches menées sur les mouvements migratoires et la connectivité des populations de flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest et l'estuaire et le Golfe du Saint-Laurent, par l'utilisation de la chimie des otolithes.

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 de cette thèse permettent de scinder les résultats en trois chapitres distincts, chacun correspondant à une échelle de travail différente, à savoir : grande, moyenne et petite. Le travail de terrain, ainsi que de laboratoire, couplé à des analyses statistiques appropriées a permis de répondre à l'objectif général énoncé ci-dessus. Cette thèse a été réalisée sous la direction de Pascal Sirois (directeur de recherche) et Réjean Tremblay (co-directeur).





## RÉSUMÉ

Le flétan du Groenland est très largement distribué dans l'Atlantique Nord-Ouest, l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL), et étant capable de parcourir de grande distance lors de migration ou pour rejoindre les frayères, il est possible que l'exploitation opérée en plusieurs stocks ne soit pas compatible avec la réalité de l'espèce dans cette aire de répartition. L'utilisation de la chimie des otolithes est un moyen efficace et relativement économique pour répondre à la problématique de la connectivité d'une espèce, notamment sur de vastes zones géographiques où il n'est pas possible d'avoir un bateau et un équipage scientifique à disposition pour effectuer un relevé mensuel ou annuel. En 2014 et 2016, nous avons échantillonné près de 1600 flétans du Groenland le long des côtes du Nunavut, du Labrador et du Groenland ainsi que dans le fjord du Saguenay, l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. Nous avons extrait l'ensemble des otolithes et analysé 811 d'entre eux, 611 provenant d'individus pré adultes et adultes et les 200 restants proviennent de juvéniles capturés au sein des nourriceries du Saint-Laurent (estuaire et Anticosti Nord). Les empreintes élémentaires des marges et des cœurs (adultes) ainsi que des transects (juvéniles) ont été obtenues en laboratoire spécialisé. Malgré un échantillonnage hétéroclite dans l'Atlantique Nord-Ouest, la variabilité spatiale des dites empreintes a pu être démontrée dans les deux régions (Atlantique et EGSL), par l'analyse des marges des otolithes. L'analyse des empreintes élémentaires au cœur des otolithes nous a renseignés sur le nombre de sources potentielles ainsi que leurs contributions pour chacune des populations.

Dans l'Atlantique Nord-Ouest, les empreintes des marges ont permis de définir quatre secteurs élémentaires, Nunavut, Labrador, Groenland et Offshore. La côte Groenlandaise se caractérise par des empreintes élémentaires avec de fortes concentrations en Mg et de faibles concentrations en Ba, et à l'opposé la côte Canadienne se caractérise par de faibles

concentrations en Mg et hautes concentrations en Ba. Le Sr semble être corrélé positivement avec la profondeur, car les secteurs avec les plus hautes concentrations sont ceux dont l'échantillonnage a été réalisé le plus en profondeur (Nunavut et Offshore). L'analyse des cœurs indique que trois sources distinctes, A, B et C, ont contribué à l'origine de l'ensemble des individus échantillonnés, la source A étant la plus importante avec 55% de contribution globale et jusqu'à 70% de contribution pour les flétans du secteur Offshore. En recoupant les connaissances bibliographiques et nos résultats, la source A pourrait faire référence à la nourricerie de la baie de Disko – Hellefiske Bank tandis que la source B pourrait se situer au niveau de la côte du Labrador.

Dans l'EGSL, la même méthodologie a été appliquée avec succès. La variabilité spatiale suit un gradient amont aval très prononcé, les concentrations de Sr et Ba augmentent au fur et à mesure que l'on se dirige vers l'aval. Les quatre secteurs élémentaires identifiés étant le Saguenay, l'Estuaire, le Golfe Nord-Ouest et Nord-Est. Trois sources, A, B et C (aucun lien avec celles de l'Atlantique) ont été déduites de l'analyse des empreintes élémentaires des cœurs. Les sources B et C qui, cumulées, contribuent à ~80% de la population du Saint-Laurent, semblent référer à la nourricerie de l'estuaire, la source B pouvant être l'estuaire maritime (en amont) et la source C le golfe Nord-Ouest (en aval). La source A ne semble pas se situer parmi la zone échantillonnée et pourrait se trouver à l'extérieur du Golfe.

L'étude des transects d'otolithes des juvéniles dans les nourriceries du Saint-Laurent nous renseigne sur une importante dynamique source-puits entre l'estuaire et le Nord de l'île d'Anticosti. Notre étude confirme que l'estuaire est bel et bien la principale nourricerie du GSL. La migration de l'estuaire vers Anticosti Nord ne semble pas influencée par le sexe des individus, mais les flétans juvéniles commencent à migrer à une taille inférieure, ~26 cm, à celle précédemment estimée. Les différentes applications de la chimie des otolithes dans l'estimation de la connectivité et des mouvements migratoires des individus pourraient être systématiques et intégrées dans une approche holistique à d'autres domaines tels que de la génomique, qui mis en relation les uns avec les autres, apportent des éléments

de réponses quant à la meilleure stratégie de gestion des espèces commerciales à grande échelle ou de manière plus locale.

*Mots clés* : connectivité, *Reinhardtius hippoglossoides*, chimie des otolithes, Atlantique Nord-Ouest, EGSL, nourriceries, empreintes élémentaires, dynamique source-puits

## ABSTRACT

Greenland halibut is widely distributed in the Northwest Atlantic, the estuary and the gulf of Saint-Lawrence (EGSL). As the species can travel great distances for migration or to reach spawning grounds, it is possible that the exploitation of several stocks in this area is not compatible with reality. The use of otolith chemistry is an effective and relatively inexpensive way to address the connectivity of a species, especially over large geographic areas where it is difficult for a boat and scientific crew to conduct monthly or annual surveys. In 2014 and 2016, we sampled nearly 1600 Greenland halibut along the coasts of Nunavut, Labrador, and Greenland, as well as in the Saguenay River, the estuary, and the Gulf of St. Lawrence. We extracted all otoliths and analyzed 811 of them, 611 from pre-adult and adult individuals, and the remaining 200 from juveniles captured in the St. Lawrence nurseries (estuary and North Anticosti). Elemental fingerprints of margins and cores (adults) and transects (juveniles) were obtained in laboratory. Despite an heterogeneous sampling in the Northwest Atlantic, the spatial variability of these elemental fingerprints was demonstrated in both regions (Atlantic and EGSL), through the analysis of otolith margins. The analysis of the elemental fingerprints in the core of otoliths indicated the number of potential sources and their contributions for each population.

In the Northwest Atlantic, margin elemental fingerprint analysis has been allowed to define four elemental sectors: Nunavut, Labrador, Greenland, and Offshore. The Greenland coast was characterized by an elemental fingerprint with high Mg and low Ba concentrations; in contrast, the Canadian coast was characterized by low Mg and high Ba concentrations. Sr appeared to be positively correlated with depth, as the areas with the highest concentrations are those sampled at the greatest depths (Nunavut and Offshore). The analysis of the cores indicated three chemically distinct sources – A, B, and C – which contributed to the total number of individuals sampled. Source A was the most important

with 55% of the overall contribution and up to 70% of the contribution in the Offshore sector. By cross-checking the bibliographical knowledge and our results, source A could refer to the nursery in Disko Bay - Hellefiske Bank, while source B could be located on the Labrador coast.

In the EGSL, the same methodology was successfully applied. Spatial variability followed a steep upstream-downstream gradient, with Sr and Ba concentrations increasing as one moves downstream. The four elemental sectors identified were the Saguenay, Estuary, Western Gulf, and Eastern Gulf. Three sources – A, B and C, without any relationship to those identified in the Atlantic – were deduced through core elemental fingerprint analysis. Sources B and C, which contributed ~80% of the St. Lawrence population, appear to refer to the estuary nursery. Source B was possibly the maritime estuary (upstream), while source C may represent the northwest gulf (downstream). Source A did not appear to be located within the sampled area and may be outside the Gulf.

The otolith transects of juveniles caught in the St. Lawrence nurseries provide information on important source-sink dynamics between the estuary and northern Anticosti Island. Our study confirms that the Estuary is indeed the main nursery for the GSL. Migration from the Estuary to North Anticosti does not appear to be influenced by sex, but juvenile halibut begin to migrate at a smaller size (~26 cm) than previously estimated. The different applications of otolith chemistry in the estimation of connectivity and migratory movements of individuals could be systematically integrated into a holistic approach to other fields such as genomics. Together, that may serve to determine the best management strategy for commercial species on large and local scales.

*Keywords:* connectivity, *Reinhardtius hippoglossoides*, otolith chemistry, Northwest Atlantic, EGSL, nurseries, elemental fingerprint, source-sink dynamic

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	ix
AVANT-PROPOS .....	xiii
RÉSUMÉ.....	xv
ABSTRACT .....	xviii
TABLE DES MATIÈRES .....	xx
LISTE DES TABLEAUX.....	xxiv
LISTE DES FIGURES.....	xxvi
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES .....	xxviii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.    GESTION DES RESSOURCES MARINES : UN ENJEU SOCIO-ECONOMIQUE .....	1
2.    SITUATION DE L'ACTIVITE DE PECHE AU CANADA (1980 - 2010).....	2
3.    POPULATION ET NOTION DE STOCK .....	4
4.    DYNAMIQUE D'UN STOCK .....	5
5.    CONNECTIVITE ET IDENTIFICATION DE STOCK .....	8
6.    OTOLITHES : FONCTIONS, PROPRIETES ET MICROCHIMIE .....	9
7.    FLETAN DU GROENLAND.....	12
7.1    Distribution et habitat .....	12
7.2    Structure des stocks de flétans .....	14
7.3    Biologie et cycle de vie.....	15
7.4    Frayères et nourriceries.....	17
7.5    Régime alimentaire du flétan du Groenland .....	18
7.6    Capacité natatoire et migration .....	20
7.7    Importance socio-économique de l'exploitation du flétan du Groenland au Canada.....	22

8.	PROBLEMATIQUE .....	25
9.	OBJECTIFS.....	26
CHAPITRE 1 Connectivité du fletan du groenland dans l’atlantique nord-ouest déduite de la chimie des otolithes .....		28
1.1	RESUME .....	28
1.2	CONNECTIVITY OF GREENLAND HALIBUT IN THE NORTHWESTERN ATLANTIC OCEAN INFERRED FROM OTOLITH CHEMISTRY .....	30
1.3	ABSTRACT .....	31
1.4	INTRODUCTION .....	32
1.5	MATERIALS AND METHODS .....	36
	1.5.1 Study sites and sample collection.....	36
	1.5.2 Otolith preparation.....	38
	1.5.3 LA-ICP-MS .....	40
	1.5.4 Statistical analysis .....	41
1.6	RESULTS .....	43
	1.6.1 Spatial Variation of the Margin Elemental Fingerprint.....	43
	1.6.2 Determination of Natal Sources Using Elemental Fingerprints .....	47
1.7	DISCUSSION .....	49
	1.7.1 Spatial Variability of Otolith Elemental Fingerprints in the NWA.....	49
	1.7.2 Multiple Origins of Greenland Halibut in the NWA.....	54
1.8	FUNDING.....	57
1.9	ACKNOWLEDGEMENT .....	57
CHAPITRE 2 Connectivité et origines du flétan du Groenland dans le golfe du Saint- Laurent déduites par chimie des otolithes.....		58
2.1	RESUME .....	58
2.2	CONNECTIVITY AND NATAL SOURCES OF GREENLAND HALIBUT IN THE GULF OF ST. LAWRENCE INFERRED FROM OTOLITH CHEMISTRY .....	60
2.3	ABSTRACT .....	61
2.4	INTRODUCTION .....	62

2.5	MATERIALS AND METHODS .....	64
2.5.1	Sample collection.....	64
2.5.2	Otolith extraction and sample preparation.....	65
2.5.3	LA-ICP-MS method.....	66
2.5.4	Statistical methods .....	67
2.6	RESULTS.....	69
2.6.1	Spatial variation in the elemental fingerprint.....	69
2.6.2	Sources of Greenland halibut.....	74
2.7	DISCUSSION.....	76
2.7.1	Spatial variability of elemental in EGSL .....	76
2.7.2	Origins of Greenland halibut from the EGSL.....	78
2.8	CONCLUSION.....	82
2.9	FUNDING .....	82
2.10	ACKNOWLEDGEMENT.....	82

CHAPITRE 3 Dynamique source-puits entre les deux nourriceries du flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent révélée par les empreintes élémentaires des otolithes .....

3.1	RESUME.....	83
3.2	SOURCE-SINK DYNAMIC BETWEEN THE TWO GREENLAND HALIBUT ( <i>REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES</i> ) NURSERIES IN ESTUARY AND GULF OF SAINT-LAWRENCE REVEALED BY OTOLITH ELEMENTAL FINGERPRINTS.....	85
3.3	ABSTRACT.....	86
3.4	INTRODUCTION.....	87
3.5	MATERIAL AND METHODS .....	89
3.5.1	Juveniles Greenland halibut sampling .....	89
3.5.2	Sample preparation .....	90
3.5.3	LA-ICP-MS method.....	91
3.5.4	Statistical methods .....	93
3.6	RESULTS.....	94
3.6.1	Sample composition, size and age class .....	94
3.6.2	Spatial variability of nurseries elemental fingerprint's.....	94



3.6.3 Investigation of source-sink dynamic.....	96
3.6.4 Influence of capture site, sex and age on migration behaviour .....	97
3.7 DISCUSSION .....	98
3.7.1 Source-sink dynamic and key role of estuaries .....	98
3.7.2 Sexual dimorphism and maturity.....	100
3.7.3 Oceanographic circulation favors the settlement in the estuary .....	100
3.7.4 The estuary as main nursery of the EGSL.....	102
3.7.5 Future concern about the EGSL Greenland halibut population .....	105
3.8 CONCLUSION.....	106
3.9 FUNDING.....	106
3.10 ACKNOWLEDGEMENT .....	107
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	108
10. CONTEXTE DE L'ETUDE.....	108
11. CONNECTIVITE DU FLETAN DU GROENLAND DANS L'ATLANTIQUE NORD- OUEST.....	109
12. CONNECTIVITE DU FLETAN DU GROENLAND DANS L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT.....	111
13. DYNAMIQUE SOURCE-PUITS DANS L'EGSL.....	112
14. ORIGINALITE ET APPROCHE HOLISTIQUE DU PROJET.....	114
15. LIMITATION ET DIFFICULTES RENCONTREES.....	117
16. PERSPECTIVES DE RECHERCHE .....	119
17. CONCLUSION.....	123
ANNEXES.....	125
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	130

## LISTE DES TABLEAUX

Table 1 : Summary of sample site information, including sampling area, the North Atlantic Fisheries Organization division, sampling site code, sampling depth (below the ocean surface, bsf), sampling year, fish length (mean $\pm$ standard deviation), number of fish sampled, number of otoliths analyzed, elemental sectors, and latitude and longitude .....	38
Table 2 : Univariate ANOVA comparing the elemental concentrations of otolith margins between sampling sites and elemental sectors.....	45
Table 3 : Reclassification of matching sampled Greenland Halibut to their predicted elemental fingerprint sectors (based on otolith margins) using quadratic discriminant analysis (QDA), showing the identified successful reclassifications ( <b>bold</b> ) .....	47
Table 4 : Mean concentrations (and standard deviation) of the elemental fingerprints (recorded in otolith cores) of the natal source clusters with the highest ( <b>bold</b> ) and lowest ( <i>italics</i> ) values for each element.....	48
Table 5 : Individuals assigned to each cluster (A, B, C, in %) produced from the random-forest clustering of the elemental composition of sampled otolith cores and identification of the cluster having the highest contribution to each coastal sector ( <b>bold</b> ).....	48
Table 6 : Mean concentrations (and standard deviation) of the elemental fingerprints (recorded in otolith margins) with the highest ( <b>bold</b> ) and lowest ( <i>italics</i> ) values for each element .....	52
Table 7 : Summary of samples site information: sampling area, site names, NAFO (Northwest Atlantic Fisheries Organization) division, sample site abbreviation, elemental sector, sampling depth (m; below the ocean surface), number of fish sampled, fish size (mean $\pm$ SD), number of otoliths analyzed, and samples site longitude and latitude .....	68
Table 8 : Results of univariate ANOVA comparing the elemental concentrations of otoliths between sample sites and sectors.....	70
Table 9 : Summary of the elemental fingerprint concentrations by sector. Elemental fingerprint means concentrations and standard deviations are indicated	

( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ). The highest values are in bold and the lowest in italic for each element .....73

Table 10 : Success of matching sampled Greenland halibut to their predicted elemental fingerprint sector using quadratic discriminant analysis (QDA). .....74

Table 11 : Summary of elemental fingerprint concentrations by sources .....75

Table 12 : Random Forest classification model confusion matrix for otolith’s margins chemistry, sites are shown along the downstream/upstream geographical gradient.....96

Table 13 : The number of fish classified with Random Forests to hatching nurseries (columns) inferred from otolith core composition by capture nurseries (lines), local capture (n=117) is on the diagonal, upper-right corner are upstream migrants (n = 9) and the lower-left corner are downstream migrants (n=74). .....97

Table 14 : Summary of migratory behaviour of juveniles Greenland halibut by their captured nursery detailed for each year-class .....98

## LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Évolution de la situation des stocks de poissons marins mondiaux, de 1974 à 2017.....	2
Figure 2 : Évolution des différentes pêcheries du Canada Atlantique, débarquements canadiens (en tonnes) de poissons de mer provenant de la côte Est par principaux groupes d'espèces de 1972 à 2009 .....	4
Figure 3 : Schéma conceptuel de la dynamique d'un stock .....	6
Figure 4 : Schéma de la dynamique d'un stock non exploité.....	7
Figure 5 : Position des otolithes à l'intérieur de l'oreille interne des poissons .....	9
Figure 6 : Photo d'une coupe sagittale d'un otolithe de Bar rayé ( <i>Morone saxatilis</i> ) .....	10
Figure 7 : Carte de l'aire de répartition mondiale du flétan du Groenland .....	12
Figure 8 : Schéma de migration des flétans du Groenland ayant effectué une migration longue distance.....	22
Figure 9 : Indices de biomasse (kg / trait) estimée lors du relevé du MPO dans le Nord du golfe du Saint-Laurent pour les principaux poissons de fond, les invertébrés (gauche), le flétan du Groenland et la crevette nordique (droite).....	23
Figure 10 : Débarquements de flétan du Groenland depuis 1970 et total autorisé des captures (TAC) .....	24
Figure 11 : Location of sampling sites (color) and elemental fingerprint sectors (shape) for Greenland Halibut ( <i>Reinhardtius hippoglossoides</i> ); Nunavut coast (filled red circles), Labrador coast (filled green triangles), Greenland coast (turquoise stars), and offshore (yellow diamond) sectors .....	37
Figure 12 : A Pair of otoliths extracted from Greenland Halibut (×8 magnification). Section in red rectangle is presented in C; B core of a right sagittal otolith under blue LED (×8 magnification); C cross-section of an otolith slice showing the location of the core and margin (×25 magnification).....	39
Figure 13 : Box and whisker plots of the mean concentrations ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) of three elements (Mg, Sr, Ba) in the otolith margins of Greenland Halibut per sampling site .....	44

Figure 14 : Box and whisker plots of the mean concentrations ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) of three elements (Mg, Sr, and Ba) in otolith margins of Greenland Halibut sampled from the four identified elemental sectors.....	46
Figure 15 : Location of sampling sites and sectors (group of sites sharing the same symbol) defined by similar elemental otolith fingerprints for Greenland halibut, <i>Reinhardtius hippoglossoides</i> , in the Gulf of St. Lawrence.....	65
Figure 16 : Box and whisker plots of the mean concentrations ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) of three elements (Mg, Sr, Ba) in otolith margins by sample site .....	71
Figure 17 : Box and whisker plots of the mean concentrations ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) of three elements in otolith margins (Mg, Sr, and Ba) for elemental sectors .....	72
Figure 18 : Pie charts representing the contribution of the three juvenile sources (A, B, C), identified through random forest clustering, to elemental sectors of the EGSL and Saguenay.....	75
Figure 19 : Location of sampling nurseries (colour and shape) for juvenile Greenland halibut, <i>Reinhardtius hippoglossoides</i> ; Estuary (filled orange circles), North Anticosti (filled blue diamond.....	90
Figure 20 : Illustration of an otolith cross-section showing the complete transect (red line) from the margin (left) to core (right) and, below, the LA-ICP-MS elemental signal of the Strontium.....	92
Figure 21 : Boxplots of the mean concentrations ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) of four elements (Mg, Mn, Sr, Ba) in the otolith margins .....	95
Figure 22 : Representation of the dynamic of Greenland halibut recruitment in the Estuary nursery, based on the current knowledge and our results .....	102
Figure 23 : Greenland halibut catch rates (kg/15 minutes tow) distribution in 2016 (Gauthier <i>et al.</i> 2020).....	104
Figure 24 : Schéma conceptuel de l'utilisation des empreintes élémentaires, par la chimie des otolithes, pour déduire la connectivité et les mouvements migratoires des populations de flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest.....	116
Figure 25 : Carte représentant le tracé possible d'une future mission d'échantillonnage de turbot le long de la côte Est et Ouest du Groenland .....	122

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

<b>ANOVA</b>	Analyse de variance
<b>Ba</b>	Baryum
<b>BIC</b>	Baffin Island Current
<b>CIEM</b>	Conseil International pour l'Exploration de la Mer
<b>DFO</b>	Fisheries and Oceans Canada
<b>EGSL</b>	Estuaire et Golfe du Saint-Laurent
<b>ESQ</b>	Esquiman
<b>EST</b>	Estuaire
<b>GAS</b>	Gaspésie
<b>Grl</b>	Groenland
<b>GSL</b>	Golfe du Saint-Laurent
<b>ICES</b>	International Council for the Exploration of the Sea
<b>ISMER</b>	Institut des Sciences de la Mer de Rimouski
<b>IW</b>	Irminger Water
<b>LA-ICPS-MS</b>	Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry
<b>Lab</b>	Labrador
<b>LOD</b>	Limit of Detection

<b>MANOVA</b>	Analyse de Variance Multivariée
<b>Mg</b>	Magnésium
<b>Mn</b>	Manganèse
<b>MPO</b>	Pêches et Océans Canada
<b>NAFO</b>	Northwest Atlantic Fisheries Organization
<b>N.ANT</b>	North Anticosti
<b>Nvt</b>	Nunavut
<b>NWA</b>	Northwestern Atlantic
<b>OPANO</b>	Organisation des Pêches de l'Atlantique Nord-Ouest
<b>QDA</b>	Quadratic Discriminant Analysis
<b>RAQ</b>	Ressources Aquatiques Québec
<b>RF</b>	Random Forest
<b>RM-ANOVA</b>	Analyse de variance à mesures répétées
<b>SAG</b>	Saguenay
<b>S.ANT</b>	South Anticosti
<b>SIL</b>	Sept-îles
<b>Sr</b>	Strontium
<b>UQAC</b>	Université du Québec à Chicoutimi
<b>UQAR</b>	Université du Québec à Rimouski
<b>WGC</b>	West Greenland Current





## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### 1. GESTION DES RESSOURCES MARINES : UN ENJEU SOCIO-ECONOMIQUE

Les ressources provenant de la pêche ou de l'aquaculture demeurent, pour des millions de personnes à travers le monde, de première importance en termes d'alimentation, de nutrition, de revenus ou encore de moyens d'existence. Sur les 70 dernières années, on estime que la production mondiale de poissons (pêche et aquaculture) est passée de 20 millions de tonnes dans les années 50 à 179 millions de tonnes en 2018, dont 46 % provenaient de l'aquaculture (FAO 2020). La consommation de poissons par habitant et par an a plus que doublé passant de 9 kg dans les années 60 à 20.5 kg actuellement (FAO 2020). La progression de la consommation a été alimentée non seulement par l'augmentation de la production, mais aussi par une combinaison de nombreux autres facteurs, notamment les progrès technologiques, l'augmentation des revenus dans le monde entier, la réduction des pertes et gaspillages et la sensibilisation accrue des consommateurs aux bienfaits du poisson pour la santé. L'augmentation mondiale de la demande en poisson est l'une des causes de la hausse de la surexploitation des stocks. Bien que de nos jours l'aquaculture fournit la moitié du poisson destiné à la consommation humaine, le nombre de stocks surexploités a continuellement augmenté, passant de 10 % en 1974 pour atteindre 34.2 % en 2017 (**Figure 1**). La part des exportations est de 37.6 % de la production totale ce qui équivaut à un volume de 67 millions de tonnes de poisson ayant fait l'objet d'un commerce international représentant une valeur de 164 milliards de dollars US en 2018. En compilant toutes ces informations de production, de consommation et de valeur marchande, il apparaît clairement que les ressources issues de la pêche et de l'aquaculture jouent un rôle majeur dans nos sociétés modernes. Si l'humanité souhaite maintenir une exploitation durable des ressources marines pour nourrir près de 9,7 milliards d'individus d'ici 2050,

dans un contexte de changement climatique, d'incertitudes économique et financière et de concurrence de plus en plus vive autour des ressources naturelles, la mise en place de mesures de gestion efficace doit être promptement mise en œuvre.

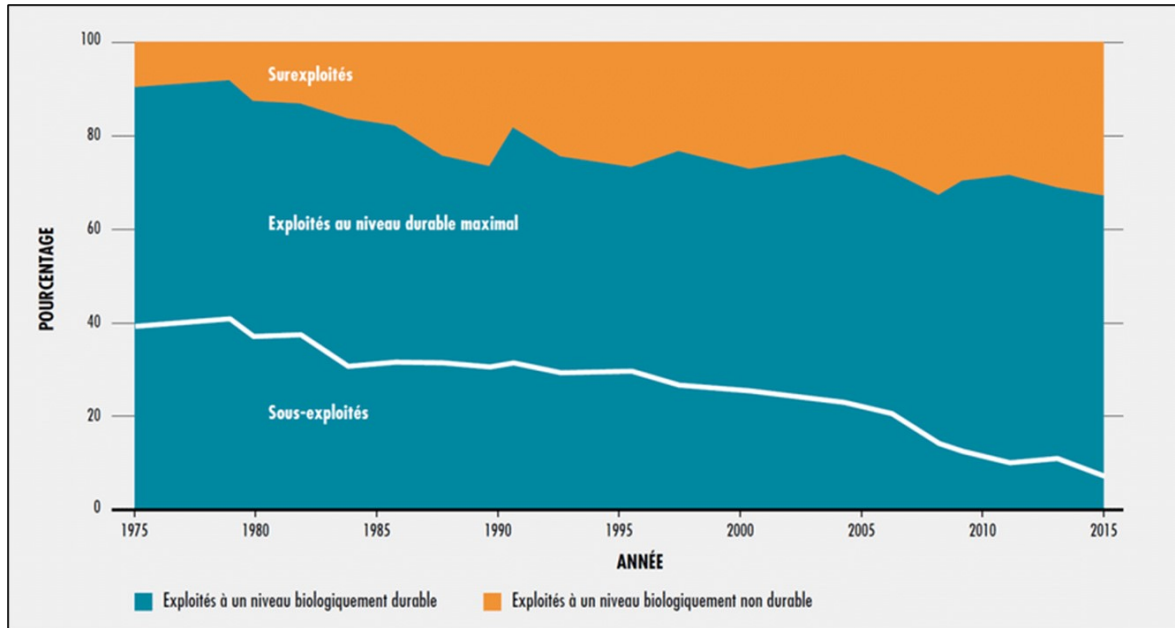


Figure 1 : Évolution de la situation des stocks de poissons marins mondiaux, de 1974 à 2017.

*Figure tirée de FAO 2020*

## 2. SITUATION DE L'ACTIVITE DE PECHE AU CANADA (1980 - 2010)

Les pêcheries du Canada se répartissent naturellement sur trois grandes régions : l'Atlantique (Québec, provinces maritimes et Terre-Neuve), le Pacifique (Colombie-Britannique et Yukon) et l'intérieur des terres (provinces des Prairies et Ontario), chacune de ces régions ayant ses propres caractéristiques. Cette industrie est de la plus haute importance pour les nombreuses localités situées sur les milliers de milles de littoral du Canada. À la fin des années 1980, sur la côte Atlantique, la pêche professionnelle de

poissons de fonds (e.g. morues, flétans, plies...etc) assurait à environ 80,000 personnes un emploi continu ou saisonnier et générait des bénéfices annuels de plus d'un milliard de dollars. Cependant, l'exploitation intensive des stocks, couplée à un manque de connaissance et une législation trop permissive, à entraîner le déclin progressif et continu des stocks de poissons jusqu'à un seuil critique. Dans les années 1990, la majorité des pêches commerciales de poissons de fond du Canada Atlantique s'effondrent. Les stocks de morue de Terre-Neuve (*Gadus morhua*) que l'on pensait inépuisables ont été décimés jusqu'à la quasi-extinction en 30 ans seulement. Le phénomène est d'une telle ampleur qu'en 1992, le Canada prend une mesure inédite en plaçant la morue sous moratoire (**Figure 2**). Cette mesure sera suivie de l'interdiction de pêcher les autres principaux stocks de morue, d'aiglefin et autres poissons de fond. Suite à cet effondrement, l'industrie de la pêche commerciale du Canada Atlantique s'est grandement transformée en répartissant l'effort de pêche plus équitablement entre les différentes espèces exploitables (Gough 2015).

À ce jour, les stocks peinent à se reconstituer malgré une restriction sévère des activités de pêche, et même si des épisodes exceptionnels de recrutement peuvent être observés certaines années pour une ou plusieurs espèces, il y a eu des répercussions économiques et sociales significatives. Afin d'éviter de nouveaux épisodes d'épuisement radical des stocks ou encore de disparitions d'espèces, de nombreux plans de gestion ont été mis en place depuis les années 1990 pour une exploitation durable des pêches (MPO 2011). En 2010, le Canada se positionnait au 7<sup>e</sup> rang mondial des pays exportateurs de produits de la mer sur le plan de la valeur totale des exportations, derrière notamment la Chine (#1), les États-Unis (#5) et le Danemark (#6).

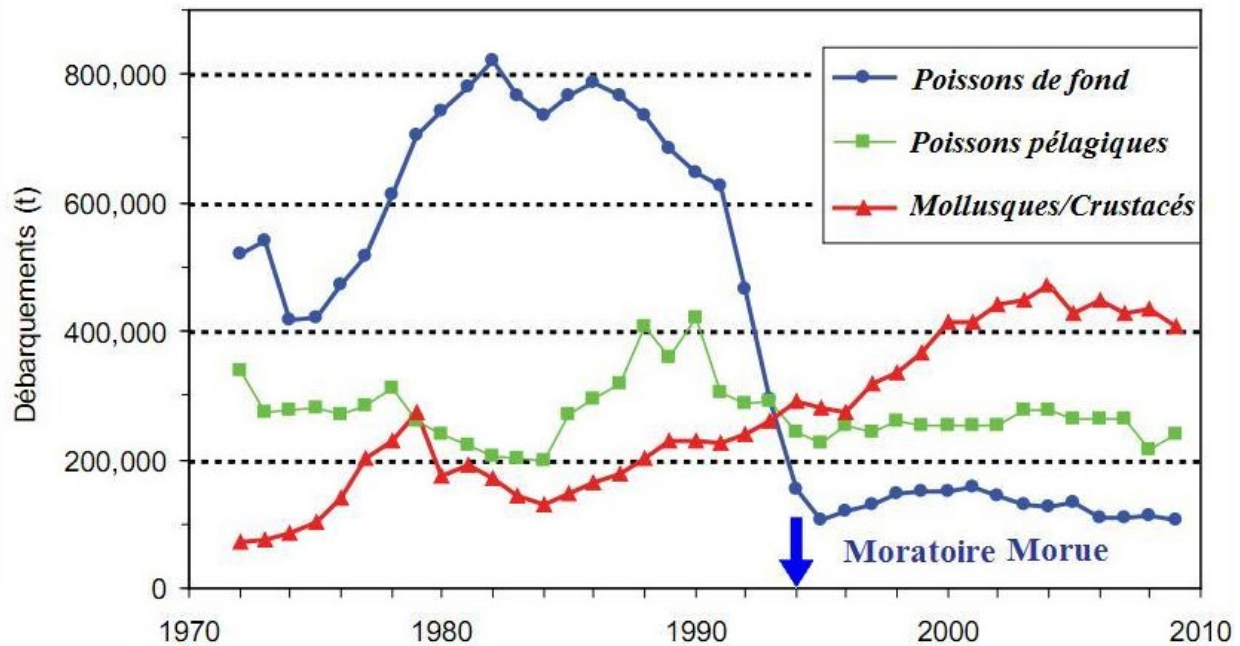


Figure 2 : Évolution des différentes pêcheries du Canada Atlantique, débarquements canadiens (en tonnes) de poissons de mer provenant de la côte Est par principaux groupes d'espèces de 1972 à 2009.

Figure adaptée des données des services statistiques de Pêches et Océan Ottawa

### 3. POPULATION ET NOTION DE STOCK

Le terme « population » en écologie, à l'instar du terme de « stock » en pêche, peut relever de différentes définitions. Dans le présent document, une population fera référence à un groupe d'individus issus de la même espèce, capables de se reproduire entre eux et isolée des autres groupes (Secor 2015).

Le concept de « stock » est fondamental en gestion des pêches. Il définit les unités de travail de base sur lesquelles l'état des pêcheries est évalué et les politiques de gestion visant une exploitation durable sont mises en œuvre. Malgré la surexploitation largement reconnue des ressources marines (Pauly *et al.* 1998, Hutchings 2000, Worm *et al.* 2006), il n'existe toujours pas de définition unanimement acceptée du stock. Communément, le

terme de stock désigne des groupes arbitraires de poissons, suffisamment grands pour être autoreproducteurs, dont les individus ont une histoire de vie commune (Hilborn & Walters 2013). Une autre définition consiste à dire qu'un stock est la partie exploitable de la population d'une espèce dans une zone donnée, sans prendre en compte les œufs, les larves et les juvéniles n'ayant pas atteint une taille suffisante pour être capturée (Milton & Shaklee 1987). De ce fait, il peut y avoir plusieurs stocks pour une même espèce. Si des sous-groupes d'une même espèce vivent dans des zones différentes et qu'ils n'ont pas ou peu d'échanges entre eux, on dit qu'ils appartiennent à des stocks différents. Dans la littérature, il est possible de trouver plusieurs autres définitions de « stock » (Raney *et al.* 1954, Marr 1957, Larkin 1972, Saila & Jones 1983). Ces définitions ont toutes en commun le fait qu'un stock est une unité inférieure ou égale à la population (Cushing 1968). Dans cet ouvrage, le terme de stock fait référence à la partie exploitable de la population, c'est-à-dire les individus ayant atteint la maille réglementaire en vigueur pour être prélevés. La maille réglementaire peut varier au sein d'une même espèce en fonction de la région d'exploitation. Par exemple en France, la maille du Bar commun (*Dicentrarchus labrax*) est de 30 cm en Méditerranée et de 42 cm sur la côte Atlantique et dans la Manche.

#### 4. DYNAMIQUE D'UN STOCK

Un stock est composé de poissons de plusieurs classes d'âges et évolue sans cesse suivant les cycles de naissances, de croissances et de mortalités. Chaque année, une nouvelle classe d'âge entre dans le stock, c'est ce que l'on appelle le recrutement. Le terme cohorte désigne les poissons d'un même stock, nés la même année et qui font donc partie de la même classe d'âge. Un stock évolue en fonction des entrées, telles que le recrutement, la croissance ou l'immigration, et des sorties comme la mortalité naturelle qui inclut la mort par maladie, prédation ou vieillesse, ainsi que la mortalité par la pêche et l'émigration (**Figure 3**).

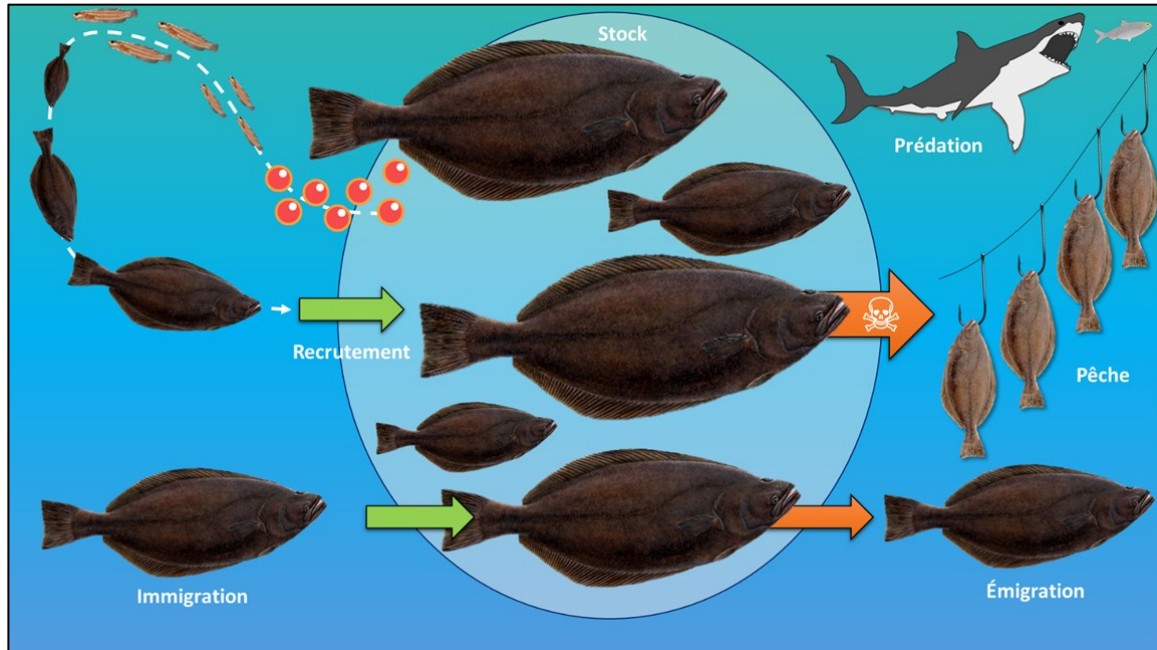


Figure 3 : Schéma conceptuel de la dynamique d'un stock. À gauche, les facteurs qui vont contribuer à l'augmentation de la taille du stock (l'immigration et le recrutement) et à droite ceux qui vont contribuer à sa diminution (la mortalité et l'émigration). Un stock est à l'équilibre quand les entrées sont égales aux sorties, il augmente quand les entrées sont supérieures aux sorties et diminue si les sorties sont plus importantes que les entrées.

Lorsqu'une nouvelle classe d'âge entre dans le stock, elle est composée de beaucoup de petits individus à faible poids mais leur croissance rapide va permettre à cette dernière, malgré la mortalité, d'augmenter sa biomasse. Arrivée à un certain âge, la croissance des poissons est nettement inférieure à celle des premières années, mais la mortalité naturelle continue de faire diminuer les effectifs. A ce stade, la biomasse de la classe d'âge commence à diminuer avec l'âge. Par conséquent, il existe un moment dans la vie d'une cohorte où la biomasse est maximale, ce moment se situe juste avant que la courbe s'inverse et il est appelé « âge critique » (**Figure 4**). Si le recrutement et la mortalité naturelle sont stables au cours du temps, alors le stock est en équilibre. Quand la pêche entre en jeu, un autre équilibre peut s'instaurer si le recrutement se maintient différemment de celui d'un stock non exploité. Cet équilibre varie en fonction de la pression de pêche exercée. Au début de l'exploitation d'un stock, le tonnage croît avec l'effort de pêche, mais

la biomasse diminue. Au-delà d'un certain seuil, la situation devient paradoxale, car plus l'effort de pêche augmente plus le tonnage diminue, et cela est l'un des premiers signes de mauvaise exploitation voire de surexploitation (Edwards *et al.* 2012).

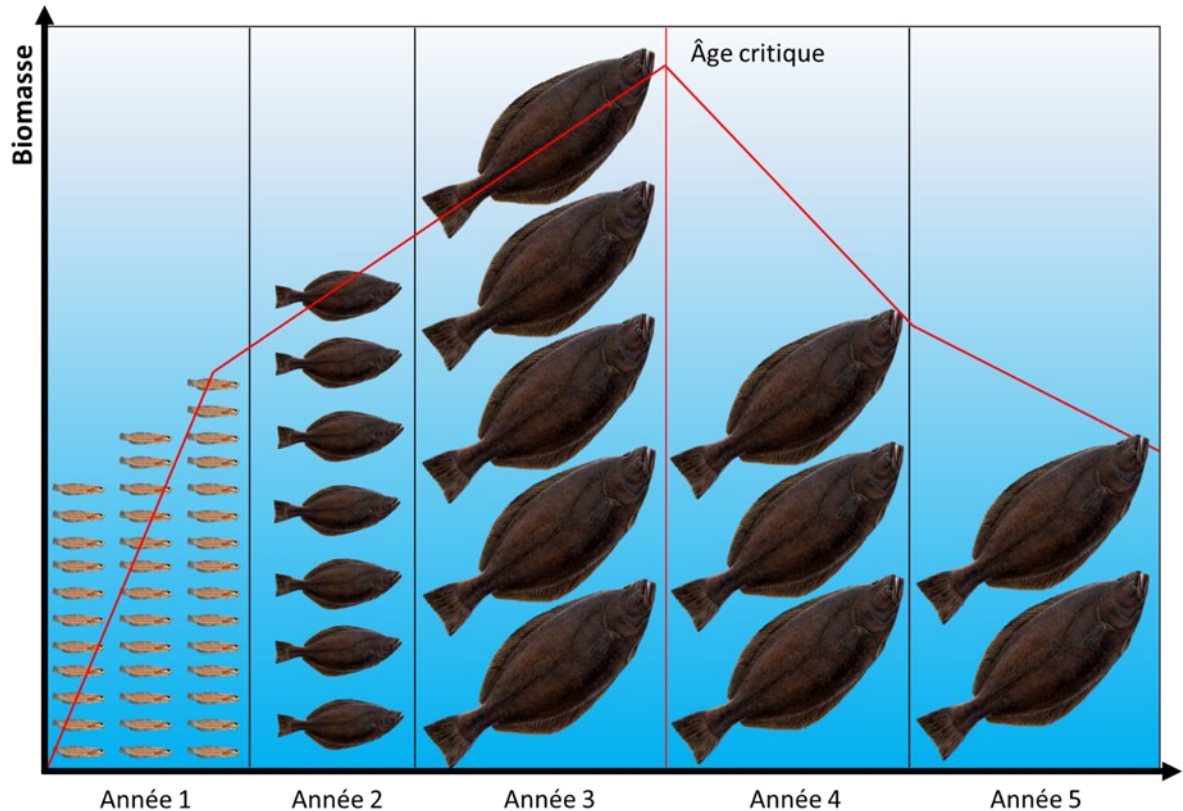


Figure 4 : Schéma de la dynamique d'un stock non exploité. Les nouvelles classes d'âge sont composées de beaucoup de petits individus, de faible poids, mais à croissance rapide, la biomasse augmente. À un certain âge les individus ne grandissent quasiment plus, mais les effectifs diminuent, la biomasse du stock diminue. L'âge critique représente l'âge pour lequel la biomasse de la cohorte est la plus grande.

## 5. CONNECTIVITE ET IDENTIFICATION DE STOCK

Connaître les mouvements des individus entre les différentes régions ainsi que la contribution des nourriceries aux différents stocks sont des composantes essentielles pour comprendre la dynamique des populations de poissons marins, les schémas migratoires et de colonisation. La plupart des espèces marines entreprennent des changements d'habitat et/ou des migrations durant leur cycle de vie. Par exemple, les juvéniles évoluent souvent dans des nourriceries, telles que des estuaires ou fjords, avant de rejoindre la population adulte plus au large (Cowen *et al.* 2007, Tanner *et al.* 2012). Avoir ces connaissances en main sur les espèces exploitées peut contribuer grandement à l'identification des habitats importants, à l'établissement d'une gestion durable de la ressource ainsi qu'à la création d'aires marines protégées (Thorrold *et al.* 2007).

Quantifier les mouvements des poissons n'est pas une entreprise facile, et plus particulièrement pour les phases larvaires et juvéniles qui sont plus difficiles à capturer et/ou maintenir en vie durant la manipulation. Plusieurs méthodes, directes ou indirectes, ont été développées ou ont évolué au cours du temps tel que la capture – marquage – recapture, les données d'abondance et de distribution, l'étude des traits morphologiques, la génétique, la télémétrie, les méthodes de marquages interne ou externe, artificiel ou naturel...etc. Ces différentes méthodes présentent avantages et inconvénients et sont plus ou moins adaptées dépendamment de l'espèce étudiée et des habitats qu'elle occupe. Des études compilent les différentes méthodes existantes pour évaluer la connectivité ou réaliser une identification des stocks (Begg & Waldman 1999, Gillanders 2009). Les méthodes de marquages conventionnelles, tel que le marquage-recapture, demandent souvent une logistique lourde, difficile à mettre en place, onéreuse avec des taux de recaptures faibles, peu adaptées aux larves et aux juvéniles ainsi qu'aux espèces démersales qui ne supportent pas la décompression de leur vessie natatoire (Starr *et al.* 2000). Par conséquent, des méthodes alternatives, mais aussi complémentaires aux précédentes, ont dû être développées telles que la chimie des otolithes qui est utilisée régulièrement comme



marqueur naturel pour quantifier les taux de mouvement des poissons (Thorrold *et al.* 2002, Elsdon *et al.* 2008).

## 6. OTOLITHES : FONCTIONS, PROPRIETES ET MICROCHIMIE

L'otolithe ou littéralement « pierre d'oreille » (*othos* : oreille ; *lithos* : pierre) est une petite concrétion minérale, principalement composée de carbonate de calcium ( $\text{CaCO}_3 \sim 97\%$ ) qui se situe dans l'oreille interne des vertébrés, notamment chez les poissons-téléostéens (**Figure 5**). Il existe trois paires d'otolithes dans l'oreille interne des poissons, les Sagittae, Lapilli et Astéricsi, ils assurent à ces derniers les fonctions de système auditif et vestibulaire leur permettant de maintenir leur équilibre (Popper & Hoxter 1981). Chez la plupart des espèces, la sagitta est le plus grand des otolithes, exception faite des *Ostariophysi* où c'est l'asteriscus qui est le plus grand (Adams 1940).

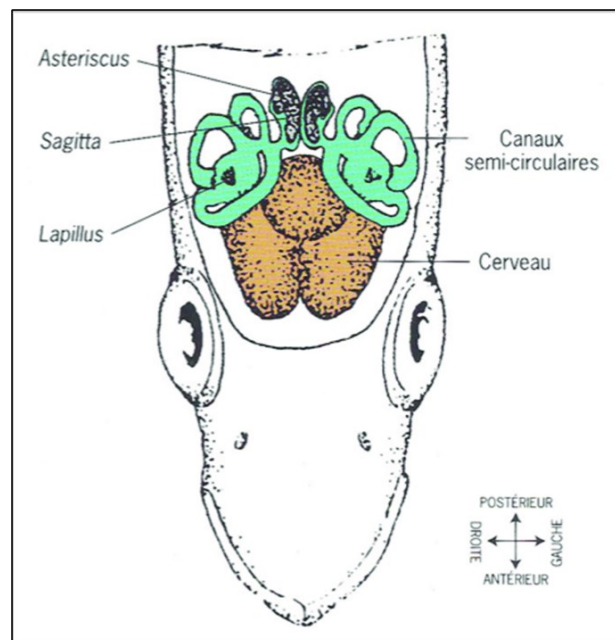


Figure 5 : Position des otolithes à l'intérieur de l'oreille interne des poissons. Vue dorsale de l'appareil vestibulaire chez une espèce de téléostéen.

Figure tirée de Panfili *et al.* (2002)

Les otolithes sont constitués d'aragonite, qui est une forme cristallisée de carbonate de calcium, fixé dans une matrice organique protéique dont la composition est proche de la kératine (Degens *et al.* 1969, Watabe *et al.* 1982, Moraes-Nin 1987). L'otolithe est précipité à partir du fluide endolymphatique et se dépose continuellement, par couches successives, tout au long de la vie de l'animal (Campana 1999, Campana & Thorrold 2001). Cette formation continue en anneaux successifs permet d'observer une structure d'accroissement journalière – saisonnière et annuelle particulièrement utile pour faire des lectures d'âges des poissons (**Figure 6**).

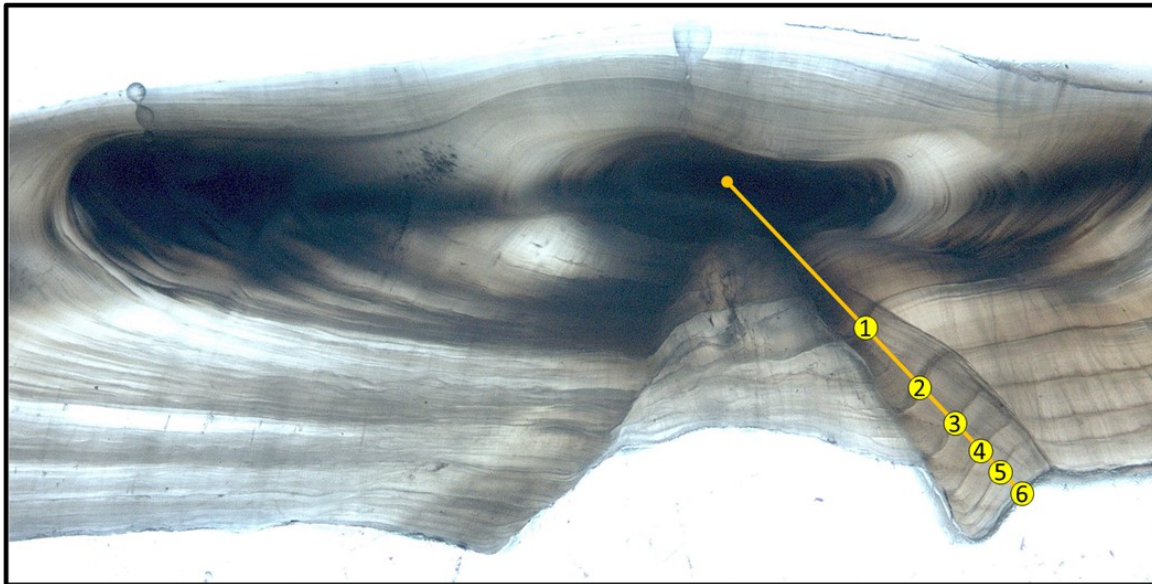


Figure 6 : Photo d'une coupe sagittale d'un otolithe de Bar rayé (*Morone saxatilis*). La ligne jaune indique le sens de lecture du cœur à la marge, les numéros indiquent les anneaux de croissance. L'âge estimé de cet individu est de 6 ans.

Crédit photo et source : Anne-Lise Fortin (UQAC).

Une autre propriété très intéressante des otolithes est que durant leur croissance de nombreux éléments et isotopes, provenant majoritairement de l'eau environnante dans laquelle évolue le poisson, sont accrétés au sein de l'otolithe (Campana 1999). Les

éléments sont incorporés depuis la masse d'eau vers le plasma sanguin via les branchies ou les intestins, puis vers l'endolymphe et enfin dans l'otolithe en train de cristalliser (Campana 1999, Sturrock *et al.* 2012). De plus, contrairement aux autres pièces calcifiées (écaille, épine, squelette), les otolithes sont métaboliquement inertes, peu susceptibles d'être résorbés ou remaniés, ce qui signifie que les éléments ou composés accrétés sont conservés de façon permanente (Campana & Neilson 1985). La manière dont est régulée l'incorporation des éléments est un sujet vaste, complexe et pas toujours parfaitement compris, mais de manière générale elle varie en fonction de facteurs extrinsèques (salinité, température, oxygène), de facteur intrinsèque (ontogénie, maturation, croissance et régime alimentaire) mais aussi en fonction des espèces et des éléments eux-mêmes (Hüssy *et al.* 2004, Høie *et al.* 2008, Hüssy *et al.* 2009, Walther *et al.* 2010).

L'ensemble de ces propriétés, ainsi que la composition chimique de l'otolithe, font de ce dernier, un marqueur naturel très utile pour retracer l'histoire de vie des poissons et identifier les différents habitats qu'il a pu occuper. L'application de la chimie des otolithes dépend des variations géographiques de la chimie des masses d'eaux, et d'autres facteurs, qui font influencer la composition élémentaire de l'otolithe, si bien que des poissons qui ont occupé des environnements différents vont présenter des différences de compositions chimiques, que l'on nomme « empreinte élémentaire », de leurs pièces calcifiées et notamment dans leurs otolithes (Thresher 1999, Secor *et al.* 2001, Campana 2004, Elsdon *et al.* 2008). L'utilisation de la chimie de l'otolithe et par extension des empreintes élémentaires, comme marqueur naturel a considérablement augmenté dans les 20 – 30 dernières années et a été appliquée sur de nombreuses problématiques que ce soit en eaux douces (Kalish 1990, Walther & Thorrold 2008), en eaux saumâtres ou salées (Campana *et al.* 1994, Rooker *et al.* 2008). L'empreinte élémentaire est un outil polyvalent qui peut être utilisé pour différencier des stocks ou des sous-populations de poissons marins (Campana *et al.* 1995, Proctor *et al.* 1995), détecter l'anadromie (Secor *et al.* 1992, Coutant & Chen 1993), déterminer la connectivité entre les populations (Thorrold *et al.* 2001, Gillanders 2002), identifier des schémas de migration (Cook *et al.* 2014), déterminer le nombre d'origines et/ou leur localisation pour une population donnée (Lazartigues *et al.* 2016, Gibb

et al. 2017, Régnier et al. 2017, Wright et al. 2018) ainsi que reclassé des adultes à leur nourricerie d'origine (Thorrold et al. 2001, Vasconcelos et al. 2008).

## 7. FLETAN DU GROENLAND

### 7.1 Distribution et habitat

Le flétan du Groenland, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaume, 1792), plus communément appelé turbot au Québec pour le différencier de son cousin le flétan Atlantique (*Hippoglossus hippoglossus*), est un poisson plat démersal de l'ordre des Pleuronectiformes ce qui implique une asymétrie bilatérale dans sa morphologie. Il est présent dans l'hémisphère Nord notamment dans les océans Atlantique, Arctique et Pacifique et présente une distribution circumpolaire (**Figure 7**).



Figure 7 : Carte de l'aire de répartition mondiale du flétan du Groenland.

Figure tirée de Hedges et al. (2017).

Cette espèce affectionne particulièrement les eaux froides (-0.5°C à 6°C) ou elle évolue à des profondeurs comprises entre 90 et 1600 m pouvant même atteindre des profondeurs bien supérieures à 2200 m (Scott & Scott 1988, Boje & Hareide 1993). Le flétan du Groenland change d'habitat à mesure qu'il grandit ainsi, les individus juvéniles se retrouvent en eaux peu profondes tels que les estuaires, baies ou fjords (Bowering & Nedreaas 2000) tandis que les plus gros individus occupent les pentes et plateaux continentaux d'où ils migrent vers des profondeurs de plus en plus importantes à mesure qu'ils grandissent (Morgan *et al.* 2013, Wheeland & Morgan 2020). Ce changement d'habitat permet la plupart du temps d'observer une séparation nette de la distribution entre les juvéniles et les adultes (Bowering & Chumakov 1989, Ait Youcef *et al.* 2013).

Dans l'océan Arctique, on retrouve le flétan du Groenland dans la mer de Barents (Albert 2003) ainsi que dans la mer de Beaufort (Chiperzak *et al.* 1995, Giraldo *et al.* 2018). Il est aussi présent dans l'océan Pacifique Nord le long de la côte ouest de l'Amérique du Nord, au niveau de la péninsule Tchouktches, de la mer de Béring et des îles Aléoutiennes (Alton *et al.* 1988, Cooper *et al.* 2007). Sa distribution s'étend vers le sud le long de la côte est russe et de la mer d'Okhotsk jusqu'au Nord du Japon (île d'Hokkaidō). Dans l'océan Atlantique Nord, le flétan du Groenland occupe une large bande allant des côtes norvégiennes jusqu'à la côte Est Canadienne en passant par l'Angleterre, l'Islande et le Groenland (Dyck *et al.* 2007). Dans l'Atlantique Nord-Ouest, le flétan est très présent le long de la côte Groenlandaise de Qaanaaq (77°30'N) au Cap Farvel (59°46'N). Le long de la côte Canadienne, on le retrouve abondamment autour de l'île de Baffin et du détroit de Davis ainsi que le long du Labrador et autour de l'île de Terre-Neuve (Bowering & Brodie 1991, 1995) ainsi qu'à l'intérieur de l'estuaire et Golfe du Saint-Laurent (EGSL - (Ait Youcef *et al.* 2013). Ce dernier, marque la limite Sud de répartition du flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest même s'il est capturé de manière sporadique dans le Golfe du Maine.

## 7.2 Structure des stocks de flétans

L'efficacité de la gestion à long terme du flétan du Groenland est limitée par une méconnaissance de la structure des stocks et de la connectivité entre les habitats utilisés par les juvéniles et les adultes. Bien que le concept de « stock » soit central à la gestion des espèces exploitées (Begg & Waldman 1999), il n'est pas aisé de l'appliquer en milieu marin tant la divergence entre ces entités est souvent spatialement continue et ne se prête pas aisément à la désignation d'unités de gestion séparées. La question de l'indépendance démographique entre les populations est primordiale en gestion des stocks. Des études ont tenté de répondre cette à question d'indépendance démographique par l'utilisation de marqueurs génétiques pour le flétan du Groenland. Actuellement, tous les travaux réalisés sur la structure génétique des stocks de flétan du Groenland n'ont utilisé que quelques marqueurs microsatellites et les résultats obtenus par ces études sont contradictoires. Knutsen *et al.* (2007) ont conclu que l'espèce est subdivisée en populations partiellement isolées par la distance. Pomilla *et al.* (2008) ont identifié deux stocks distincts qui se chevauchaient dans la région de Baffin et le golfe du Saint-Laurent. La dernière étude génétique en date réalisée par Roy *et al.* (2014) a conclu que l'espèce était panmictique (composée d'une seule population) dans l'Atlantique Nord-Ouest en utilisant un marqueur microsatellite spécifique au flétan du Groenland. Ces résultats semblent être appuyés par les résultats préliminaires d'une nouvelle étude génétique utilisant une technique de séquençage dernière génération qui permet des analyses de type « Génotype par séquençage » à des milliers de marqueurs SNP (données non publiées Ferchaud *et al.* Université Laval). Les études basées sur l'analyse de traits phénotypiques ont quant à elles, mis en évidence des différences régionales significatives, mais les résultats sont parfois contradictoires (Khan *et al.* 1982, Riget *et al.* 1992, Arthur & Albert 1993). Sur la base des données disponibles, il n'est pas possible de conclure à l'existence d'une structure de stocks réelle chez l'espèce ou si, au contraire, les différences régionales observées dans certaines études résultent d'un degré élevé et répété de différenciation locale de nouvelles recrues et de colonisateurs issus du même fonds génétique (Roy *et al.* 2014).

En absence de bases scientifiques solides quant à leur structure réelle, l'Organisation des Pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO) et le Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM) ont divisé les stocks de flétan de Groenland en 7 unités de gestion incluant Terre-Neuve et Labrador et celle du golfe du Saint-Laurent, laquelle est considérée comme un stock isolé de l'Atlantique Nord-Ouest (MPO 2006). De plus, l'espèce est exploitée intensivement sur la côte Ouest du Groenland (Jørgensen & Arboe 2013) et l'impact possible de cette exploitation sur l'abondance des stocks pêchés au Canada est mal compris, notamment dû au manque de connaissances quant à l'ampleur de la connectivité transfrontalière des stocks de flétan exploités. Pour toutes les raisons évoquées, il y a un réel besoin de documenter la structure des stocks de flétan du Groenland au Canada. Cela aurait d'importantes conséquences pour la conservation de l'espèce, notamment en ce qui concerne l'élaboration de stratégies permettant un équilibre entre la persistance et la reconstitution d'une part, et l'utilisation durable de la ressource d'autre part.

### **7.3 Biologie et cycle de vie**

Le flétan du Groenland peut atteindre entre 110 (♂) – 130 (♀) cm pour un poids maximum de 45 kg (Orlov & Binohlan 2009), mais il est plus communément capturé à des tailles comprises entre 50 et 80 cm pour 7 – 11 kg (Scott & Scott 1988). Déterminer l'âge de cette espèce reste encore un défi de nos jours, les tentatives précédentes ont longtemps été considérées comme très incertaines, car elles avaient tendance à sous-estimer les plus vieux individus (Treble *et al.* 2008). Jusqu'à récemment, les études stipulaient que les flétans du Groenland vivaient rarement plus de 20 ans (Albert 2016) avec quelques exceptions notables qui auraient vécu plus de 30 ans (Gregg *et al.* 2006, Treble *et al.* 2008). Néanmoins, les avancées réalisées ces dernières années font état d'individus qui pourraient atteindre plus de 50 ans d'espérance de vie (Brogan *et al.* 2021).

Le cycle biologique du flétan du Groenland suit globalement toujours le même schéma, quelle que soit la population observée. La période de fraye début à la saison

hivernale et peut s'étendre jusqu'au début du printemps. Les individus matures rejoignent les frayères durant cette période et la reproduction se déroule à des profondeurs généralement comprises entre 650 et plus de 1500 m dépendamment de la frayère (Bowering 1983, Jørgensen 2013). Les œufs sont relâchés en profondeur entre 240 et 640 m (Smidt 1969) et vont incuber pendant une période de 27 à plus de 50 jours en fonction de la température (Stene *et al.* 1999, Domínguez-Petit *et al.* 2013). Après l'éclosion, les larves vont remonter dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau à mesure que leurs réserves vitellines s'épuisent afin d'atteindre la couche d'eau où leurs proies planctoniques évoluent, dont la profondeur optimale est estimée entre 13 – 40 m pour cette espèce (Simonsen *et al.* 2006). Durant ces deux stades, œufs et larves sont transportés passivement par les courants depuis les frayères pour atteindre progressivement les nourriceries. Cette phase pélagique de dérive passive s'entend généralement sur 3 à 5 mois (Smidt 1969, Ouellet *et al.* 2011), mais un nouveau modèle prédictif estime qu'un temps de dérive peut s'étaler sur 5 à 11 mois dans l'Atlantique Nord (Stenberg *et al.* 2016). Une fois leur dérive achevée, les larves de flétan se métamorphosent passant d'une phase pélagique à une phase benthique, et s'installent à des profondeurs de 250 – 400 m lorsqu'elles atteignent 7 – 9 cm (Jørgensen 2013).

La durée de la phase juvénile varie d'une population à une autre, mais les différents facteurs qui affectent cette durée sont encore mal connus (Ghinter *et al.* 2021). De plus, on observe des différences importantes de tailles à la maturité sexuelle entre les populations de turbots (Morgan *et al.* 2003, DFO 2018). On définit la taille à la maturité sexuelle par l'indice  $L_{50}$ , qui correspond à la taille à laquelle 50% des individus sont matures. Dans l'Atlantique Nord-Est cette valeur est de 65 cm pour les femelles et de 50 cm pour les mâles (Junquera *et al.* 1999, Morgan *et al.* 2003), tandis que dans l'Atlantique Nord-Ouest la  $L_{50}$  est plus élevée soit respectivement 70 cm et 60 cm pour les femelles et les mâles (Healey *et al.* 2010). Au début des années 80, 50 % des femelles et des mâles capturés dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL) atteignaient la maturité sexuelle à des tailles de 56 cm pour les femelles et 40 cm pour les mâles et pouvaient être capturés à des tailles maximales respectives de 76 et 62 cm (Bowering 1982). Aujourd'hui, il est rare de capturer



des femelles de plus de 55 ~ 60 cm et peu de mâles atteignent une taille supérieure à 48 cm. Ces changements ont entraîné une réduction des tailles de maturité sexuelle, ainsi 50 % des femelles sont maintenant matures à 46 cm et les mâles à 36 cm (MPO 2019a).

#### 7.4 Frayères et nourriceries

Nonobstant une large distribution autour du cercle polaire, les connaissances sur la localisation des différentes zones de fraie et de nourricerie restent très lacunaires. Dans l'Atlantique Nord-Est, 3 frayères sont mentionnées dans la littérature : (1) à l'ouest de l'Islande le long du plateau de la mer d'Irminger (Magnússon 1977, Sigurðsson 1977), (2) à l'Est du Groenland au niveau du Cap Steen Bille (Gundersen *et al.* 2001) et (3) le long du talus continental entre les îles Lofoten (Norvège) et Svalbard (Albert 2003, Høines & Gundersen 2008). Dans cette même partie de l'Atlantique Nord, la première nourricerie documentée se situe au niveau de l'archipel du Svalbard, autour de l'île Spitzberg (Godø & Haug 1989) et pourrait s'étendre jusqu'à la Terre François-Joseph de manière plus ou moins importante en fonction des années (Albert *et al.* 1997, Bowering & Nedreaas 2000). Plus récemment, une étude a suggéré la présence d'une seconde nourricerie sur la côte Est du Groenland au niveau de Tasilaq (66°N), car les juvéniles de l'année y sont trouvés en grande concentration (Sigurðsson & Magnusson 1980, Gundersen *et al.* 2013).

Dans l'Atlantique Nord-Ouest, la seule frayère connue se situe au niveau du détroit de Davis (Jensen 1935, Smidt 1969, Templeman 1973, Simonsen & Gundersen 2005) où les pics de reproduction sont observés entre février et mars (Gundersen *et al.* 2010). Même si elle est de taille conséquente, cette frayère à elle seule ne permettrait pas de maintenir l'ensemble de la population de flétan du Groenland présente dans cette région (Simonsen & Gundersen 2005) ce qui implique l'existence d'autres frayères. Une seconde frayère se trouverait plus au Nord, dans la baie de Baffin (Gundersen *et al.* 2007). Bien que des juvéniles de flétan du Groenland aient été observés dans l'ensemble de l'Atlantique Nord-Ouest, la seule nourricerie avérée se situe au niveau de la baie de Disko et du grand banc

d'Hellefiske (Smidt 1969, Jørgensen 1997a, Stenberg *et al.* 2016). Il est fortement probable que pour une aire géographique aussi étendue, il reste d'autres nourriceries à découvrir.

Plus au Sud, dans l'EGSL la reproduction aurait lieu dans les profondeurs du chenal Laurentien, au Sud-Ouest de Terre-Neuve, entre février et mars (Morin *et al.* 1995, Ouellet *et al.* 2011). Le courant étant de faible intensité au fond du chenal (Sourisseau *et al.* 2006), les œufs stagneraient dans le fond de la frayère, puis quelques jours avant l'éclosion, ils remonteraient dans les 40 premiers mètres de la colonne d'eau. Les larves seraient ainsi parfaitement positionnées pour se nourrir de divers planctons et elles seraient emportées vers l'Ouest par les courants dominants de surface jusqu'à l'estuaire, qui est la nourricerie principale du Saint-Laurent et, dans une moindre mesure, au Nord de l'île d'Anticosti (Ait Youcef *et al.* 2013, Galbraith *et al.* 2017).

Les sites de fraie et les nourriceries ainsi que leur contribution aux différents stocks et populations de flétan restent encore peu connus. De plus, la capacité de dispersion du flétan du Groenland due à une phase pélagique larvaire prolongée, augmente considérablement la capacité des différentes populations à rester connectées entre elles même sur de grandes distances, ce qui contribue grandement à la difficulté pour décrire la dynamique des différentes populations de flétan à travers le monde.

## **7.5 Régime alimentaire du flétan du Groenland**

Le flétan du Groenland est souvent décrit dans la littérature comme un « prédateur bathypélagique vorace » se nourrissant, d'une grande variété d'organismes tout au long de sa vie, chassant aussi bien des proies épibenthiques que pélagiques (Scott & Scott 1988, Bowering & Brodie 1991, Woll & Gundersen 2004, Dwyer *et al.* 2010). Sa forme oblongue en losange et la migration partielle de son œil gauche lui permettent d'être un excellent nageur en pleines eaux (Smidt 1969, De Groot 1970). De plus, son côté aveugle est de couleur foncée lui permettant de passer inaperçu lorsqu'il adopte un comportement pélagique. Plusieurs études ont documenté le comportement de prédateur pélagique du flétan du Groenland (Bowering & Lilly 1992, Dawe *et al.* 1998, Vollen & Albert 2007,

Boje *et al.* 2014, Giraldo *et al.* 2018). Cette réalité est un peu contraire à la représentation que l'on se fait des méthodes de chasse des poissons plats. Embusqué dans le substrat attendant patiemment ses proies, le flétan du Groenland est capable de chasser activement dans la colonne d'eau. Considéré comme un prédateur opportuniste, le régime alimentaire du flétan du Groenland varie en fonction de sa taille, de la disponibilité des proies ainsi que de l'aire géographique où il se trouve, mais d'autres facteurs tels que la température et la saison peuvent influencer son régime alimentaire (Rodríguez-Marín *et al.* 1995, Orr & Bowering 1997, Dwyer *et al.* 2010).

Du côté de Terre-Neuve et Labrador, les petits flétans du Groenland (<12 cm) se nourrissent principalement d'amphipodes Hyperiidea et autres petits invertébrés, tandis que pour les turbots de tailles moyennes (12-69 cm), prédatent principalement le capelan (*Mallotus villosus*), la crevette nordique (*Pandalus borealis*) et des céphalopodes (*Gonatus sp.*) (Dwyer *et al.* 2010). Les plus gros flétans du Groenland (>69 cm) ont un régime alimentaire majoritairement piscivore ou l'on retrouve du sébaste (*Sebastes sp.*), divers gadiformes, tels que la morue de l'Atlantique et le flétan du Groenland ce qui indique du cannibalisme pour les plus gros individus (Rodríguez-Marín *et al.* 1995, Dwyer *et al.* 2010).

Dans l'EGSL, le régime alimentaire du flétan du Groenland suit la même dynamique, les petits individus (<20 cm) ont un régime alimentaire basé sur les (zoo)planctons tels que des amphipodes hypéridés, euphausides et autres invertébrés tandis que les turbots de 20 à 40 cm vont avoir un régime alimentaire dominé par la crevette nordique et le capelan. Les gros individus (>40 cm) consomment principalement du hareng (*Clupea harengus*), des crevettes, des petits poissons démersaux et plus récemment des petits sébastes (MPO 2019a).

Si le turbot est au sommet du réseau trophique chez la plupart des poissons, il est aussi une proie de premier plan pour les super prédateurs tels que le narval (*Monodon monoceros*) (Laidre *et al.* 2004), le phoque à capuchon (*Cystophors cristata*) (Kapel 2000), le phoque annelé (*Phoca hispida*) (Siegstad *et al.* 1998) et le phoque du Groenland

(*Pagophilus groenlandicus*) (Kapel 2000), le béluga (*Delphinapterus leucas*) (Marcoux *et al.* 2012), le flétan Atlantique (*Hippoglossus hippoglossus*) (MPO 2019b) et le requin du Groenland (*Somniosus microcephalus*) (Fisk *et al.* 2002). Le flétan du Groenland apparaît comme une espèce clé de son environnement soit en tant que prédateur soit en tant que proie. Toute perturbation majeure qui aurait un impact sur ce dernier pourrait déclencher un effet en cascade sur l'ensemble du réseau trophique comme il a déjà été observé pour d'autres espèces par le passé (Morissette *et al.* 2009).

## **7.6 Capacité natatoire et migration**

Comme mentionné dans les paragraphes précédents, le flétan du Groenland est un excellent nageur, capable de chasser en pleines eaux les petits poissons pélagiques, mais ses capacités natatoires lui permettent également de parcourir de grandes distances (Smidt 1969, Scott & Scott 1988). Même si les migrations du turbot ne semblent suivre aucun schéma, plusieurs études ont mis en évidence divers types de migrations. La première migration de ces poissons est de nature ontogénétique, les flétans du Groenland migrent en profondeur à mesure qu'ils grandissent (Riget & Boje 1989, Morgan *et al.* 2013, Wheeland & Morgan 2020). Une migration saisonnière a aussi été documentée avec des variations de distribution nettes entre l'été et l'hiver (Boje 2002, Boje *et al.* 2014). Cette migration saisonnière semble correspondre à une migration entre les aires de nourrissage et les frayères. Ce cycle saisonnier peut-être résumé de la manière suivante : à la saison estivale, les flétans rejoignent les aires de nourrissages qui se situent généralement entre 750 et 1000 m. Entre la fin de l'été et le début de l'automne, les flétans vont quitter ces aires de nourrissages pour migrer en profondeur (> 1000 m) en direction des frayères pour les atteindre au courant de l'hiver début du printemps. Notons que tous les individus matures ne migrent pas systématiquement chaque année dans les frayères, cela dépend de leur condition physiologique. Au mois d'avril, les flétans quittent les frayères pour retrouver leurs aires de nourrissages et ainsi de suite (Bowering & Chumakov 1989, Jørgensen 1997a, Boje *et al.* 2014).

Pour mieux comprendre les déplacements des flétans du Groenland et évaluer la connectivité des populations, plusieurs campagnes de capture-marquage-recapture ont eu lieu depuis les années 1980 dans l'Atlantique Nord. Malgré un effort de marquage considérable, entre 4000 et 24.400 poissons marqués selon la mission, les taux de recaptures sont compris entre 1% et 7% (Bowering 1984, Boje 1994, Boje 2002). Cependant, les résultats de ces études ont pu mettre en exergue qu'il n'y a pas de schéma de migration définie pour cette espèce. La majorité des flétans capturés dans les fjords au Nord-Ouest du Groenland ont été retrouvés deux ans après à la même place, ce qui semble démontrer un comportement sédentaire des individus ayant la distribution la plus nordique, tandis que les individus capturés dans les fjords à l'Est et au Sud-Ouest, ainsi qu'au large Groenland, montrent un comportement plus migrateur (Boje 2002). Quelques individus ont affiché des migrations impressionnantes de 1100 km – 1800 km et 2500 km confirmant la grande mobilité de cette espèce (Boje 2002). Ces études ont pu mettre en évidence la capacité de ces poissons à parcourir de très longues distances (**Figure 8**), sans pour autant que ces déplacements soient systématiques, cette capacité permet aux populations de turbot du Groenland Ouest (détroit de Davis) et Est (Islande) de rester connectées ce qui corrobore les travaux de génétique de l'époque faisant état d'une population génétiquement homogène dans l'Atlantique Nord (Fairbairn 1981, Vis *et al.* 1997).

Cette capacité migratoire couplée à la faible activité de pêche au large ainsi qu'au haut taux de mortalité due au marquage des poissons, limite la méthode de recapture pour obtenir une résolution plus élevée des mouvements du flétan du Groenland sur de vastes zones (Bowering 1984). Pour évaluer la connectivité du flétan du Groenland à grande échelle, d'autres méthodes doivent être intégrées dans une approche holistique telle que la génétique et la chimie des otolithes, afin de dissiper le flou sur la structure des stocks entourant cette espèce.

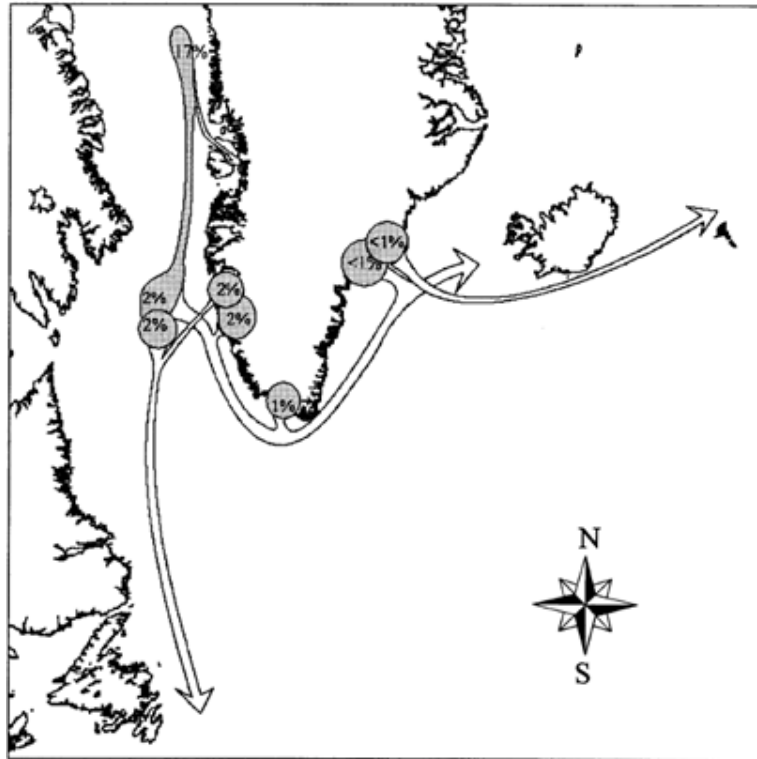


Figure 8 : Schéma de migration des flétans du Groenland ayant effectué une migration longue distance. Les chiffres indiquent le pourcentage de poissons recapturés sur différents sites de marquage au Groenland.

Figure tirée de Boje 2002.

### 7.7 Importance socio-économique de l'exploitation du flétan du Groenland au Canada.

Le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) est une ressource d'importance majeure pour l'industrie de la pêche canadienne notamment pour les régions du golfe du Saint-Laurent, de l'Arctique et de Terre-Neuve et Labrador. Son exploitation débute dans les années 1960 autour de Terre-Neuve, mais les tonnages sont faibles et la ressource est destinée à l'exportation (Bowering & Brodie 1995) C'est dans les années 1990, avec l'effondrement des principales espèces de poissons de fonds exploitées (morue et sébaste) dans l'Atlantique Nord-Ouest et l'EGSL, que l'exploitation du flétan du

Groenland explose. La quasi-disparition de ces gros prédateurs de crevette nordique permet à cette dernière de recouvrer une biomasse importante au fil des années et parallèlement à cela le flétan du Groenland va suivre la même tendance à la hausse jusqu'à devenir une des espèces les plus exploitées et les plus rentables des régions de l'EGSL (**Figure 9**) – Atlantique Nord-Ouest pour le Canada (Bowering & Brodie 1995, Bowering & Nedreaas 2000, MPO 2019a).

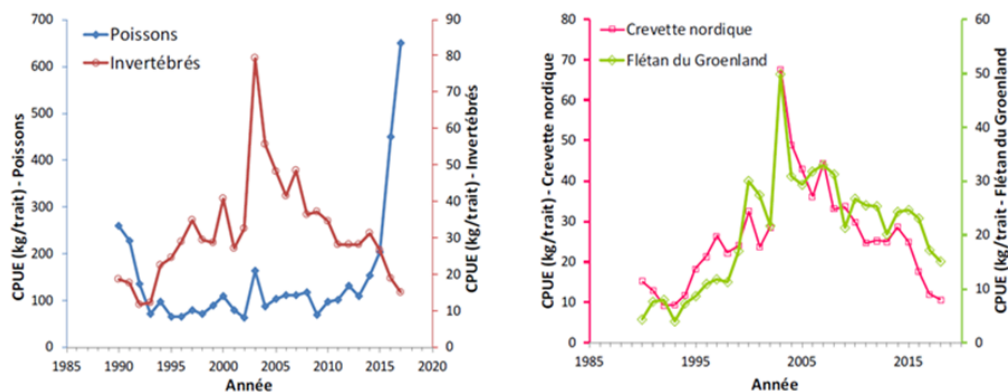


Figure 9 : Indices de biomasse (kg / trait) estimée lors du relevé du MPO dans le Nord du golfe du Saint-Laurent pour les principaux poissons de fond, les invertébrés (gauche), le flétan du Groenland et la crevette nordique (droite).

*Figure tirée du MPO (2019a).*

Entre-temps, le stock de flétan du Groenland a commencé à décliner en biomasse et à changer de structure par âge (Morgan & Bowering 1997). En 1994, le conseil de l'Organisation des Pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO) recommande une réduction importante du total admissible des captures (TAC), de 25 000 à 11 000 t. Dans l'EGSL, des débarquements importants sont observés entre 1996 et 1999 (**Figure 10**) pour chuter de manière abrupte dès les années suivantes (MPO 2019a). Le TAC est resté longtemps fixé à 4500 t (2010 – 2017), mais suite à une évaluation complète de l'état du stock de flétan du Groenland, le TAC a été réduit de 25 % pour la saison de pêche 2018-2019 pour s'établir à 3 375 t (**Figure 10**).

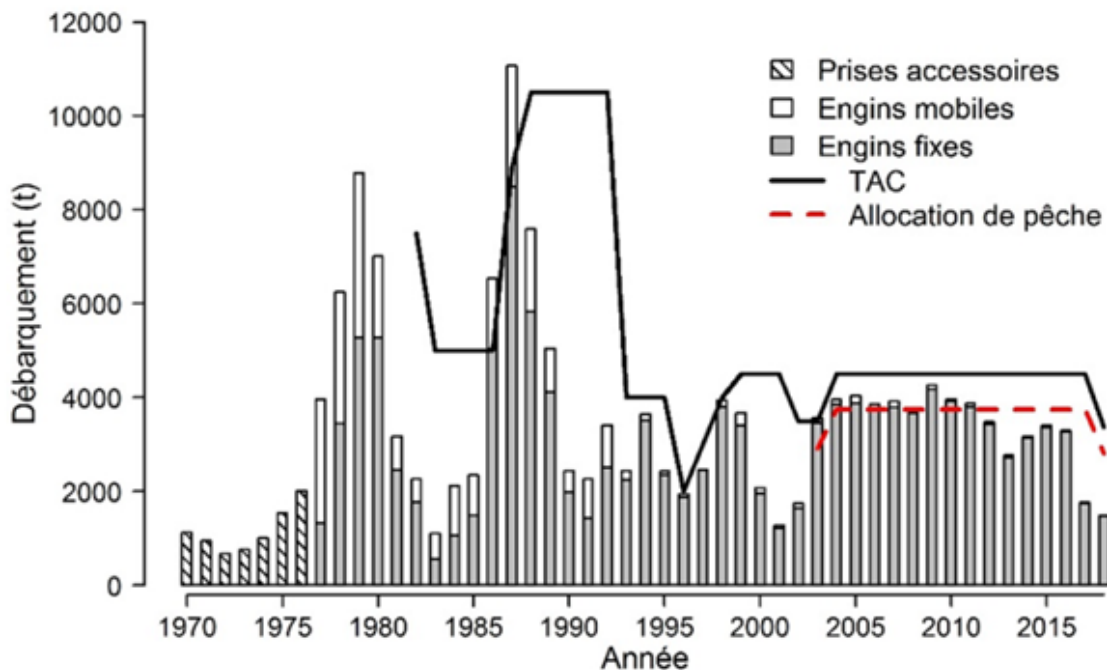


Figure 10 : Débarquements de flétan du Groenland depuis 1970 et total autorisé des captures (TAC). Les données de 2017 et 2018 sont préliminaires.

Figure tirée de MPO (2019a)

Malgré la diminution de la biomasse ainsi que la réduction du TAC, en 2019 les débarquements de flétan du Groenland représentaient 44.05 % (1322 t), du tonnage pour les pêches de poissons de fond au Québec et 30.4 % (9261 t) à Terre-Neuve et Labrador, soit respectivement 34.2% et 58.3% de la valeur des pêches commerciales de poissons de fond pour ces deux provinces respectivement (MPO 2019a) (voir : <https://www.dfo-mpo.gc.ca/stats/commercial/sea-maritimes-fra.htm>).

En termes de valeur pour la pêche commerciale, le flétan du Groenland représente la seconde espèce exploitée la plus lucrative parmi les poissons de fonds en 2019 (~55 millions de dollars canadiens) derrière son cousin, le flétan Atlantique (*Hippoglossus hippoglossus* : 112 millions de dollars canadiens). Il atteint la troisième place parmi



l'ensemble des espèces de poissons commerciaux (démersaux et pélagiques) derrière le flétan Atlantique mentionné précédemment et le hareng (*Clupea harengus* : 77 millions de dollars canadiens). Les pêches maritimes commerciales génèrent plus de 8,000 emplois directs au Québec et 18,000 à Terre-Neuve incluant le secteur de la transformation. La pêche au flétan du Groenland constitue ainsi un des principaux moteurs de l'économie des pêches du Canada et de ses communautés côtières en particulier d'où la volonté du Ministère des Pêches et Océans (MPO) d'instaurer une gestion durable du flétan du Groenland.

## **8. PROBLEMATIQUE**

C'est dans un contexte de raréfaction de la ressource dû à une exploitation importante couplée à une absence de certitude quant à la structure réelle des stocks du flétan du Groenland que s'inscrit ce projet d'étude. Que ce soit dans la l'Atlantique Nord-Ouest ou dans le Golfe du Saint Laurent, les plans de gestion appliqués à cette espèce ont été conçus sur des bases d'observation et de connaissance limitée. Dans l'Atlantique Nord-Ouest, seulement une pouponnière, au niveau de la baie de Disko (Groenland) et un seul site de fraie (détroit de Davis) ont été découverts, d'autres restent à découvrir, car ils ne sont pas suffisants pour soutenir toute la population observée (Simonsen & Gundersen 2005). De plus, les flux migratoires des populations de l'Atlantique Nord-Ouest et Nord-Est ainsi que les échanges potentiels avec le Golfe du Saint-Laurent sont encore mal compris. Il y a un besoin urgent de comprendre la connectivité des populations de turbots et de déterminer le nombre de nourriceries existantes ainsi que leur contribution aux différents stocks afin de réajuster les stratégies de conservation et d'exploitation sur les réalités biologiques de l'espèce.

## 9. OBJECTIFS

Cette étude s'inscrit dans un projet plus global visant à acquérir de nouvelles connaissances qui contribueront à assurer la pérennité des stocks de flétan du Groenland, principale espèce de poisson de fond exploitée par les pêches commerciales au Québec et à Terre-Neuve, et à maintenir à long terme l'industrie de haute valeur associée à son exploitation dans tout l'Est du Canada. L'objectif de cette thèse de doctorat est d'évaluer la connectivité du flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest et l'EGSL par la chimie des otolithes.

Le premier objectif de recherche vise à déterminer la connectivité du flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest par la chimie des otolithes. Le flétan du Groenland étant très présent le long de la côte Est Canadienne et Ouest du Groenland, notre hypothèse est que la grande capacité de dispersion larvaire ainsi que les flux migratoires d'adultes entre les deux côtes préviennent toute structure de population dans cette zone géographique. Pour répondre à cette hypothèse, plus de 600 flétans ont été capturés le long de l'île de Baffin, de la côte du Labrador et du Groenland. Les otolithes ont été analysés à la marge et au cœur afin d'en obtenir les empreintes élémentaires respectives. L'analyse des marges a permis de déterminer l'échelle géographique des variations des empreintes élémentaires, tandis que l'analyse des cœurs a permis de déterminer le nombre de sources d'où proviennent ces individus ainsi qu'une estimation de leur contribution relative aux abondances présentes dans les différentes régions.

Le second objectif consiste à déterminer la connectivité du flétan du Groenland dans l'EGSL par l'utilisation de la chimie des otolithes. Cette population est actuellement exploitée en tant que population isolée de celle de l'Atlantique Nord-Ouest, soutenue principalement par la nourricerie de l'estuaire. Cependant de récents travaux de génétique

ont révélé une contribution potentielle du Labrador plus ou moins importante selon les années. Notre hypothèse fut que l'ensemble des sources et du recrutement des flétans du Groenland s'effectuent à l'intérieur de l'EGSL. Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons échantillonné des turbots sur sept sites le long de l'EGSL, du Saguenay à Esquiman. À l'instar du premier objectif, les empreintes élémentaires des marges et des cœurs ont été analysées pour déterminer l'échelle de variation spatiale ainsi que le nombre de sources et leur contribution respective.

Le troisième objectif consiste à déterminer la connectivité des flétans du Groenland juvéniles entre les nourriceries de l'estuaire et celle située au Nord de l'île d'Anticosti par l'utilisation de la chimie des otolithes. L'estuaire étant considéré comme la nourricerie principale de l'EGSL, notre objectif global est de déterminer la dynamique source-puits de ces dernières. Notre première hypothèse stipule que l'estuaire est la principale source de juvéniles pour l'EGSL, avec une contribution plus importante que celle de Nord Anticosti, et par conséquent que le mouvement migratoire se fait de l'estuaire vers Nord Anticosti. De plus, étant donné la présence d'un dimorphisme sexuel au niveau de la maturation, les mâles deviennent matures avant les femelles (36 cm vs 46 cm), nous avons testé l'hypothèse que les mâles migrent avant les femelles en raison de l'atteinte plus hâtive de la maturité sexuelle. Dans des travaux précédents, il a été démontré que les flétans du Groenland juvéniles semblent adopter un comportement sédentaire pendant les deux premières années de leur vie (Ait Youcef *et al.* 2013), nous avons testé l'hypothèse que les migrants sont principalement des individus appartenant à la classe d'âge des plus de 2 ans.

# CHAPITRE 1

## CONNECTIVITE DU FLETAN DU GROENLAND DANS L'ATLANTIQUE NORD-UEST DEDUITE DE LA CHIMIE DES OTOLITHES

### 1.1 RESUME

Le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) est un poisson plat d'eau profonde dont la distribution est circumpolaire. La compréhension de la connectivité spatiale et des schémas migratoires de cette espèce à forte valeur commerciale est essentielle pour assurer une pêche durable ; néanmoins, ces informations restent relativement rares pour de nombreuses populations de flétan du Groenland. Ici, nous évaluons la connectivité et la structure de la population de flétan le long des côtes du Groenland et du Canada afin de mieux caractériser la contribution de chaque zone de production aux différents stocks présents dans l'Atlantique Nord-Ouest. En 2014 et 2016, nous avons échantillonné 411 grands flétans du Groenland sur les côtes du Nunavut, du Labrador et du Groenland. Nous avons utilisé l'empreinte élémentaire (magnésium, strontium et baryum) du cœur et de la marge de l'otolithe des poissons échantillonnés pour déterminer la différenciation spatiale des zones sources des flétans collectés. À partir des 17 sites d'échantillonnage, l'empreinte élémentaire de la marge a permis de délimiter quatre "secteurs élémentaires", regroupant des sites adjacents ayant une empreinte élémentaire similaire. Dans l'ensemble, 62% des flétans du Groenland ont été correctement assignés à au secteur d'échantillonnage. Les empreintes élémentaires des cœurs des otolithes indiquent trois sources natales avec des signatures chimiques distinctes ce qui suggère une connectivité importante du flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest. Étant donné que nos résultats suggèrent la présence d'une grande nourricerie autour de la baie de Disko et Hellefiske Bank, des mesures de protection devraient être envisagées pour cette zone.

Ce premier article, intitulé “*Connectivity of Greenland Halibut in the northwestern Atlantic Ocean inferred from otolith chemistry*” a été soumis le 6 octobre 2021 dans la revue *Marine & Coastal Fisheries* et est toujours en révision. Cet article fut corédigé par moi-même ainsi que par les professeurs Pascal Sirois, Réjean Tremblay et Olivier Morissette. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l’essentiel de la collection des individus, des otolithes et des données, la recherche sur l’état de l’art, la réalisation des analyses et des manipulations en laboratoire des otolithes, les analyses statistiques et l’interprétation des résultats et la rédaction de l’article. Réjean Tremblay, second auteur et co-directeur de recherche, Pascal Sirois directeur 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. Olivier Morissette, co-auteur a grandement contribué aux analyses statistiques, à l’interprétation des résultats 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 l’évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST), à Mont-Joli (Institut Maurice-Lamontagne, Canada) “*Connectivité et migration du flétan du Groenland (Reinhardtius hippoglossoides) par la chimie des otolithes dans l’Atlantique nord-ouest et l’EGSL*” L. Bassi, R. Tremblay, O. Morissette, P. Sirois ; en janvier 2020, lors de la Canadian Conference for Fisheries Research (CCFFR) à Halifax en Nouvelle-Écosse “*Connectivity and migratory movements of Greenland Halibut (Reinhardtius hippoglossoides) by otolith chemistry in Northwestern Atlantic*” L. Bassi, R. Tremblay, O. Morissette, P. Sirois ; en novembre 2021 lors de la réunion annuelle de Ressources Aquatiques Québec, à Québec (Canada) “*Connectivité et migration du flétan du Groenland (Reinhardtius hippoglossoides) dans Atlantique Nord-Ouest*” L. Bassi, R. Tremblay, O. Morissette, P. Sirois.

## **1.2 CONNECTIVITY OF GREENLAND HALIBUT IN THE NORTHWESTERN ATLANTIC OCEAN INFERRED FROM OTOLITH CHEMISTRY**

Laélien Bassi<sup>1</sup>, Réjean Tremblay<sup>1</sup>, Olivier Morissette<sup>3</sup>, Pascal Sirois<sup>2</sup>

- <sup>1.</sup> Institut des Sciences de la Mer, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC G5L 2Z9, Canada
  
- <sup>2.</sup> Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, QC G7H 2B1, Canada
  
- <sup>3.</sup> Direction de l'expertise sur la faune aquatique, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec, G1S 4X4, Canada

### 1.3 ABSTRACT

Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) is a deepwater flatfish having a circumpolar distribution. Understanding the spatial connectivity and migratory patterns of this commercially valuable species is essential for ensuring a sustainable fishery; nonetheless, this information remains relatively scarce for many Greenland Halibut populations. Here we evaluate the connectivity and the population structure of halibut along coastal Greenland and Canada to better characterize the contribution of each production zone to the various stocks found in the northwestern Atlantic Ocean. In 2014 and 2016, we sampled 411 large Greenland Halibut from coastal Nunavut, Labrador, and Greenland. We used the elemental fingerprint (magnesium, strontium, and barium) from the otolith core and margin of the sampled fish to determine spatial differentiation of the source areas of the collected halibut. From the 17 sample sites, margin elemental fingerprint delineated four "elemental sectors," representing pooled adjacent sites having similar chemistry. Overall, 62% of Greenland Halibut were correctly assigned to their sampled coast. Elemental fingerprint of the otolith cores indicated three chemically distinct natal sources for the captured halibut. The chemical record in the otolith cores suggested a high connectivity of Greenland Halibut in the northwestern Atlantic and a main natal source located potentially along the west coast of Greenland. Given that our results suggest the presence of a large nursery around Disko Bay–Hellefiske Bank, protection measures should be considered for this area.

**Keywords:** connectivity, *Reinhardtius hippoglossoides*, otolith chemistry, population structure, northwestern Atlantic Ocean.

## 1.4 INTRODUCTION

Science-based policies aiming to produce sustainable fisheries depend on high-quality information related to fish stocks (Pauly *et al.* 2002). Knowledge related to the spatial connectivity and migration patterns of commercial fish is indispensable for understanding population dynamics, establishing marine protected areas, determining the level of population isolation, and ensuring a sustainable fishery. However, stock delineation is poorly known for many commercial fish species, especially in terms of nursery localization, ontogenetic migrations, and the general contribution of nurseries to the different stocks (Volckaert 2013, Gibson *et al.* 2014). Juvenile and adults can occupy different regions through age-related migration or continue to share the same habitat, reflecting a resident behavior of adult fish. The lack of knowledge about movement during ontogeny is related primarily to difficulties in identifying fish natal origins, thereby complicating the definition of a stock (Bowering 1984, Boje 2002) and limiting the effectiveness of exploited population management.

Quantifying the exchange between regions for marine fish requires using appropriate tools to determine movement and migration patterns. Tagging is commonly used; however, its application can be difficult depending on species, fish size/stage (e.g., early larval or juvenile stages), mortality rates associated with fish manipulation, and recapture rates in open and deep marine environments (Bowering 1984, Simonsen & Treble 2003, Campana *et al.* 2007). Several studies have summarized the established direct and indirect methods for estimating the connectivity of fish populations (Begg & Waldman 1999, Gillanders 2009). New technologies, using geolocation by satellite tagging, are highly accurate, but their application is currently limited to large fish, such as Atlantic Halibut (Le Bris *et al.* 2018). Among the indirect methods, genetic markers are widely used. The quality of results depends, however, on marker sensitivity (Knutsen *et al.* 2007, Pomilla *et al.* 2008, Roy *et al.* 2014); for example, the detection of genetic structures in the open ocean is often limited because even the sampling of a few migrants is sufficient to prevent the detectable differentiation of stocks (Hellberg *et al.* 2002). Nonetheless, genomic tools continue to



develop and become increasingly apt at revealing details of the genetic structure of marine fish populations (e.g. Carrier *et al.* 2020).

An alternative and complementary method for determining the origins of fish and connectivity among habitats is the use of the chemical composition of calcified structures as a natural tag of water masses frequented by fish during their lives (Kerr & Campana 2014). The incorporation of elements within otoliths depends on several factors, including water chemistry, environmental conditions (e.g., temperature and salinity), and fish physiology (Miller 2011, Reis-Santos *et al.* 2013, Sturrock *et al.* 2014). The elemental composition of otoliths, also called the elemental fingerprint, can provide a tool for estimating the different source contributions in mixed-stock fisheries, as demonstrated for cod (Campana *et al.* 2000) and redfish (Campana *et al.* 2007). Elemental fingerprints also serve as natural tags to describe fish connectivity (Fairclough *et al.* 2011), identify migration patterns (Cook *et al.* 2014), detect anadromy (Kalish 1990), and determine the number of natal origin (Gibb *et al.* 2017, Régnier *et al.* 2017). This approach has been successfully applied to several fish species within different aquatic environments (Gillanders 2002, Lazartigues *et al.* 2016, Wright *et al.* 2018).

Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum 1792)) is a cold-water, long-lived flatfish having a circumpolar distribution. This species is generally found within 0 to 6°C marine waters and at depths from 200 to 2200 m, although juveniles are found at shallower depths (Bowering & Nedreaas 2000). Thus, Greenland Halibut exhibit ontogenetic migration by gradually moving to deeper water as they grow (Riget & Boje 1988, Bowering & Brodie 1995, Jørgensen 1997a, Morgan *et al.* 2003). Seasonal migrations and long-range migration behavior are also observed (Boje 2002, Boje *et al.* 2014), and recent work has found an inshore–offshore connectivity characterized by diverse and complex migratory movements (Barkley *et al.* 2018). Greenland Halibut is an atypical flatfish; it is considered a bathypelagic species that lives both on the ocean bottom and in open-water settings. The pelagic behavior of Greenland Halibut is well documented (Jørgensen 1997b, Vollen & Albert 2007, Boje *et al.* 2014, Giraldo *et al.* 2018). Greenland

Halibut is found in the North Pacific Ocean, in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL), and on both sides of the North Atlantic (Fedorov 1971). In the northeastern Atlantic Ocean, this fish is very common around Iceland, within the Greenland, Barents, and Norwegian seas, and southward toward the Faroe–Shetland Ridge. In this latter region, the spawning, feeding, and nursery areas around Svalbard and Tasilaq are well known (Gundersen *et al.* 2013, Albert & Vollen 2015). In the EGSL system, the main Greenland Halibut nursery has been identified within the estuary (Ait Youcef *et al.* 2013).

In the northwestern Atlantic (NWA), Greenland Halibut have a high commercial value and support several local and international fisheries, mainly in Canada and Greenland (Bowering & Brodie 1995, Delaney *et al.* 2012). Along the west coast of Greenland, this flatfish is found from Qaanaaq (77°30'N) to Cape Farewell (59°46'N). On the Canadian east coast, this species is found along Baffin Island and the Newfoundland and Labrador coasts (Bowering & Brodie 1991, 1995). In the NWA, Greenland Halibut occupy several habitats, including deepwater, continental slopes and shelves, and channels, as well as relatively shallower waters in bays, fjords, and estuaries. The locations of the spawning areas are not yet known in detail. The main spawning area for Greenland Halibut appears, however, to be located on the Davis Strait/Canadian continental shelf, and the spawning season occurs from February to March (Gundersen *et al.* 2010). Nonetheless, a single spawning area would seem insufficient a priori to sustain the entire population (Simonsen & Gundersen 2005). Baffin Bay has also been identified as another possible spawning area for Greenland Halibut in the NWA (Gundersen *et al.* 2010). Eggs and larvae from the Davis Strait drift toward the coasts of Labrador and eastern Newfoundland or along the coast of western Greenland. Their settlement is determined by the position of the longitudinal spawners (Stenberg *et al.* 2016). Juvenile halibut, on the west coast of Greenland, are found at high densities in Disko Bay and Hellefiske Bank, and these locations are considered as a nursery and settling area, respectively (Jørgensen 1997a, Boje & Hjörleifsson 2000, Bowering & Nedreaas 2000, Jørgensen 2013, Stenberg *et al.* 2016). Currently, there are no other known NWA nurseries, and the identified sites involve connectivity between the two coasts and a significant migration capacity for the halibut. If

several nurseries do exist, distributed along the Canadian and Greenlandic coasts, Greenland Halibut may have a more local sourcing.

Currently, Greenland Halibut exploitation is managed by the North Atlantic Fisheries Organization (NAFO) and the International Council for the Exploration of the Sea (ICES) management divisions (Bowering & Brodie 1995, Bowering & Nedreaas 2000, Albert *et al.* 2002). These groups base exploitation estimates on seven stocks; however, there is limited empirical evidence to support this subdivision of Greenland Halibut. Since the 1980s, studies have attempted to delineate stocks using morphological features (Riget *et al.* 1992), growth and fecundity rates (Morgan *et al.* 2003), tag-recovery data (Boje 2002), physiological patterns, and the abundance and prevalence of parasites (Arthur & Albert 1993). Ambiguous and contradictory results have limited establishing a clear stock structure. Genetic studies have attempted to define a clearer portrait of the population structure across the Atlantic (Knutsen *et al.* 2007) and more regionally in the NWA (Pomilla *et al.* 2008, Roy *et al.* 2014); however, the selected genetic markers showed limited divergence capacity. Roy *et al.* (2014) concluded the existence of a NWA panmixia, although the use of only a few microsatellite markers limited the precision of this study. Next-generation sequencing, through the use of thousands of potential genomic markers, can greatly increase the resolution of stock structures.

Here we use otolith microchemistry to assess the potential connectivity of Greenland Halibut between the Greenlandic and Canadian coasts. We analyze the elemental fingerprints recorded in the margins and cores of otoliths of collected adult Greenland Halibut to test the null hypothesis that juvenile dispersal, adult mixing, or both prevent a population structure in this region of the NWA. We use a clustering approach for the elemental fingerprint data collected within the core of these otoliths to identify the number of possible chemically distinct natal sources. Finally, we explore the potential natal sources of Greenland Halibut along each coast by characterizing the elemental fingerprints and comparing the margin and core elemental signals. Our results offer new perspectives regarding the connectivity, stock structure, and ecology of Greenland Halibut in the NWA,

and we highlight the importance of these data in the context of current fisheries management.

## **1.5 MATERIALS AND METHODS**

### **1.5.1 Study sites and sample collection**

We sampled Greenland Halibut from 17 sites along the eastern Canadian coast (Nunavut and Labrador) and western Greenlandic coast (**Figure 11, Table 1**: Nunavut:  $n = 10$ , Labrador:  $n = 3$ , and Greenland:  $n = 4$ ). The distance between the northernmost site in Nunavut and the southernmost site in Labrador is approximately 2360 km. Two sites (GrIB and GrIC) are located on the Hellefiske Bank. Greenland Halibut were sampled during the summer–fall period through the multiple bottom-trawl surveys conducted by the Arctic University of Norway for sampling off Greenland and by Fisheries and Oceans Canada (DFO) for the Canadian sampling campaign. The Nunavut and Labrador regions were sampled in 2016 (October), and coastal Greenland was sampled in 2014 (September). Sampling times depended on the presence and availability of scientific surveys to cover this very large region. Thus, in the complex environment of the NWA where seasonal sampling is limited, the variability in sampling season could not be avoided. For both surveys, fish were sampled using an Alfredo III bottom otter trawl having a 140 mm mesh and a 30 mm mesh liner in the cod end. A total of 754 large Greenland Halibut were collected (Nunavut,  $n = 499$ ; Labrador  $n = 115$ ; and Greenland  $n = 140$ ; details regarding the collected samples are available in **Table 1**). For each site, we selected 25 otoliths. The only exception was site LabB where only 17 large Greenland Halibut were captured; 11 otoliths from this site were kept and 6 were not usable. Thus, we analyzed 411 otoliths for elemental fingerprints.

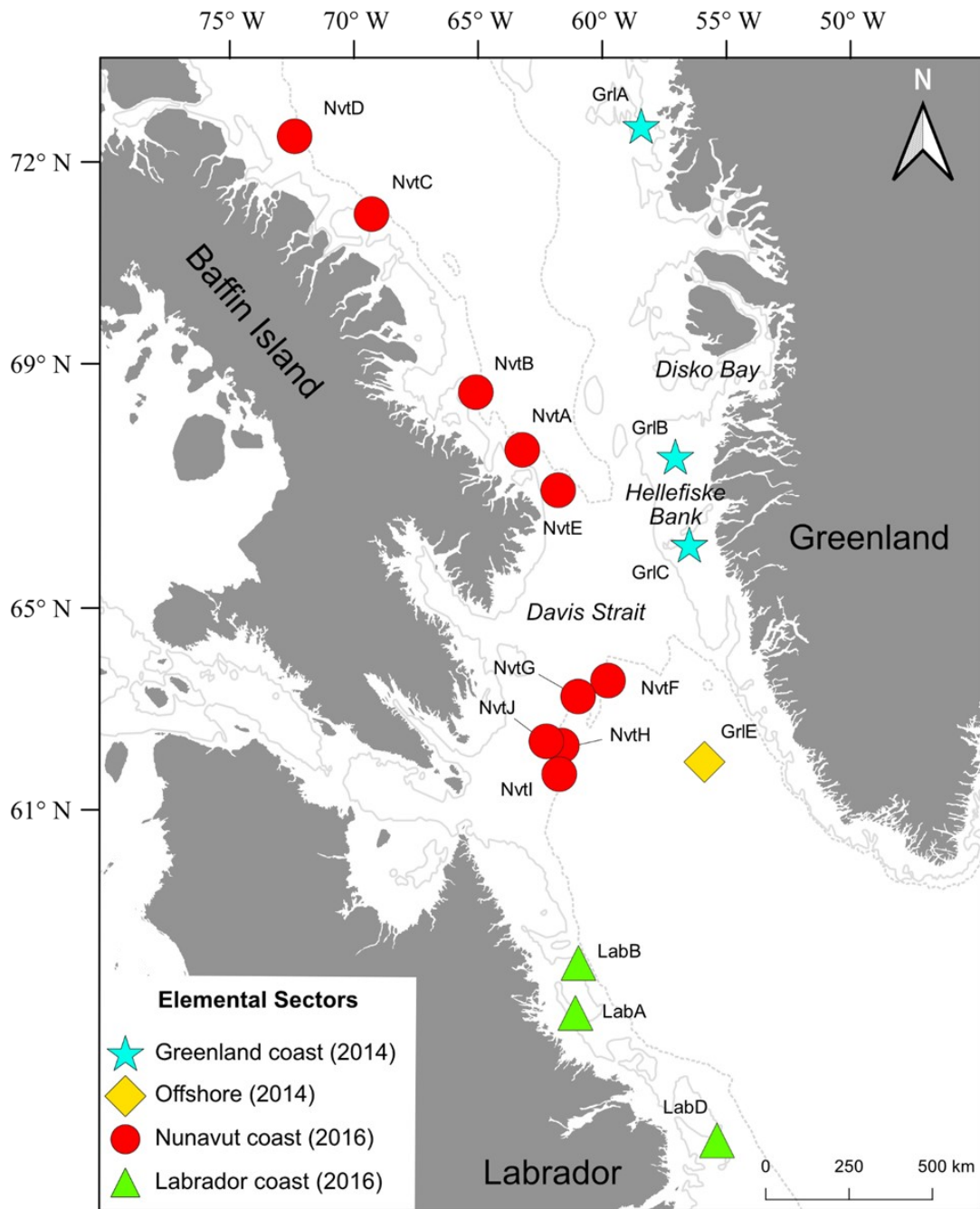


Figure 11 : Location of sampling sites (color) and elemental fingerprint sectors (shape) for Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*); Nunavut coast (filled red circles), Labrador coast (filled green triangles), Greenland coast (turquoise stars), and offshore (yellow diamond) sectors. The map presents the 200 m (solid lines) and 1000 m (dashed lines) bathymetric curves

Table 1 : Summary of sample site information, including sampling area, the North Atlantic Fisheries Organization division, sampling site code, sampling depth (below the ocean surface, bsf), sampling year, fish length (mean  $\pm$  standard deviation), number of fish sampled, number of otoliths analyzed, elemental sectors, and latitude and longitude

Coast	Elemental sector	NAFO Division	Site	Depth (m bsf)	Sampling year	Fish (n)	Fish length (cm $\pm$ SD)	Otoliths (n)	Longitude	Latitude
Western Greenland	<i>Greenland coast</i>	1A	GrlA	181	2014	27	37.2 $\pm$ 12.4	25	57°0'6.74"W	72°34'15.45"N
		1B	GrlB	60	2014	42	38.6 $\pm$ 12.1	25	55°25'11.43"W	67°37'48.48"N
		1C	GrlC	119	2014	32	40 $\pm$ 14	25	54°48'16.59"W	66°6'41.82"N
	<i>Offshore</i>	1E	GrlE	2741	2014	39	51.3 $\pm$ 3.7	25	54°8'42.33"W	62°0'4.94"N
Eastern Canada	<i>Labrador coast</i>	2H	LabA	334	2016	49	43.6 $\pm$ 2.6	25	59°46'5.00"W	56°25'1.00"N
		2H	LabB	220	2016	17	41.2 $\pm$ 7.2	11	59°38'3.00"W	56°44'4.00"N
		2J	LabD	398	2016	49	49 $\pm$ 8.3	25	53°32'9.00"W	52°51'3.00"N
	<i>Nunavut coast</i>	0A	NvtA	1073	2016	49	50.6 $\pm$ 6.2	25	62°4'60.00"W	67°45'6.00"N
		0A	NvtB	1287	2016	50	51.8 $\pm$ 5.2	25	64°6'28.00"W	68°41'6.00"N
		0A	NvtC	558	2016	50	43.2 $\pm$ 5.8	25	68°39'6.00"W	71°20'6.00"N
		0A	NvtD	1031	2016	50	50.2 $\pm$ 5.3	25	72°0'13.00"W	72°23'23.00"N
		0A	NvtE	680	2016	50	44.2 $\pm$ 8.1	25	60°31'6.00"W	67°4'37.00"N
		0B	NvtF	1170	2016	50	50.8 $\pm$ 5.5	25	58°20'46.00"W	63°37'18.00"N
		0B	NvtG	1018	2016	50	54.5 $\pm$ 6.9	25	59°38'59.00"W	63°18'41.00"N
		0B	NvtH	1139	2016	50	52.6 $\pm$ 7.6	25	60°21'36.00"W	62°20'9.00"N
		0B	NvtI	1026	2016	50	54.4 $\pm$ 6.4	25	60°28'18.00"W	61°45'6.00"N
0B	NvtJ	679	2016	50	50.4 $\pm$ 4.6	25	61°2'3.00"W	62°25'16.00"N		

### 1.5.2 Otolith preparation

Because Greenland Halibut is a flatfish of the Pleuronectidae family, its sagittal otoliths are asymmetrical. We therefore used the right sagittal otolith of each sampled halibut to obtain a more regular-shaped otolith and allow for an easier locating of the core (**Figure 12A**). The otoliths were extracted from caught halibut on the ship immediately after sampling, and the otoliths were stored individually in paper sleeves. In the laboratory, each otolith was cleaned with Super-Q water and then stored in an acid-washed polypropylene vial until analysis. After cleaning, otoliths were manipulated only with Teflon™, polyethylene, or polypropylene tools cleaned with nitric acid (10 %), and we manipulated all samples and vials while wearing Nitech gloves (replaced every 2 h). The cleaned otoliths were embedded into two-part epoxy resin (Miapoxy 95, Miapoxy 100, Avon, OH, USA). The core was located with a colored LED (**Figure 12B**) and was marked on the resin. We used a low-speed diamond-bladed saw (Isomet, Buehler, Lake Bluff, IL,

USA) to section each otolith along the transversal plane (**Figure 12C**). Slices were ground and polished on both sides using different grades of aluminum oxide lapping films (3M Wetordry™ polishing paper #400, #1200, 5M, and 1M) to expose the core and transverse growth radius. All otolith sections were placed randomly on petrographic slides (12 otoliths per slide) to avoid artificial bias due to instrumental drift. We sonicated each petrographic slide in ultrapure water for 5 min, triple-rinsed the slides in Super-Q water, and then dried them in a class-100 laminar flow hood for 24 h (Lazartigues *et al.* 2016).

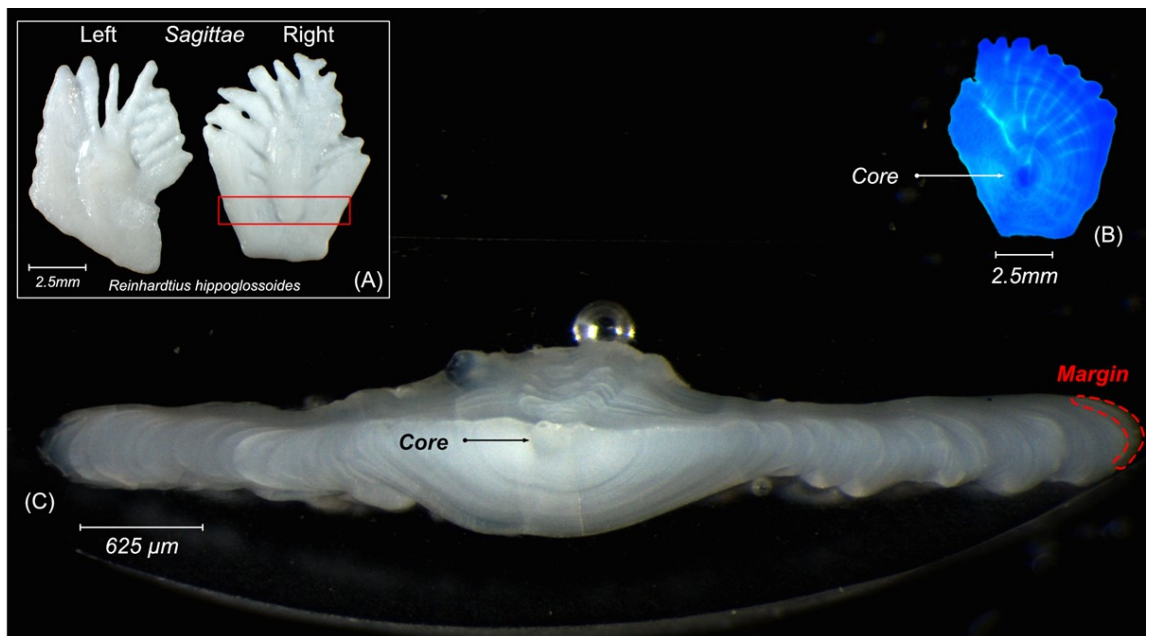


Figure 12 : **A** Pair of otoliths extracted from Greenland Halibut ( $\times 8$  magnification). Section in red rectangle is presented in **C**; **B** core of a right sagittal otolith under blue LED ( $\times 8$  magnification); **C** cross-section of an otolith slice showing the location of the core and margin ( $\times 25$  magnification)

The most common method for estimating the age of an individual fish is to count growth zones in calcified structures such as otoliths (Matta & Kimura 2012). For slow-growing deepwater species such as Greenland Halibut, the absence of a clear successive

opaque and translucent growth bands (see **Figure 12C**) complicates their age determination (Treble *et al.* 2008). In the last decade, alternative experimental methods have been developed for North Atlantic Greenland Halibut via otolith chemical tagging (oxytetracycline) and recapture (Albert 2016). This aging technique appears accurate for 5- to 10-year-old individuals, although the age of older fish (>10 years old) tends to be underestimated. Recently, Brogan *et al.* (2021) used bomb-produced radiocarbon to determine a maximum age for Greenland Halibut of 53 years, 15 years older than the previous maximum-age estimate. Given the longevity of this species and the complexity of determining ages, we did not attempt to monitor differential cohorts when assessing connectivity among groups.

### 1.5.3 LA-ICP-MS

We determined the elemental fingerprints of the sampled Greenland Halibut otoliths using laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry (LA-ICP-MS) at LabMaTer (Université du Québec à Chicoutimi, Canada; Agilent 7900 ICP-MS, Agilent, Santa Clara, CA, USA coupled to a Resolution (ASI) 193 nm Excimer laser system equipped cell with S-155 ablation, Australian Scientific Instruments, Fyshwick, Australia). Two laser ablation segments were performed on each otolith. The first ablation was carried out on the otolith margin, following the otolith edge curve (~475  $\mu\text{m}$ ). We assumed this material corresponded to the elemental fingerprint of the sampling site. The second laser ablation was performed across the core (~680  $\mu\text{m}$  total ablation) to obtain the natal elemental fingerprint. The LA-ICP-MS parameters were fluency (5  $\text{J}\cdot\text{cm}^{-2}$ ), diameter (20  $\mu\text{m}$ ), frequency (15 Hz), speed (5  $\mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ), and dwell time (0.233 s). The selected elements were  $^7\text{Li}$ ,  $^{23}\text{Na}$ ,  $^{24}\text{Mg}$ ,  $^{25}\text{Mg}$ ,  $^{27}\text{Al}$ ,  $^{34}\text{S}$ ,  $^{43}\text{Ca}$ ,  $^{44}\text{Ca}$ ,  $^{55}\text{Mn}$ ,  $^{64}\text{Zn}$ ,  $^{65}\text{Cu}$ ,  $^{66}\text{Zn}$ ,  $^{69}\text{Ga}$ ,  $^{85}\text{Rb}$ ,  $^{86}\text{Sr}$ ,  $^{87}\text{Sr}$ ,  $^{88}\text{Sr}$ ,  $^{136}\text{Ba}$ ,  $^{137}\text{Ba}$ ,  $^{138}\text{Ba}$ , and  $^{208}\text{Pb}$ . The internal  $^{44}\text{Ca}$  standard was assumed to be 38.02 % in each otolith (Campana 1999), and we used this value as an internal standard for calibration. Standard materials were ablated every hour (after approximately 12 samples) to correct for any temporal drift in the sensitivity of the mass spectrometer. Because  $^7\text{Li}$ ,  $^{55}\text{Mn}$ ,  $^{85}\text{Rb}$ ,  $^{136}\text{Ba}$ , and  $^{208}\text{Pb}$  concentrations were near or below the limit of



detection (LOD), these data were not analyzed. LOD was determined as three times the standard deviation of the gas blank ( $SD_{\text{blank}}$ ) divided by the sensitivity of the signal (*Lazartigues et al. 2014*). We used  $^{27}\text{Al}$  to confirm the absence of contamination owing to the manipulation of otoliths. Calibration was performed using the NIST SRM 610 reference material (*Chen et al. 2011*) with reference working values ( $\pm$  uncertainties) obtained from the GeoReM (Geological and Environmental Reference Materials) database (<http://georem.mpch-mainz.gwdg.de/>). The United States Geological Survey in Denver provided the MACS-3 working values ( $\pm$  uncertainties) for quality control (Ca, 38.02 %; [http://crustal.usgs.gov/geochemical\\_reference\\_standards/microanalytical\\_RM.html](http://crustal.usgs.gov/geochemical_reference_standards/microanalytical_RM.html)). ICP-MS signal treatments were performed using Iolite (*Paton et al. 2011*), a free add-on of the Igor Pro software (Wavemetrics Incorporated, Portland, OR, USA). Integration was performed on a stable 20-second signal (100  $\mu\text{m}$ ) of calcium.

#### 1.5.4 Statistical analysis

We used the otolith margins to assess the elemental variation among sampling sites. Each element concentration was analyzed by univariate analysis of variance (ANOVA), conducted with R software (R Core Team, 2020 version 4.0.3) and using the 17 sampling sites as tested factors. ANOVA was run after we had screened the data residuals for normality, using the expected normal probability plot, and we also assessed the homoscedasticity of the data, which were transformed (natural log for Mg, Sr, and Ba) when necessary (*Queen et al. 2002*). In cases where differences were detected, we applied Tukey–Kramer's honest (HSD) multiple comparison tests ( $p < 0.05$ ) to determine significant differences between means (multcomp R package 1.4-17, (*Hothorn et al. 2008*)). We ran multivariate analysis of variance (MANOVA, Pillai's trace) to test the overall between-site differences in elemental fingerprint composition using those elements showing spatial variability; we name only the elemental symbols for the sake of simplicity (e.g.,  $^{24}\text{Mg} = \text{Mg}$ ). From this analysis, we could observe similarities in the chemical signature of proximal sites. Therefore, we grouped adjacent sites having indistinguishable chemical signatures to form "elemental sectors".

To discriminate among the elemental sectors, we assessed the overall performance of the margin otolith elemental fingerprint of Greenland Halibut using quadratic discriminant analysis (QDA) (*MASS* R package 7.3-54, (Venables & Ripley 2002)). The quadratic method is more flexible than linear discriminant analysis because of its non-assumption of variance/covariance equality, and this approach is recommended for large data sets such as that of our study (Gareth *et al.* 2013). To prevent the imbalance effect within the QDA—caused by the unequal representation of sampling sites in the composition of each elemental sector (**Table 1**)—we specified the prior probability of data equally among each group.

We initially attempted to determine the origin of Greenland Halibut from mixed-stock sampling by the otolith core elemental fingerprint reassignment method. Source reassignment generally bases its inferences on a training data set composed of samples from each contributing nursery to create an accurate and complete baseline reference. For Greenland Halibut, the nursery areas are generally unknown in the NWA, except for that in Disko Bay. Because our sampling comprised mainly immature and mature fish, potential baseline bias could be possible when using classical reassignment procedures. To explore the number of putative natal sources and the connectivity with the sampling sites, we therefore performed a clustering analysis that did not require any reference baseline. The unsupervised random-forest classification (*randomForest* R package 4.6-14, (Liaw & Wiener 2002) – *UnsupRF* R package 1.0, (Ngufor 2021)) was applied to produce a dissimilarity matrix; we then applied a clustering algorithm (Shi & Horvath 2006). Here, we refer to "natal source" as either a nursery or a settling area, a location where juveniles grow before their migration; hence, we do not refer to the spawning ground. This method has been applied successfully to otolith chemistry in recent studies (see Gibb *et al.* 2017, Régnier *et al.* 2017, Wright *et al.* 2018). In an unsupervised random forest, an artificial data set is produced by randomly sampling the product of the empirical marginal distribution of elements (Shi & Horvath 2006). The method discriminates actual data from artificial data and produces a similarity matrix defined by the frequency at which two samples are classified within the same terminal node of the trees (Breiman 2001). In a second step, we transformed the similarity matrix into a dissimilarity matrix that was used to partition the

medoid clustering algorithm (Kaufman & Rousseeuw 2009). We determined the appropriate number of clusters using the Dunn index (Halkidi *et al.* 2001 : cIValid R package 0.7, Brock *et al.* 2008).

## 1.6 RESULTS

### 1.6.1 Spatial Variation of the Margin Elemental Fingerprint

The elemental composition of otoliths varied between sites (Pillai's trace value: 1.11,  $F = 3.79$ ,  $p < 0.0001$ ). Stepwise forward QDA showed that Mg, Sr, and Ba contributed most to the between-site differences in element concentrations; we therefore used these three elements in the subsequent analyses. All target elements showed significant between-site differences when assessed by univariate analysis (ANOVA and HSD Tukey–Kramer,  $p < 0.05$ , **Figure 13, Table 2**). We observed that otoliths from individuals collected in the Nunavut and Labrador sites contained similar Mg concentrations ( $19.39 \pm 5.48 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  and  $23.69 \pm 10.88 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ , respectively), in contrast to otoliths from the Greenland sites, which showed higher Mg concentrations ( $37.23 \pm 22.21 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ). Halibut otoliths from the Nunavut sites contained the highest Sr concentrations ( $3222.73 \pm 653.38 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ), except for NvtC and NvtE, which had concentrations ( $2826.6 \pm 535.22 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) similar to those of the Labrador sites ( $2908.63 \pm 447.54 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ). The otoliths from the Greenland sites had the lowest concentrations of Sr ( $2407.42 \pm 714.91 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ), except for GrlE having a mean concentration of  $3183.55 \pm 643.1 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ , similar to concentrations observed in the Nunavut sites. The Ba concentrations were highest in the Nunavut and Labrador sites ( $2.31 \pm 0.99 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  and  $2.47 \pm 0.81 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ , respectively), except for NvtC and NvtE, which had lower concentrations of Ba ( $1.83 \pm 0.75 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  and  $1.64 \pm 0.6 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ , respectively) with values similar to those of samples collected along coastal Greenland ( $1.59 \pm 0.65 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ).

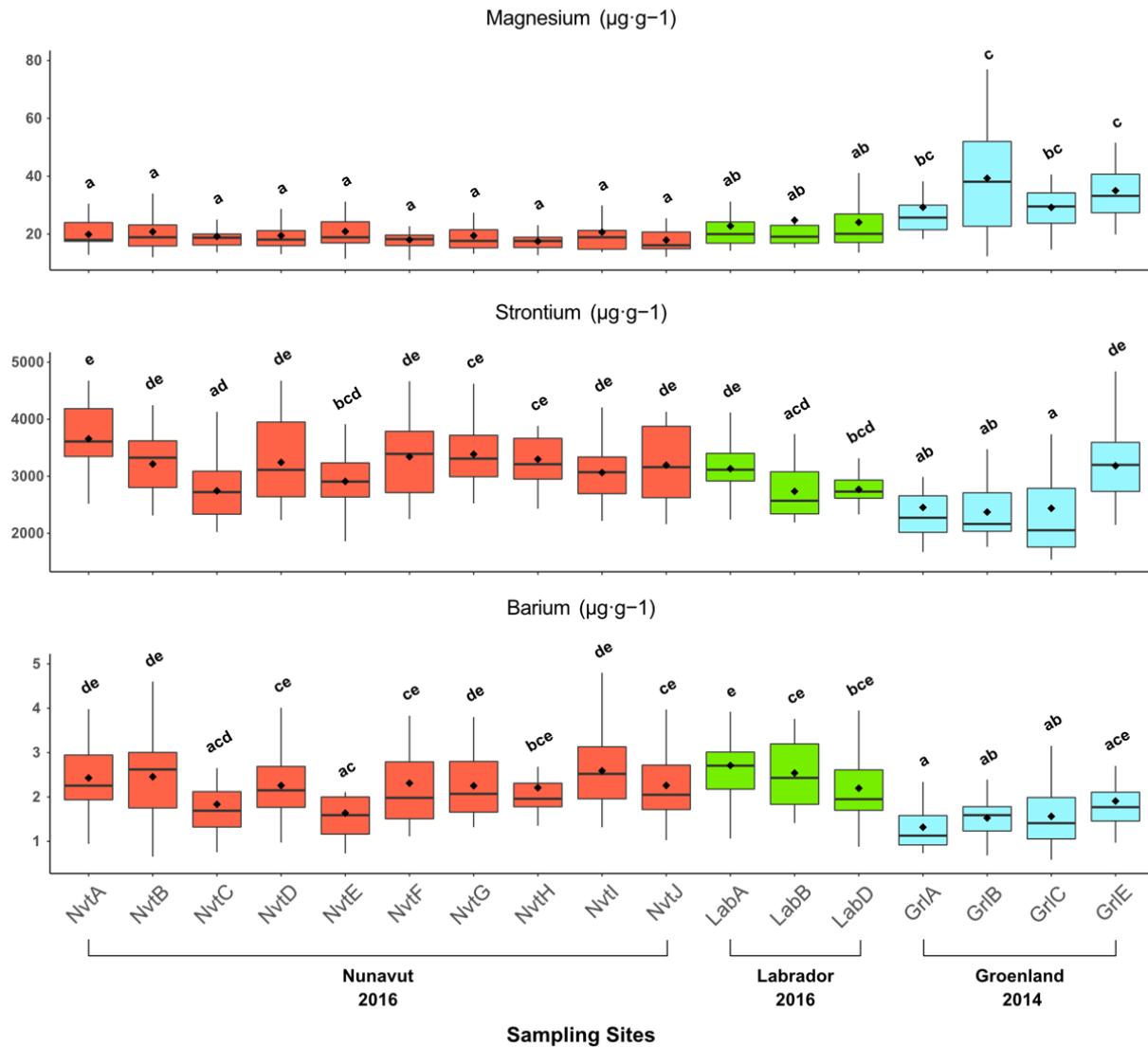


Figure 13 : Box and whisker plots of the mean concentrations ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) of three elements (Mg, Sr, Ba) in the otolith margins of Greenland Halibut per sampling site. Box plots also indicate both the mean (diamond) and the median values (drawbar). Mean concentrations (mean  $\pm$  SD) not sharing any letter are significantly different at a 95% level of significance by ANOVA, Tukey–Kramer HSD performed on the transformed (natural log) variable

Table 2 : Univariate ANOVA comparing the elemental concentrations of otolith margins between sampling sites and elemental sectors

Source	df	MS	F-statistic	P-value
<b>Mg</b>				
Sites	16	1.077	11.76	<0.0001
Residuals	378	0.092		
Elemental sectors	3	5.285	57.388	<0.0001
Residuals	391	0.092		
<b>Sr</b>				
Sites	16	0.424	10.579	<0.0001
Residuals	378	0.04		
Elemental sectors	3	1.682	38.886	<0.0001
Residuals	391			
<b>Ba</b>				
Sites	16	1.146	7.77	<0.0001
Residuals	378	0.147		
Elemental sectors	3	4.125	26.137	<0.0001
Residuals	391	0.158		

Elemental concentrations were relatively similar in sites from the same coast (Greenland, Labrador, and Nunavut). Sr concentrations explained much of the discrimination of elemental fingerprints of the different coasts. Sr concentrations were highest in Nunavut, followed by Labrador and Greenland, except for GrIE site who display similar concentration than Nunavut. Magnesium (Mg) and Barium (Ba) concentrations mainly differentiated the Greenlandic sites from the Canadian sites (Labrador and Nunavut). We then used the coastal sites at a regional scale on the basis of their elemental fingerprint similarity and their geographical localization (**Figure 14** and see details of the composition of each elemental sector in **Table 1**), as validated by statistical similarities, to identify three elemental sectors: Nunavut Coast, Labrador Coast, and Greenland Coast. The GrIE site was an exception along the west coast of Greenland, being sampled at a much greater depth (2741 m) than samples from the other coastal Greenland sites (<181 m depth;

see **Table 1**). The otolith elemental fingerprint of the GrIE site differed from that of the other Greenlandic sites. Thus, this site constituted a distinct sector called the "offshore sector" (**Figure 11, Annex I**). MANOVA, run using the combined Mg, Sr, and Ba concentrations, confirmed the degree of discrimination between the four elemental sectors (Pillai's trace value: 0.612,  $F = 25.985$ ,  $p < 0.0001$ ).

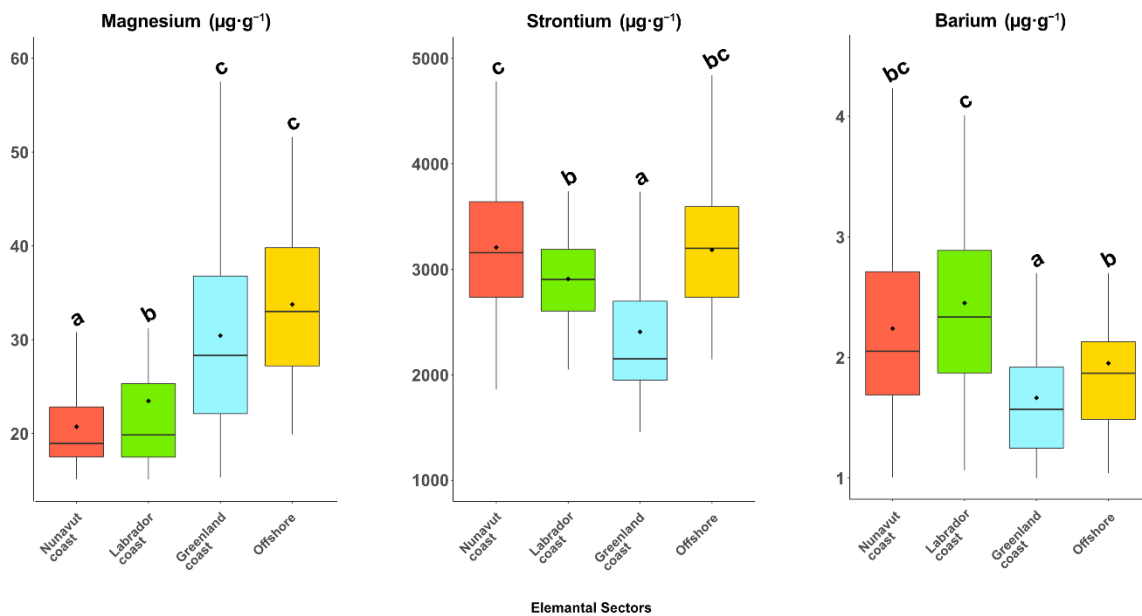


Figure 14 : Box and whisker plots of the mean concentrations (µg·g<sup>-1</sup>) of three elements (Mg, Sr, and Ba) in otolith margins of Greenland Halibut sampled from the four identified elemental sectors. Box plots also indicate both the mean (diamond) and the median values (drawbar). Mean concentrations (mean ± SD) not sharing any letter are significantly different at a 95% level of significance by ANOVA, Tukey–Kramer HSD performed on the transformed (natural log) variable

Discriminant analyses showed a fairly consistent reclassification success among sectors identified based on sectors' elemental fingerprints. Overall, QDA correctly reclassified 62% of the Greenland Halibut to their sampling coast (**Table 3**), with success ranging from 53% to 73%. Both Greenlandic sectors showed the highest success for reclassification, with 67% of halibut captured along the Greenland coast correctly classified

to their sample origin, and 73% of halibut from the offshore sector showed a good classification. The Canadian sectors were also well discriminated, having 53% and 62% successful reclassification for the Labrador and Nunavut coasts, respectively. These latter two sectors were clearly differentiated from the Greenlandic sectors, with less than 8% of classification error in the Greenland Coast or offshore sector.

Table 3 : Reclassification of matching sampled Greenland Halibut to their predicted elemental fingerprint sectors (based on otolith margins) using quadratic discriminant analysis (QDA), showing the identified successful reclassifications (**bold**)

	<i>n</i>	Success of reclassification in elemental sectors (%)			
		Greenland coast	Labrador coast	Nunavut coast	Offshore
Greenland coast	66	<b>66.67</b>	1.52	16.67	15.15
Labrador coast	60	6.67	<b>53.33</b>	35.00	5.00
Nunavut coast	247	7.69	24.29	<b>61.94</b>	6.07
Offshore	22	13.64	0.00	13.64	<b>72.73</b>

### 1.6.2 Determination of Natal Sources Using Elemental Fingerprints

The unsupervised random-forest procedure identified three sources (A, B, and C) based on elemental fingerprints in the core of the otoliths. Source A was characterized by the highest Mg ( $27.39 \pm 8.21 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ), lowest Sr ( $1468.96 \pm 122.24 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ), and intermediate Ba ( $1.15 \pm 0.47 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) concentrations. Source B showed higher Sr and Ba concentrations ( $1908.23 \pm 377.51$  and  $2.43 \pm 1.32 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  respectively, see **Table 4** and **Annex II**) than Source C, and the latter had the lowest Mg and Ba concentrations ( $18.15 \pm 6.17$  and  $1.03 \pm 0.45 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  respectively) of the three sources. When determining the natal origin, Source A was the main contributor to all elemental sectors representing 35% to 70% of all captured halibut. Source A represented more than half the contributions along the Labrador and Greenland coasts and the offshore sector. Sources B and C were more represented along the Canadian coast (Nunavut coast: 32%–34% and Labrador coast: 25%–

22%) than along the Greenland coast and offshore sector (see **Table 5, Annex III**). Source C was the second-greatest contributor to the Nunavut coast sector (34%). Contrary to the Greenland coast and the offshore sector, both Canadian coasts showed a more balanced contribution from each source. Along coastal Nunavut, the contribution was 35%, 32%, and 34% for sources A, B, and C, respectively, and coastal Labrador had respective contributions of 53%, 25%, and 22% from sources A, B, and C (**Table 5, Annex III**).

Table 4 : Mean concentrations (and standard deviation) of the elemental fingerprints (recorded in otolith cores) of the natal source clusters with the highest (**bold**) and lowest (*italics*) values for each element

Cluster	<i>n</i>	Mg ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ )	Sr ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ )	Ba ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ )
<b>A</b>	<b>174</b>	<b>27.39 ± 8.21</b>	<i>1468.96 ± 122.24</i>	1.15 ± 0.47
<b>B</b>	107	21.71 ± 6.76	<b>1908.23 ± 377.51</b>	<b>2.43 ± 1.32</b>
<b>C</b>	113	<i>18.15 ± 6.17</i>	1641.89 ± 168.79	<i>1.03 ± 0.45</i>

Table 5 : Individuals assigned to each cluster (A, B, C, in %) produced from the random-forest clustering of the elemental composition of sampled otolith cores and identification of the cluster having the highest contribution to each coastal sector (**bold**)

Sector	A	B	C
Greenland coast	<b>61.76</b>	17.65	20.59
Labrador coast	<b>52.54</b>	25.42	22.03
Nunavut coast	<b>34.84</b>	31.56	33.61
Offshore	<b>69.57</b>	13.04	17.39



## 1.7 DISCUSSION

Our analysis of otolith margins confirmed the spatial variability of the elemental fingerprint of Greenland Halibut in the NWA and highlighted the connectivity between the eastern coast of Canada and the western coast of Greenland. We identified three natal sources of Greenland Halibut, and each source contributed to the stocks of Greenland Halibut sampled from all sites and sectors, with the main contribution from Source A. This connectivity, revealed by otolith chemistry, prevents recognizing the population structure in the NWA, which appears to act as a global metapopulation. The elemental composition of Source A was comparable to the elemental fingerprints from otolith margins obtained in samples from the west coast of Greenland, suggesting a Greenlandic natal source. The elemental fingerprints from Source B appear mainly related to a Canadian source area, likely from the Labrador coast. The origin of the third source (Source C) remains uncertain, as we found no correspondence associated with the elemental fingerprints from otolith margins. The connectivity of Greenland Halibut between Canadian and Greenland, corresponding to long-range migratory individuals, may therefore occur through the Davis Strait or other migration routes that remain yet to be identified. This study supports the genetic study of Roy *et al.* (2014), demonstrating the existence of a panmixia population of Greenland Halibut from the NWA. Similar results have also been observed through a genomic population assessment based on whole-genome re-sequencing (SNP) (Ferchaud and Bernatchez, Laval University, unpubl. data).

### 1.7.1 Spatial Variability of Otolith Elemental Fingerprints in the NWA

We relied on the three most informative elements (Mg, Sr, and Ba) to build a robust model for demonstrating the spatial variability of otolith margin elemental fingerprints in the NWA. This model showed a clear differentiation among the elemental fingerprints from the east coast of Canada to the west coast of Greenland. We identified four distinct elemental sectors from the differences in elemental fingerprint among sites: Nunavut coast, Labrador coast, Greenland coast, and offshore. This differentiation provides the first

evidence of the large-scale spatial variation of elemental fingerprints in the NWA for Greenland Halibut.

The elements of Mg, Sr, and Ba are commonly used in population studies based on otolith microchemistry; however, the causes of elemental variation within the otoliths are complex and difficult to tease apart. Strontium (Sr) is widely used for environmental reconstruction and the detection of anadromy, as Sr concentrations tend to be lower in freshwater systems and higher (and relatively constant) in oceans (Walther & Limburg 2012). Multiple studies have confirmed the strong and positive relationship between Sr concentrations in water and otoliths (Bath *et al.* 2000, Miller 2011, Reis-Santos *et al.* 2013). In their review, Hüssy *et al.* (2020) hold that Sr otolith patterns likely result from movements between waters that differ in Sr concentrations, intersite differences mainly driven by bedrock geology and salinity. They also provide several lines of evidence of how temperature influences Sr concentrations in otoliths. The authors nonetheless point out that contradictory results remain an issue, and a generalized temperature–Sr relationship remains unclear, although Sr incorporation into otoliths appears mainly to be of an environmental origin (Hüssy *et al.* 2020). In our study, Sr incorporation could be affected by salinity, temperature, or both, as we recorded higher otolith Sr concentrations from samples collected at deeper sampling sites (Nunavut coast and offshore). In Baffin Bay, salinity and temperature increases with the depth—reaching 34.4 psu and 0.8°C at 500 m depth (Münchow *et al.* 2015). The Greenland coast consisted of shallower sampling sites (<200 m), and the elemental fingerprint of the associated otolith margins produced lower Sr values. Greenland Halibut from coastal Labrador were collected from an intermediate depth (~200–400 m), and otolith margins had Sr levels that fell between those from the Greenlandic coast and from the Nunavut coast and offshore.

The Mg and Ba concentrations in otoliths of Greenland Halibut appear uninfluenced by sampling depth—and the consequential changes in salinity and temperature. We recorded variable Mg values in the otolith margins of Greenland Halibut sampled from the Nunavut and Labrador coasts, and these values corresponded to the lowest Mg levels of all

samples. Greenland Halibut from coastal Greenland and the offshore sector (shallower and deeper sites, respectively) showed generally higher Mg concentrations in their otolith margins. We observed an opposite trend for Ba with relatively higher concentrations in otolith margins from the Nunavut and Labrador coasts. Thus, Mg serves as a useful element for differentiating the eastern Canadian and western Greenland coasts, as well as distinguishing the Nunavut and Labrador coasts. Barium was effective in differentiating the eastern Canadian coast from the western Greenland coast.

We observed a spatial variation in the elemental fingerprints among the elemental sectors; nonetheless, differences between the Canadian and Greenlandic coasts must be carefully interpreted because of our sample design in which the two coasts were sampled in separate years (2014 and 2016). The temporal variability of trace element markers, however, is generally less than that related to geographical location. Jónsdóttir *et al.* (2006) demonstrated that temporal changes in cod otoliths, albeit over a limited interannual period (2002–2003), were consistently less than elemental composition changes stemming from spatial variation. Tournois *et al.* (2013) determined the otolith fingerprint of sea bream (*Sparus aurata*) collected from four lagoons along the Mediterranean coast across multiple years (2008, 2010, and 2011). They observed that the lagoonal elemental fingerprints remain sufficiently consistent between years to produce a successful random forest global classification of approximately 80% when the data from the three years were pooled. In another paper, Xiong *et al.* (2021) evaluated the core-to-margin Sr concentrations of otoliths from yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) for samples collected in 2003, 2012, and 2013. The collected otoliths had similar patterns of Sr along the core-to-margin transects showing nonsignificant interannual differences between all samples (Xiong *et al.* 2021). Finally, Hüseyin *et al.* (2022) and Albertsen *et al.* (2021) both used otolith chemistry to assess the population structure of cod (*Gadus morhua*) within a large-scale, multiyear design and observed no apparent seasonality among their samples. The above-mentioned studies suggest that the temporal variability of chemical markers with large-scale studies, such as ours, is sufficiently stable to provide inter-regional inferences.

Strontium within the otolith margins of Greenland Halibut samples collected from the deepest sites—the offshore sector (2014) and Nunavut coast (2016)—were similar (approximately  $3200 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ). We therefore believe that potential temporal variation is less than the spatial variation for this element. The Mg content in the otolith margins (**Table 6**) differed between the Nunavut and Labrador coasts, between sectors sampled the same year, and also between Canadian and Greenlandic coasts. The Ba concentrations in otolith margins differed between the two sampling years with lower concentration ( $< 1.91 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) in specimens sampled on the Greenlandic coast in 2014, comparatively to specimens from the Canadian coast sampled in 2016 ( $> 2.31 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ; **Table 6**). The Ba concentrations in otolith cores (**Table 4**) from Source A ( $1.15 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) and Source B ( $2.43 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) showed a similar level than Greenlandic coast and Canadian coast respectively. This result suggests a Greenlandic natal source for Source A and a Canadian natal source for Source B. As individuals sampled had several years old ( $> 40 \text{ cm}$ ), the measured concentrations of Ba concentrations appear led mainly by spatial variation with a minimal effect of both ontogenetic changes and temporal variability.

Table 6 : Mean concentrations (and standard deviation) of the elemental fingerprints (recorded in otolith margins) with the highest (**bold**) and lowest (*italics*) values for each element

Sectors	Mg ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ )	Sr ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ )	Ba ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ )
Greenland coast	$32.46 \pm 14.78$	<i><math>2407.42 \pm 714.91</math></i>	<i><math>1.47 \pm 0.59</math></i>
Labrador coast	$23.69 \pm 10.88$	$2908.63 \pm 447.54$	<b><math>2.47 \pm 0.81</math></b>
Nunavut coast	<i><math>19.39 \pm 5.48</math></i>	<b><math>3222.73 \pm 653.38</math></b>	$2.31 \pm 0.99$
Offshore	<b><math>35.01 \pm 10.83</math></b>	$3183.55 \pm 643.1$	$1.91 \pm 0.72$

Differences between the water masses imported by currents in the NWA can explain much of the observed difference between the sectors and coasts. The Nunavut coastal

samples are influenced by the Baffin Island Current (BIC), whereas the Labrador Current is the main water mass influence along the Labrador coast. The BIC originates from Arctic waters inflowing through the Nares Strait and, to a lesser extent, the Barrow Strait. Arctic waters show a marked seasonal variability and are characterized by multiple sources of freshwater input (Melling *et al.* 2008); this seasonal variability mainly affects the upper 300 m of the water column, whereas deep water remains relatively more stable (Tang *et al.* 2004, Cuny *et al.* 2005, Münchow *et al.* 2015). The Labrador Current is influenced by the cold waters of the BIC in the northern sector, which could explain the overlapping elemental fingerprints for sectors along the Nunavut and Labrador coasts, as observed in the QDA analysis. Moreover, the Labrador Current is also influenced by water from the West Greenland Current (WGC), Irminger Water (IW), and from Hudson Bay outflow through the Huston Strait (Aksenov *et al.* 2010, Sicre *et al.* 2014). These complex, multisource currents affect the elemental fingerprints of otoliths and favor greater spatial differentiation.

In summary, the homogeneity of elemental fingerprints among sites distributed along the Nunavut coast likely relates to sampling depth (558–1287 m) in waters influenced by the stable and conservative Baffin Island Current. Elemental fingerprints along the Labrador coast, subject to influence from the Labrador Current, and the shallow sampling (<400 m depth) explain the difference in otolith chemistry between the Labrador and Nunavut coasts. The Labrador Current is also impacted by BIC; thus, we observe an overlap in fingerprint chemistry between the Nunavut and Labrador coasts. The Greenlandic coastal samples, influenced by the WGC, were collected at depths shallower than 200 m, a sampling depth largely different from that of the offshore sector (~2700 m); this difference in sampling depth likely explains much of the difference in the elemental fingerprints of the two regions. Both depth and location determine how a water mass affects trace element incorporation and concentration within otoliths.

### 1.7.2 Multiple Origins of Greenland Halibut in the NWA

The clustering approach allows determining natal sources without previous information about the location. This advantage is important, particularly for studies of species such as the Greenland Halibut in the NWA for which we only have limited knowledge regarding the connectivity, population dynamics, and nursery locations. We found three potential natal sources (A, B, and C), all contributing to the Greenland Halibut collected from each sector. Of these three potential origins, Source A was the most frequently identified natal origin source (**Annex III, Table 5**). The importance of this source for fish collected from all sampled sectors provides the first evidence of the large-scale connectivity of Greenland Halibut in the NWA and supports the absence of genetic population structure (panmixia), as per Roy *et al.* (2014). The high contribution of Source A in specimens captured from the Greenlandic sectors (62% for the Greenlandic coast and 70% for the offshore sector) suggests a local natal source, and the contribution of this natal source in fish sampled from Canadian sites could represent emigration from Greenland. The Disko Bay–Store Hellefiske Bank is the only known Greenland Halibut nursery area in the NWA (Stenberg *et al.* 2016).

The RF approach does not provide the natal location directly; only the number of putative sources based on otolith core chemistry can be determined (Shi & Horvath 2006, Gibb *et al.* 2017). Inferences related to the elemental fingerprints observed in both otolith core sections and margins require some caution, as the observed concentrations in otolith margins from adults and subadults may not be readily comparable with core concentrations. Sr concentrations within margins (adult stages) were always greater than those of the otolith core (juvenile stages). This observation agrees with de Pontual *et al.* (2003), who showed that flatfish otoliths display Sr concentrations that suggest an ontogenetic decrease between the larval and juvenile stages, independent of ambient concentrations. This kind of ontogenetic effect could affect Sr concentrations in otoliths of Greenland Halibut and could be inextricable from variation induced by migration to a deeper environment, thereby limiting the interpretation of Sr concentrations in this context. However, Mg and Ba

concentrations are less affected by ontogenetic modification allowing for their use as elemental fingerprinting indicators of source locations.

Source A was characterized by high concentrations of Mg and low concentrations of Ba. Otolith samples collected from the Greenlandic coast and offshore sectors contained the highest Mg concentrations. Although the margin elemental fingerprint of offshore sector samples contained the highest Mg concentrations of all sectors ( $\sim 35 \mu\text{g}\cdot\mu^{-1}$ ), the deep sampling depth (2741 m) mostly excludes this sector as a potential juvenile source. Current knowledge places all Greenland Halibut nurseries in relatively shallow coastal zones (Bowering & Nedreaas 2000, Ait Youcef *et al.* 2013, Gundersen *et al.* 2013, Albert & Vollen 2015). A second elemental sector characterized by high Mg values is the Greenlandic coast ( $\sim 32 \mu\text{g}\cdot\mu^{-1}$ ). This extended area includes Disko Bay and Hellefiske Bank Store, where abundant juvenile halibut have been previously observed (Boje & Simonsen 2004). The elemental fingerprint similarities for Mg and, to a lesser extent, Ba, the presence of a known Greenland Halibut nursery, and the major contribution of Source A in samples from the Greenlandic coast all support the argument that natal Source A is likely located along coastal Greenland.

Similarities exist between the Source B elemental fingerprints and those of Canadian samples (Nunavut and Labrador coasts), suggesting a potential natal source in this area. We observed Mg and Ba concentrations in Source B that were more related to the Labrador coast than the Nunavut coast, which suggests a natal source located along coastal Labrador. This observation would agree with existing information for the sector. The Newfoundland–Labrador region is a hotspot for flatfish fisheries, and a high biomass of Greenland Halibut is fished mainly at depths between 500 and 1000 m along the continental slope (Bowering & Brodie 1991, 1995). The migration of Greenland Halibut from Labrador to Nunavut is well known; mature fish travel north to the deepwater areas of the continental slope or to the Davis Strait for spawning. This hypothesis, first proposed by Templeman (1973), was confirmed by Bowering (1984). Such an assertion also matches our personal observations; we collected some juveniles ( $22 \pm 4.2$  cm) at  $\sim 150$  m depth during our monitoring of

coastal Labrador (53°37'2.00"N, 54°40'8.00"W; unpublished data). Bowering and Brodie (1995) describe the potential link between the spawning of Greenland Halibut in the Davis Strait and the settling of juveniles in the Newfoundland–Labrador region. They suggest that after hatching in the Davis Strait, larvae rise toward the ocean surface and become trapped by currents and transported, depending on the spawners' location, along the western coast of Greenland to the northern Davis Strait or southward of Baffin Island (Bowering & Chumakov 1989). Thus, larvae trapped by this latter current could drift south with the Labrador Current and settle along the Labrador and Newfoundland coasts (Stenberg *et al.* 2016). Most likely, larvae settling in the Hellefiske Bank originate from the Davis Strait spawning areas but also include individuals originating from eastern Greenland (Stenberg *et al.* 2016).

Elemental concentrations in otolith cores from the putative natal Source C differed markedly from the otolith margins; these cores presented the lowest Mg and Ba concentrations and intermediate Sr values. We could not establish any correspondence with the samples' elemental fingerprinting margins. These differences likely indicate a still-unknown source area in the NWA. This potential nursery remains to be identified and appears to be characterized by a very different water chemistry, possibly influenced by a marked freshwater input, an anthropic influence, or a specific bedrock geology.

Source elemental fingerprinting refined the understanding of the population structure and the main natal sources of Greenland Halibut. The specific locations of these natal sites must be confirmed by future research, possibly involving targeted sampling near the coast to establish the source–sink dynamics of this species. Nevertheless, our results reiterate the important role of the Disko Bay–Hellefiske Bank nursery for the adult halibut population along much of West Coast Greenland as well as for halibut populations along the eastern Canadian coasts. Preserving this nursery area is of critical importance for the sustainability of the NWA stocks. Fisheries management and conservation strategies should consider this species to live within an extended Canada–Greenland complex rather than being viewed as separate stocks. Overexploitation of this species in sensitive areas, e.g., nurseries, and the



local degradation of habitat will directly impact the abundance and health of Greenland Halibut stocks along other more distant coastal regions.

Trace elements deposited within the otoliths of Greenland Halibut helped identify a robust geographical variation of elemental fingerprints in the NWA and highlighted the connectivity of this species along the coasts of western Greenland and eastern Canada. We identified three putative natal sources for this species, all contributing to the mixed-stock catches at each site; therefore, we confirm an important connectivity between the Canadian and Greenlandic halibut populations and therefore support the panmixia hypothesis proposed by Roy *et al.* (2014). This information is essential for sustainable fisheries management of these stocks. This absence of a clear population structure is likely related to the migratory capacity of Greenland Halibut and the long drifting period of eggs and larvae between populations in the NWA and possibly those with the eastern Atlantic Ocean (Stenberg *et al.* 2016).

## **1.8 FUNDING**

This project was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC to L. Bernatchez, C. Audet, R. Tremblay, P. Sirois, Y. Lambert, M.J. Morgan, and K. Praebel) the Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER), and the Ressources Aquatiques Québec (RAQ) are sincerely acknowledged for their financial support.

## **1.9 ACKNOWLEDGEMENT**

We thank the Arctic University of Norway and Fisheries and Oceans Canada (DFO) for undertaking the respective Greenlandic and Canadian field sampling. The authors are grateful to Anne-Lise Fortin and Isabelle Allie of Université du Québec à Chicoutimi (UQAC) for technical assistance and to Dany Savard and Audrey Lavoie from LabMaTer (UQAC) for help with the LA ICP-MS, and Murray Hay from Maxafeau scientific editing for language proofreading.

## CHAPITRE 2

### CONNECTIVITE ET ORIGINES DU FLETAN DU GROENLAND DANS LE GOLFE DU SAINT-LAURENT DEDUITES PAR CHIMIE DES OTOLITHES

#### 2.1 RESUME

Les connaissances sur la connectivité entre les populations de poissons sont essentielles pour comprendre la dynamique des stocks des espèces commerciales et établir des stratégies de gestion efficaces. Un total de 175 flétans du Groenland adultes *Reinhardtius hippoglossoides* (Pleuronectidae) ont été prélevés au sein du fjord du Saguenay et le long de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent (EGSL) durant l'été 2016. Les marges et les cœurs des otolithes ont été analysés pour en déterminer les empreintes élémentaires associées (Mg, Sr et Ba). Les empreintes élémentaires des marges ont été utilisées pour démontrer la variabilité spatiale : ces différences entre les sites nous ont permis de diviser l'EGSL en quatre secteurs élémentaires avec des signatures chimiques distinctes. En utilisant une analyse discriminante quadratique, nous avons eu un succès global de reclassification des poissons à leur secteur de capture de 59%. L'analyse des empreintes élémentaires des cœurs a indiqué trois sources de juvéniles suggérant une connectivité élevée pour le stock de flétan du Groenland de l'EGSL. Deux empreintes semblent désigner l'estuaire, comme principale nourricerie de l'EGSL, la troisième source a une contribution plus faible et sa localisation précise doit être investiguée dans des travaux futurs et est potentiellement extérieure au Golfe.

Ce second article, intitulé “*Connectivity and natal sources of Greenland halibut in the Gulf of St. Lawrence inferred from otolith chemistry*” fut corédigé par moi-même ainsi que par les professeurs Pascal Sirois, Réjean Tremblay et Dominique Robert. Il sera soumis pour publication sous peu aux éditeurs de la revue *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l’essentiel de la collection des individus, des otolithes et des données, la recherche sur l’état de l’art, la réalisation des analyses et des manipulations en laboratoire des otolithes, les analyses statistiques et l’interprétation des résultats et la rédaction de l’article. Réjean Tremblay, second auteur et co-directeur de recherche, Pascal Sirois directeur 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. Dominique Robert, co-auteur a grandement contribué, par son expertise des poissons plats, à la révision de l’article. Louis Bernatchez et Anne-Laure Ferchaud, impliqués dans le projet turbot ont contribué 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 l’évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST), à Mont-Joli (Institut Maurice-Lamontagne, Canada) “*Connectivité et migration du flétan du Groenland (Reinhardtius hippoglossoides) par la chimie des otolithes dans l’Atlantique nord-ouest et l’EGSL*” L. Bassi, R. Tremblay, D. Robert, P. Sirois ; en novembre 2017, lors de la réunion annuelle de Ressources Aquatiques Québec, à Québec (Canada) “*Connectivité et migration du flétan du Groenland (Reinhardtius hippoglossoides) dans l’EGSL*” L. Bassi, R. Tremblay, D. Robert, P. Sirois.

## **2.2 CONNECTIVITY AND NATAL SOURCES OF GREENLAND HALIBUT IN THE GULF OF ST. LAWRENCE INFERRED FROM OTOLITH CHEMISTRY**

Laélien Bassi<sup>1</sup>, Réjean Tremblay<sup>1</sup>, Dominique Robert<sup>1</sup>, Louis Bernatchez<sup>3</sup>, Anne-Laure Ferchaud<sup>3</sup>, Pascal Sirois<sup>2</sup>

- <sup>1.</sup> Institut des Sciences de la Mer, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC G5L 2Z9, Canada
  
- <sup>2.</sup> Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, QC G7H 2B1, Canada
  
- <sup>3.</sup> Department of biology Pavillon Charles-Eugène-Marchand 1030, Avenue de la Médecine Room 1145 Université Laval Québec (Québec) G1V 0A6 Canada

### 2.3 ABSTRACT

Knowledge on the connectivity among fish populations is key to understanding the stock dynamics of commercial species and establishing effective management strategies. A total of 175 adult Greenland Halibut *Reinhardtius hippoglossoides* (Pleuronectidae) were collected from seven sites in the Saguenay River and the Estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL) during summer 2016. Otolith margins and cores were analyzed to determine the elemental fingerprints. The margin elemental fingerprints (Mg, Sr, and Ba) were used to infer spatial differentiation: differences in the elemental fingerprints among sites allowed us to divide the EGSL into four sectors with distinct chemical signatures. Using quadratic discriminant analysis, we had an overall reclassification success of fish to their capture site of 59%. The core elemental fingerprints indicated three chemically distinct juvenile sources, suggesting high connectivity for the Greenland halibut stock and supporting the St. Lawrence Estuary as a main nursery. Our results also suggest that one of these three sources has a smaller contribution to EGSL stock. Its precise location should be investigated in future work.

**Keywords:** *Reinhardtius hippoglossoides*, otolith microchemistry, elemental fingerprint, nurseries, stock contribution

## 2.4 INTRODUCTION

Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*; Walbaum, 1792) is a circumpolar flatfish; it is a long-lived and slow-growing species with a high commercial value, and it supports several fisheries in the Arctic and North Atlantic oceans as well as the Estuary and Gulf of Saint Lawrence (EGSL) (Bowering & Brodie 1995, Bowering & Nedreaas 2000, Treble *et al.* 2008, Delaney *et al.* 2012). Since the mid-1990s, Greenland halibut has supported the main groundfish fishery in the EGSL with annual landings value of ~3200 t (DFO 2019). Despite its high commercial importance, key questions remain about the stock structure and connectivity of Greenland halibut in the Northwest Atlantic. The migratory capacity of the species makes it difficult to define stock limits and assess connectivity and population dynamics (Jørgensen 1997a, Boje 2002, Vollen & Albert 2007, Boje *et al.* 2014, Barkley *et al.* 2018, Giraldo *et al.* 2018). Moreover, nursery areas are not well known and only a few have been confirmed in the North Atlantic: Disko Bay (Greenland) (Stenberg *et al.* 2016), around the Svalbard archipelago (Albert & Vollen 2015), and in the St. Lawrence Estuary (Ait Youcef *et al.* 2013).

Several genetic studies based on microsatellite markers have been conducted to define the stock structure of Greenland halibut in the Northwest Atlantic, with contradictory results. Knutsen *et al.* (2007) conclude that the species appears instead to be subdivided into partially isolated populations with some evidence for isolation by distance whereas Pomilla *et al.* (2008) have identified two distinct stocks, both represented within the Baffin Island–West Greenland complex and in the Gulf of St. Lawrence. In contrast, Roy *et al.* (2014) conclude to a panmictic population in the Northwest Atlantic.

In the absence of clear stock or population structure, the Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) and International Council for the Exploration of the Sea (ICES) divided the Northwest Atlantic into four separate management units on the basis of limited empirical evidence: (1) Baffin Island – West Greenland, (2) West Greenland inshore, (3) Labrador – eastern Newfoundland, and (4) the Gulf of St. Lawrence (Bowering &

Chumakov 1989, Bowering & Brodie 1995). The population in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL) has long been considered to be isolated from the rest of the Northwest Atlantic based on prevalence of blood parasites (Arthur & Albert 1993, DFO 2006). However, a recent study based on genotyping-by-sequencing (GBS) has suggested a fluctuating contribution from the Newfoundland – Labrador area to the EGSL population through the years (Carrier *et al.* 2020).

Conventional tagging methods are logistically difficult to use to characterize fish movements throughout the life cycle, especially in deep-sea, and long-lived species. An alternative method for assessing connectivity in fish populations relies on elemental concentrations in otoliths (Campana 1999, Elsdon *et al.* 2008, Reis-Santos *et al.* 2013). All teleost fish possess metabolically inert otoliths that grow by the accretion of successive annuli throughout the life of individuals. During otolith growth, some minor and trace elements (e.g., lithium, magnesium, strontium, and barium) are incorporated into the otolith's structure. The predominant source of elements and isotopes is the surrounding water, and their incorporation rate into otoliths varies according to various biotic and abiotic factors (Kerr & Campana 2014). Elemental concentration is currently used as a polyvalent and powerful tool for different applications, such as reconstructing movement or migration patterns (Hamer *et al.* 2006, Kerr & Secor 2012), stock identification (Campana *et al.* 2000, Tanner *et al.* 2016), estimating connectivity (Fairclough *et al.* 2011), and determining natal sources and evaluating their contribution to adult populations (Thorrold *et al.* 2001, Gillanders 2002, Tanner *et al.* 2012, Reis-Santos *et al.* 2013, Lazartigues *et al.* 2016, Wright *et al.* 2018, Bassi *et al.* *in review*).

In this study, we use otolith microchemistry to assess the population structure and potential connectivity of Greenland halibut in the EGSL. Elemental fingerprints in both the margins and cores of otoliths were analyzed to test the null hypothesis that sampled Greenland halibut only originated from inside the EGSL. The specific aims were to (1) assess the scale of chemical variations among capture sites from an analysis of elemental fingerprint margins, (2) identify potential juvenile sources using the elemental fingerprint

cores and, (3) infer the potential source locations of juvenile Greenland halibut through the comparison of elemental fingerprints between otoliths margins and cores. Dispelling the current uncertainty relative to the structure of Greenland halibut stocks would provide useful elements towards the development of sustainable management strategies for this resource.

## **2.5 MATERIALS AND METHODS**

### **2.5.1 Sample collection**

Greenland halibut were collected in the EGSL from seven sampling sites: Saguenay (SAG), Estuary (EST), Sept-Îles (SIL), Gaspésie (GAS), South Anticosti (S.ANT), North Anticosti (N.ANT), and Esquiman (ESQ) (**Figure 15**). A total of 350 adults ( $47.66 \pm 5.78$  cm, mean  $\pm$  SD) Greenland halibut, or nearly 50 individuals per site, were sampled during summer 2016 (June–August) during bottom-trawl surveys conducted by Fisheries and Oceans, Canada (DFO), using an Alfredo III bottom otter trawl (140 mm mesh, 30 mm mesh liner in the cod end). For each site, 25 fish were sampled for otoliths, thus a total of 175 otoliths were analyzed for elemental fingerprints.



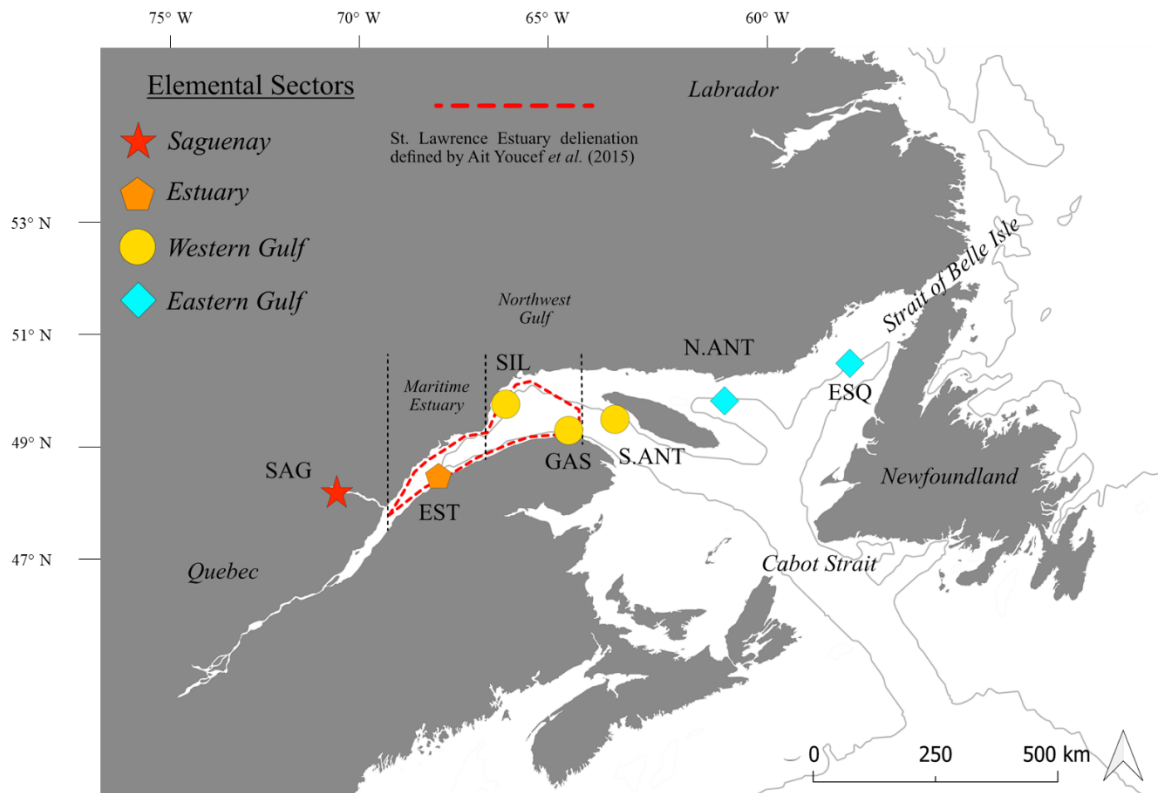


Figure 15 : Location of sampling sites and sectors (group of sites sharing the same symbol) defined by similar elemental otolith fingerprints for Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides*, in the Gulf of St. Lawrence. The 200 m isobaths are represented by solid.

## 2.5.2 Otolith extraction and sample preparation

The otoliths were extracted in the laboratory, directly from Greenland halibut heads, in a metal-free environment. To avoid any contamination by Teflon, polyethylene, or polypropylene, tools were cleaned with nitric acid (10%) and Nitech gloves were changed every two hours. After otolith extraction, blood and organic tissues were removed, and otoliths were triple cleaned using Super Q water, dried with Kimwipes, and stored in acid-washed polypropylene vials until analysis. The otoliths were set in epoxy resin (Miapoxy 95, Miapoxy 100; Avon, OH, USA) for laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry (LA-ICP-MS) analysis. Each otolith was cut in a transversal plane using a

diamond saw (Isomet low speed, Buehler; Lake Bluff, IL, USA) to obtain a slice with core and growth annuli on the cross-section. Slices were sanded on both sides with different grades of aluminum oxide lapping films (3M Wetordry™ Polishing Paper #400, #1200, 5M, and 1M). Otolith slices were fixed randomly on a petrographic slide with Crystalbond thermoplastic glue (AREMCO Inc., Valley Cottage, NY, USA) to avoid artificial bias by instrument drift. Each petrographic slide was sonicated in ultrapure water for 5 min, triple rinsed in Super Q water, then dried in a class-100 laminar flow hood for 24 h (Lazartigues *et al.* 2016).

### 2.5.3 LA-ICP-MS method

The LA-ICP-MS analysis was performed using an Agilent 7900 ICP-MS (Agilent, Santa Clara, CA, USA) coupled to a Resolution (ASI) 193 nm Excimer laser system equipped cell with S-155 ablation (Australian Scientific instruments, Fyshwick, Australia). Greenland halibut otoliths were ablated in two places—at the margin and at the core—to obtain the elemental fingerprint from the capture site and from the juvenile source. The laser ablation of otoliths was conducted using the following parameters: 5 J.cm<sup>2</sup> fluency, 20 μm diameter, 15 Hz frequency, 5 μm. s<sup>-1</sup> speed, and 0.233 s dwell time at LabMaTer (Université du Québec à Chicoutimi, Québec, Canada). The target elements were <sup>7</sup>Li, <sup>23</sup>Na, <sup>24</sup>Mg, <sup>25</sup>Mg, <sup>27</sup>Al, <sup>34</sup>S, <sup>43</sup>Ca, <sup>44</sup>Ca, <sup>55</sup>Mn, <sup>64</sup>Zn, <sup>65</sup>Cu, <sup>66</sup>Zn, <sup>69</sup>Ga, <sup>85</sup>Rb, <sup>86</sup>Sr, <sup>87</sup>Sr, <sup>88</sup>Sr, <sup>136</sup>Ba, <sup>137</sup>Ba, <sup>138</sup>Ba, and <sup>208</sup>Pb. Calcium content was assumed to be 38.02% in each otolith (Campana 1999) and was used as the internal standard for calibration. Standard materials were ablated every hour (every ~ 12 samples) to correct for temporal drift in the sensitivity of the mass spectrometer. Some elements were below the ICP-MS's limit of detection (LOD), i.e., <sup>7</sup>Li, <sup>55</sup>Mn, <sup>64</sup>Zn, <sup>69</sup>Ga, <sup>85</sup>Rb, <sup>136</sup>Ba, and <sup>208</sup>Pb, so these data were not analyzed. The LOD was determined as three times the standard deviation of the gas blank (SD<sub>blank</sub>) divided by the sensitivity of the signal (Lazartigues *et al.* 2014). Aluminum was used to verify the absence of contamination during manipulation of otoliths. Calibration was performed using NIST SRM 610 reference material (Chen *et al.* 2011) with reference working values (± uncertainties) obtained from the GeoReM (Geological and

Environmental Reference Materials) database (<http://georem.mpch-mainz.gwdg.de/>). The US Geological Survey Denver provided the MACS-3 working values ( $\pm$  uncertainties) for quality control (Ca, 38.02%; [http://crustal.usgs.gov/geochemical\\_reference\\_standards/microanalytical\\_RM.html](http://crustal.usgs.gov/geochemical_reference_standards/microanalytical_RM.html)). ICP-MS signal treatments were performed using the Iolite function (Paton *et al.* 2011) of the Igor Pro software (Wavemetrics Incorporated, Portland, OR, USA). Integration was performed using the *trace elements IS* procedure in Iolite on a 20 s stable signal (100  $\mu$ m).

#### 2.5.4 Statistical methods

Otolith margin data were used to assess the elemental variation among sampling sites. Each element was analyzed by univariate analysis of variance (ANOVA) performed using R software (R Core Team 2020, version 4.0.3), with the seven sample sites as tested factors. ANOVA was run following the screening of residual data to validate normality and homoscedasticity using the expected normal probability plot. Data were ln-transformed when necessary (Queen *et al.* 2002). Tukey-Kramer honestly significant difference (HSD) multiple comparison tests ( $p < 0.05$ ) were used to determine differences between means (*multcomp* R package 1.4-17). Multivariate analysis of variance (MANOVA, Pillai's trace) was used to test the overall among-site differences in elemental fingerprint composition using elements showing spatial variability. The isotopic masses used for each element were set to the most abundant natural isotope and assumed to be representative of the total concentration of that element in the otolith. For simplification, no mass numbers will be presented in the text (e.g., Mg =  $^{24}$ Mg). When adjacent sites showed no significant difference in their elemental fingerprints, they were grouped to form a "sector." The ability of the otolith's margin elemental fingerprint to discriminate the elemental sector was assessed using quadratic discriminant analysis (QDA). The QDA (MASS R package 7.3-54) was performed on the elemental sectors (**Table 7**). To avoid over-representing a specific sector due to the unequal representation of sampling sites within each elemental sector, the prior probabilities of data were specified equally among each group.

Table 7 : Summary of samples site information: sampling area, site names, NAFO (Northwest Atlantic Fisheries Organization) division, sample site abbreviation, elemental sector, sampling depth (m; below the ocean surface), number of fish sampled, fish size (mean  $\pm$  SD), number of otoliths analyzed, and samples site longitude and latitude.

Sampling Area	Site	NAFO division	Site abbrev.	Sector	Depth (m)	n Fish	Fish size (cm $\pm$ SD)	n Otoliths	Longitude	Latitude
Saguenay River	Saguenay	—	SAG	<i>Saguenay</i>	76	55	48.94 $\pm$ 3.91	23	70°51'0.36"W	48°24'50.04"N
	Rimouski	4T	EST	<i>Estuary</i>	236	50	46.72 $\pm$ 4.59	25	68°28'36.48"W	48°39'33.12"N
EGSL	Sept-Îles	4S	SIL		249	50	49.4 $\pm$ 3.43	22	66°46'19.92"W	49°46'59.88"N
	Gaspésie	4T-4S	GAS	<i>Western Gulf</i>	339	50	49.2 $\pm$ 3.23	24	65°16'58.80"W	49°23'42.00"N
	South Anticosti	4S	S.ANT		242	50	50.22 $\pm$ 3.37	25	64°8'35.88"W	49°33'0.00"N
	North Anticosti	4S	N.ANT		240	50	43.31 $\pm$ 7.32	25	62°16'1.56"W	49°46'45.48"N
	Esquiman	4S-4R	ESQ	<i>Eastern Gulf</i>	254	50	47.95 $\pm$ 9.48	24	59°1'36.48"W	50°1'19.92"N

Clustering analysis, which does not require any reference baseline, was performed to explore the number of putative juvenile sources and the degree of connectivity between locations. In this study, the term “juvenile source” refers to the potential nursery area. The clustering method developed by Shi and Horvath (2006) was applied, using a supervised random forest procedure in an unsupervised way (*randomForest* R package 4.6-14; *UnsupRF* R package 1.0). The random forest unsupervised test was applied to otolith core data and the class variable was ignored. Instead, an artificial dataset was produced by random sampling in the product of empirical marginal distributions of the different elements (Shi & Horvath 2006). This method produced a similarity matrix, defined by the

frequency at which two individuals end up in the same terminal node of the trees (Breiman 2001). In the second step, the similarity matrix was transformed into a dissimilarity matrix that was used to partition around the medoid clustering algorithm (Kaufman & Rousseeuw 2009). The appropriate number of clusters was determined by the Dunn index (Halkidi *et al.* 2001) using the *clValid* R package 0.7.

## 2.6 RESULTS

### 2.6.1 Spatial variation in the elemental fingerprint

The elemental composition of otoliths varied among sites (Pillai's trace value: 0.728,  $F = 8.6$ ,  $p < 0.0001$ ). Stepwise forward QDA showed that Mg, Sr, and Ba contributed the most to site differences, so these were used in further analyses. The elemental fingerprints of otolith margins, based on these three elements, showed significant variations among sites (ANOVA and HSD Tukey-Kramer,  $p < 0.05$ ; **Table 8, Figure 16**). Several adjacent sites (SIL-GAS-S.ANT; N.ANT-ESQ) showed no difference in elemental concentration (**Figure 16**), so we were able to group them into two sectors called western Gulf (WG) and eastern Gulf (EG), respectively; the SAG and EST sites were distinct. The spatial variation of the elemental fingerprints was investigated at the sector scale ( $n = 4$ ). Each of the three elements showed significant differences among sectors (ANOVA and HSD Tukey-Kramer,  $p < 0.05$ ; **Table 8, Figure 17**). Mg was highest in WG ( $30.31 \pm 10.16 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) and lowest in SAG ( $20.24 \pm 6.05 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ); Sr was highest in WG ( $2687.18 \pm 505.51 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) and lowest in SAG ( $1933.13 \pm 199.91 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ); and Ba was highest in EG ( $1.71 \pm 0.62 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) and lowest in SAG ( $0.99 \pm 0.26 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ). SAG showed the lowest elemental concentrations for all elements (**Table 9, Annex IV**). Mg was stable among sectors ( $20\text{--}23 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) and did not differ among sites, except for WG. The concentrations of Sr and Ba increased along an upstream-downstream gradient, with low concentrations in the western sectors and high concentrations in the eastern sectors (**Figure 17**). Sr concentrations allowed us to clearly differentiate SAG from other EGSL sectors, and Ba revealed the east-west gradient concentration (**Figures 17 and Annex IV**). A MANOVA of the combined Mg, Sr, and Ba

values confirmed the degree of discrimination between the four sectors (Pillai's trace value: 0.66,  $F = 15.409$ ,  $p < 0.0001$ ).

Table 8 : Results of univariate ANOVA comparing the elemental concentrations of otoliths between sample sites and sectors.

	df	MS	F	P
<b>Mg</b>				
Sites	6	0.702	8.449	<0.0001
<i>Residuals</i>	161	0.083		
Sectors	3	1.272	15.14	<0.0001
<i>Residuals</i>	164	0.084		
<b>Sr</b>				
Sites	6	0.373	11.78	<0.0001
<i>Residuals</i>	161	0.032		
Sectors	3	0.671	20.64	<0.0001
<i>Residuals</i>	164	0.032		
<b>Ba</b>				
Sites	6	1.001	9.473	<0.0001
<i>Residuals</i>	161	0.106		
Sectors	3	1.927	18.34	<0.0001
<i>Residuals</i>	164	0.105		

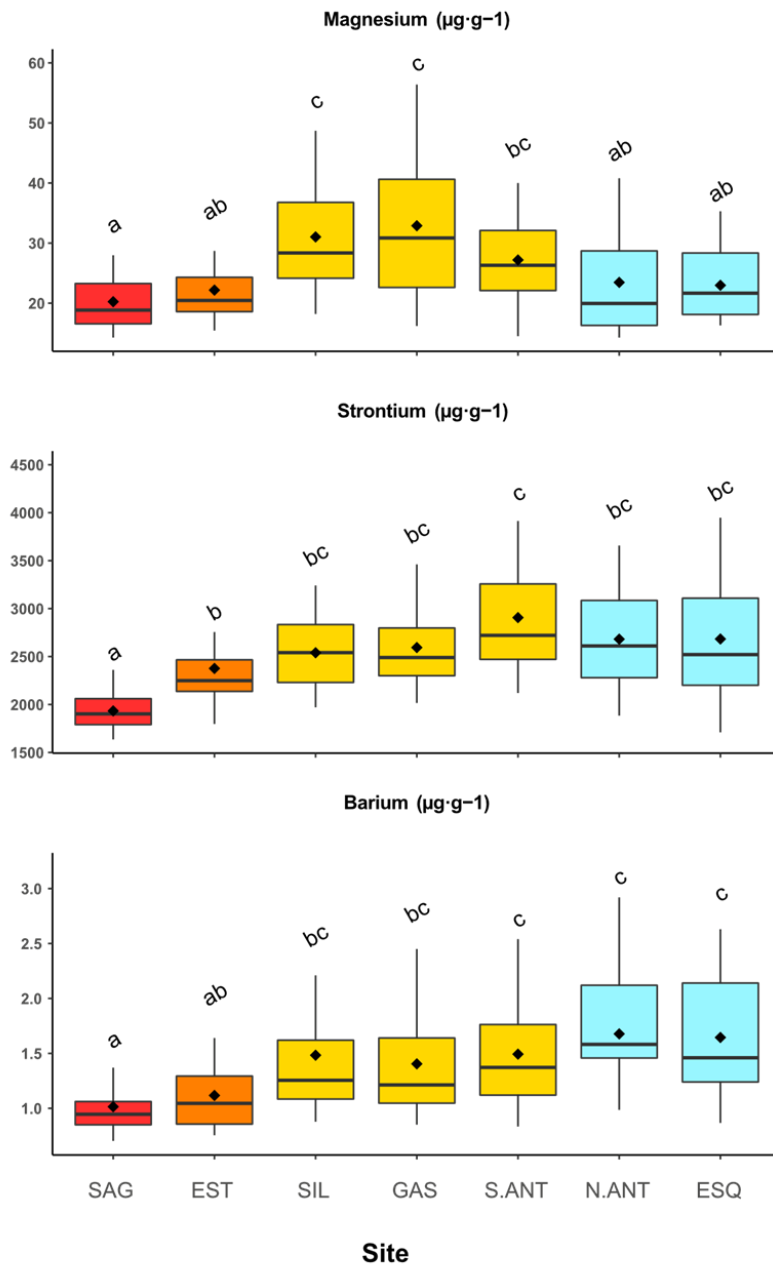


Figure 16 : Box and whisker plots of the mean concentrations ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) of three elements (Mg, Sr, Ba) in otolith margins by sample site. Sites were grouped into sectors according to the similarity of their elemental otolith fingerprints: Saguenay (red), Estuary (orange), Western Gulf (yellow), and Eastern Gulf (turquoise) For each element, mean concentrations (mean  $\pm$  SD) having the same letter are not significantly different (ANOVA, Tukey-Kramer HSD performed on the natural-log transformed variable); diamond: mean value, horizontal line: median value.

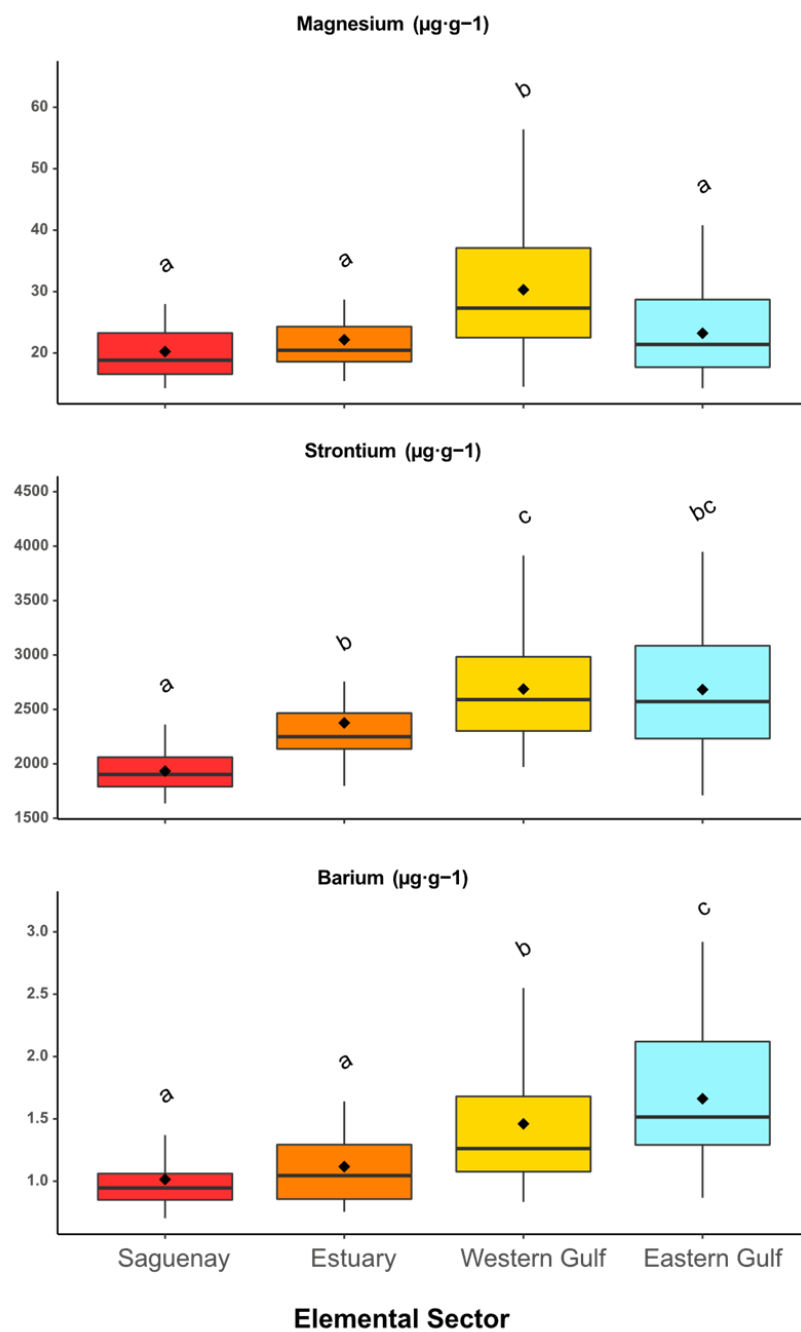


Figure 17 : Box and whisker plots of the mean concentrations ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) of three elements in otolith margins (Mg, Sr, and Ba) for elemental sectors. For each element, mean concentrations (mean  $\pm$  SD) having a common letter are not significantly different (ANOVA, Tukey-Kramer HSD performed on the natural-log transformed variable); diamond: mean value, horizontal line: median value.



Table 9 : Summary of the elemental fingerprint concentrations by sector. Elemental fingerprint means concentrations and standard deviations are indicated ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ). The highest values are in bold and the lowest in italic for each element.

Sector	n	Mg	Sr	Ba
Saguenay	23	<i>20.24 ± 6.05</i>	<i>1933.13 ± 199.91</i>	<i>0.99 ± 0.26</i>
Estuary	25	22.17 ± 5.46	2376.16 ± 437.3	1.1 ± 0.36
Western Gulf	71	<b>30.31 ± 10.16</b>	<b>2687.18 ± 505.51</b>	1.48 ± 0.58
Eastern Gulf	49	23.22 ± 6.92	2682.43 ± 585.5	<b>1.71 ± 0.62</b>

Discriminant analyses were consistently successful in reclassifying fish to their sector of origin on the basis of their elemental fingerprints. Quadratic discriminant analysis achieved an overall classification success of 59%, and most classification errors were observed among adjacent sectors (**Table 10**). The success in classification by sector ranged from 53% (WG) to 78% (SAG) (**Table 10**); 60% of Greenland halibut captured in EST were correctly reclassified as were 57% of Greenland halibut captured in EG. Therefore, SAG had the most distinct elemental fingerprint compared to other EGSL sectors.

Table 10 : Success of matching sampled Greenland halibut to their predicted elemental fingerprint sector using quadratic discriminant analysis (QDA). Reclassification success rate for each sector is indicated in bold characters.

	QDA % success reassignment of Greenland halibut				
	n	Saguenay	Estuary	Western Gulf	Eastern Gulf
Saguenay	23	<b>78.3</b>	13	0	8.7
Estuary	25	16	<b>60</b>	16	8
Western Gulf	71	2.8	26.8	<b>53.5</b>	16.9
Eastern Gulf	49	12.2	18.4	12.2	<b>57.1</b>

### 2.6.2 Sources of Greenland halibut

The random forest clustering approach applied to Mg, Sr, and Ba identified three potential sources (A, B, and C) having distinct elemental fingerprints. Source A was a minor contributor to all sectors except for EST (**Figure 18**) and was characterized by the highest Sr ( $1761.19 \pm 456.19 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) and Ba ( $4.04 \pm 2.38 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) levels (**Table 11, Annex V**). Source B was the main contributor to SAG, EST, and EG, with values of 48%, 64%, and 55%, respectively (**Figure 18**), and it had the lowest Mg ( $23.03 \pm 9.14 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ), Sr ( $1335.09 \pm 137 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ), and Ba ( $1.31 \pm 0.71 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) concentrations (**Table 11, Annex V**). Source C was the main contributor to WG (51%) and a minor contributor to EST (16%); it had the highest Mg concentration ( $35.03 \pm 13.64 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) (**Table 11, Annex V**).

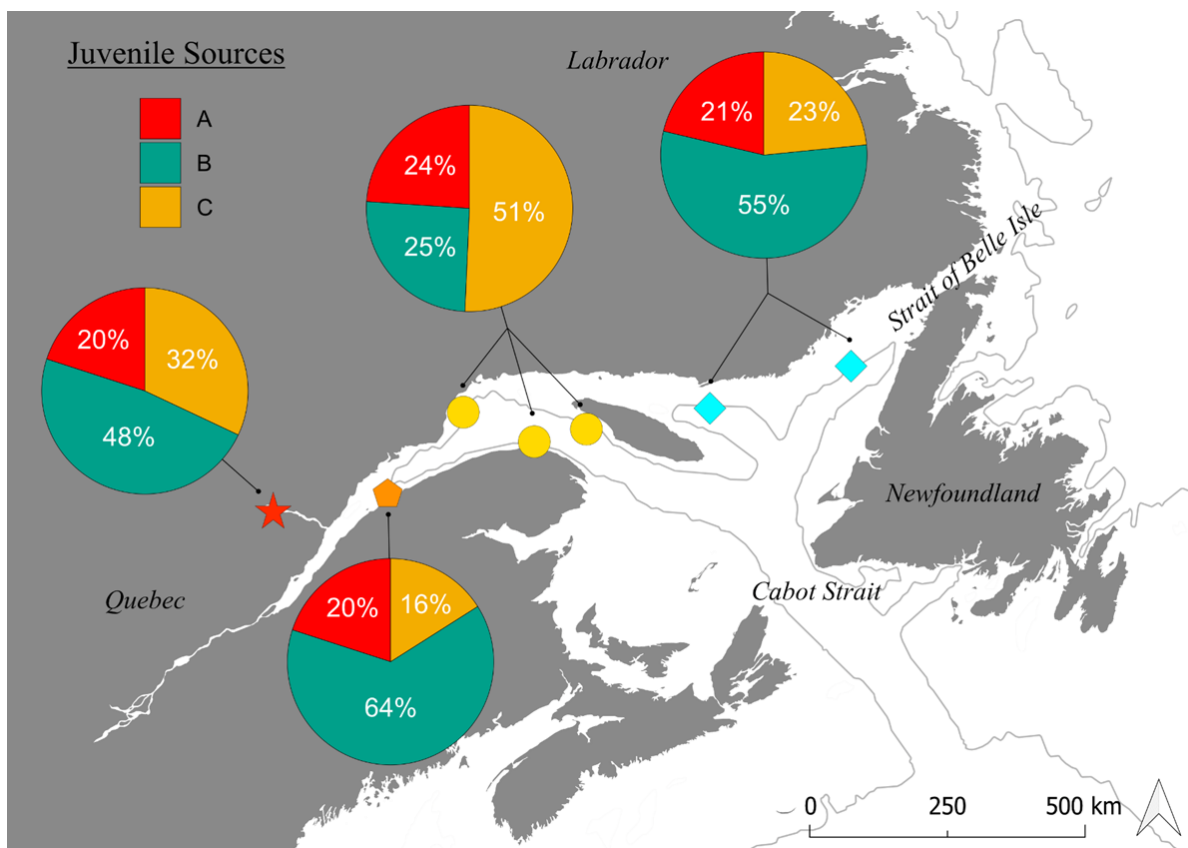


Figure 18 : Pie charts representing the contribution of the three juvenile sources (A, B, C), identified through random forest clustering, to elemental sectors of the EGSL and Saguenay.

Table 11 : Summary of elemental fingerprint concentrations by sources. Mean concentrations and standard deviations of elemental fingerprints are indicated ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ). The highest values are in **bold** and the lowest in *italic* for each element.

Source	n	Mg	Sr	Ba
A	37	27.11 ± 10.06	<b>1761.19 ± 456.19</b>	<b>4.04 ± 2.38</b>
B	72	23.03 ± 9.14	<i>1335.09 ± 137.00</i>	<i>1.31 ± 0.71</i>
C	52	<b>35.03 ± 13.64</b>	1506.93 ± 126.45	1.76 ± 0.58

## 2.7 DISCUSSION

The absence of spatial patterns in the contribution of the three juvenile sources suggests a high connectivity level of Greenland Halibut throughout the EGSL, including the Saguenay Fjord. The three identified natal sources contributed to Greenland halibut sampled at all sites and sectors, with a major contribution of juveniles from source B. The elemental composition characterizing sources B and C were comparable to the elemental fingerprints from otolith margins of samples from the Estuary and Western Gulf sectors, suggesting that the estuarine area is the main nursery within the EGSL. Among the three identified sources of elemental fingerprints, none seemed to correspond to the area north of Anticosti Island (Eastern Gulf sector), the site of a long-presumed nursery area (DFO 2019). The origin of the third source, represented by cluster A, remains unknown, as no correspondence was associated with elemental fingerprints from otolith margins. However, the high concentration of Ba observed in source A could indicate a juvenile source external to the EGSL, likely located along the Labrador coast. This result agrees with a recent study that suggested the existence of an external source contributing to the EGSL population based on genomics (Carrier *et al.* 2020).

### 2.7.1 Spatial variability of elemental in EGSL

Our model based on the three most discriminating elements—Mg, Sr, and Ba—revealed the spatial variability of elemental fingerprints of otolith margins in the EGSL and Saguenay regions. Variations in the elemental fingerprints among sites allowed us to identify four distinct elemental sectors: three inside the EGSL (EST, WG, and EG) and another representing the Saguenay Fjord (SAG). This is the first evidence of spatial variations in Greenland halibut elemental fingerprints within the EGSL and one of its tributaries.

Patterns of elemental fingerprint variations differed depending on the element. For example, Mg was higher in the WG, whereas Sr and especially Ba were characterized an

upstream–downstream gradient. However, there was a difference between the Sr and Ba gradients: SAG and EST could statistically be separated by Sr, whereas Ba allowed the discrimination of WG and EG. For elemental fingerprint margins, we assumed that any temporal and ontogenetic variations would be negligible because we sampled adult Greenland halibut (> 40 cm) all caught during summer 2016 (**Table 7**). In the EGSL, 50% of females are mature at 46 cm whereas size at 50% maturity for males is 36 cm (Gauthier *et al.* 2020). We thus assumed that the differences observed in elemental fingerprint margins reflected spatial variability. These three elements are routinely used in otolith microchemistry studies, but causes of their variations can be multiple and complex, and are often species specific (Hüssy *et al.* 2020).

Strontium is the most frequently used elemental marker for tracking fish movement because it allows discriminating salinity gradients (Limburg 1995, Secor *et al.* 1995), with increasing concentrations as salinity increases (Walther & Limburg 2012). This provides a useful tool to track fish movements between fresh and brackish waters (Kraus & Secor 2004) or to detect anadromy (Coutant & Chen 1993). Ba concentration almost exclusively reflects the ambient concentration (Bath *et al.* 2000, Miller 2011, Reis-Santos *et al.* 2013). Like Sr, Ba variations are often related to local geochemistry or reflects known coastal/offshore movements across salinity gradients. Hüssy *et al.* (2020) reviewed element incorporation of several elements in otoliths, including Mg, Sr, and Ba. The elemental fingerprint pattern in otoliths likely results from movements among areas with differing water concentrations—driven by extrinsic factors such as salinity, temperature, or bedrock geology—but several studies reported contradictory results concerning the direction of relationships (positive or negative), with no overall systematic effect (Hüssy *et al.* 2020).

In the present study, otolith margin concentrations of Sr and Ba increased progressively from the upstream sector (Saguenay) to the downstream sector (Eastern Gulf). Greenland halibut caught in SAG and EST probably evolved in waters with an estuarine influence and characterized by lower concentrations of Sr and Ba. This could explain the low Sr and Ba levels. Individuals caught in EG were distributed deeper in the

water column, close to the Strait of Belle Isle, where waters from the Labrador current enter in the EGSL. In a previous study on Greenland halibut caught in 2016 in the Northern Atlantic, the elemental fingerprint for the Labrador coast was similar for the three same elements, with relatively high Ba ( $2.47 \pm 0.81 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) and Sr ( $2908.63 \pm 447.54 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) concentrations (Bassi *et al. in review*). Hence, the strong input of Labrador waters through the Strait of Belle Isle (Galbraith *et al.* 2017), likely contributes to enriching the Eastern Gulf sector in Sr and especially Ba, as found in EG otolith margins. While Mg concentrations showed similar trends in otolith margins across our study areas, we found slightly higher concentrations of this element in otolith cores. Some studies have shown that Mg exhibits a pronounced seasonality (Grammer *et al.* 2017) in many fish species, where the minimum value corresponds to winter, but the amplitude in Mg differences between summer and winter decreases with age (Hüssy *et al.* 2016, Limburg *et al.* 2018). In the present study, EGSL sites were sampled during summer 2016, which refutes the hypothesis of a variation due to a temporal or seasonal effect. So, the mechanism that could explain the high level observed in WG is poorly understood, though it is likely due to an environmental effect.

### **2.7.2 Origins of Greenland halibut from the EGSL**

The random forest clustering approach performed on otolith cores revealed three potential areas of juvenile origin, two of which dominated (B and C) in most sectors. The three sources had distinct elemental fingerprints that led to an 84% success in reclassification by a reassignment procedure, suggesting that they represent different areas of origin. The three sources were detected in otoliths from all sample sites. WG fish primarily originated from source C, whereas source B dominated in the SAG, EST, and EG sectors. Source A contributed to each site/sector, but always as the second (EST) or third (SAG, WG, EG) contributor. According to current knowledge, the St. Lawrence Estuary comprises the main nursery area for Greenland halibut in the EGSL, hosting high numbers of one- and two-year-old fish (Ait Youcef *et al.* 2013). The area north of Anticosti Island is a second nursery location in the EGSL, with high concentrations of juvenile Greenland

halibut also being found in this area (DFO 2018). While no other juvenile source or nursery is currently known within the EGSL, our results indicate a third potential juvenile source somewhere inside or outside of the EGSL.

The random forest unsupervised approach does not directly provide the natal location, so we investigated the composition of each elemental fingerprint obtained from otolith cores to try identifying their potential location through comparison with the margin signatures. These comparisons must be interpreted with caution, since there is a gap of several years between margin and core elemental fingerprints, some ontogenetic effects could occur during the larval/ juvenile stage that could affect elemental incorporation (de Pontual *et al.* 2003), as we observed for Sr (**Tables 9 and 11**). However, Mg and Ba seem to be less affected by ontogenetic modifications because the value observed among the elemental fingerprints are comparable between cores and margins, and thus may be more useful for identifying potential nursery areas.

The main contributor to the Saguenay and Estuary sectors was source B, which was characterized by the lowest concentrations of all three elements. It is currently considered that the Saguenay Fjord is a sink for Greenland halibut, due to passive transport of eggs and larvae or juvenile migration from the estuary (Sirois *et al.* 2009). So, if the Saguenay is not a source—which remains to be clearly demonstrated—the elemental fingerprint of source B could be the chemical signature of the Estuary sector due to the similar concentrations of Mg and Ba. Source C was characterized by high Mg, which was specific to WG. Mg concentrations were fairly constant among our sampling sectors except for WG. Mg appears to be the element characterizing this sector, with a slightly higher concentration for the otolith core ( $35 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) than for the margin ( $30 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ). This difference could be caused by physiological effects during the juvenile stage, since Mg seems to be higher in the core section for Greenland halibut (Limburg *et al.* 2018), and/or due to some variation of water chemistry occurring throughout the entire lifespan of adult individuals. Greenland halibut caught in the western Gulf were adults, with mean size of 49.6 cm and an estimated age more than five years, which could explain the slight Mg variations between the margin and

core in addition to physiological effects. If our assumption was right that the respective locations of sources B and C were the EST and WG sectors, these elemental fingerprints distinguished the St. Lawrence Estuary. Ait Youcef *et al.* (2015) defined the estuary nursery as a large area overlapping the Estuary and Western Gulf sectors. We rather identified two distinct elemental fingerprints in the St. Lawrence Estuary: one upstream near the maritime estuary (EST sector) and the other further downstream, located in the northwest gulf (WG sector; **Figure 15**). This evidence corroborates the notion that the St. Lawrence Estuary is the main Greenland halibut nursery in the EGSL, with the cumulative percentage of sources B and C indicating that around 80% of our sampled Greenland halibut originated from these sources.

Source A shows an atypical signature, with above-average Ba levels—up to four times higher than those observed in Saguenay elemental fingerprints. Mg concentrations were above all sectors except for WG and source C, and the Sr concentration was highest among all the elemental fingerprint sources but always lower in core sections than in the margins. The chemical signature of source A could indicate a new juvenile source inside the EGSL, possibly around Cabot Strait and/or the southwest coast of Newfoundland, as these areas were missing in our sample. Currently there is no information or mention in the literature of a third nursery inside the EGSL. Another possibility is that the elemental fingerprint of source A reveals an unknown nursery located outside of the EGSL.

There are several points that may support the hypothesis of an external juvenile source, starting with elemental concentrations. Ba was much higher than all other elemental fingerprints in both margins and cores. However, previous work showed that Greenland halibut caught in 2016 along the Labrador coast ( $n = 61$ ) had the highest Ba value ( $2.47 \pm 0.81 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) (Bassi *et al. in review*). This study also showed that the high Ba levels were observed only in Canadian waters along the Nunavut and Labrador coasts, with Labrador coast sampling showing the highest Ba values. In the absence of such a high level of Ba inside the EGSL, the Ba concentration in cluster A could correspond to the elemental signature of the Northeast coast of Newfoundland and Labrador. In addition, cluster A



contributes only ~22% (n=37) of sampled Greenland halibut origins, which makes it the tertiary source of overall juveniles in the EGSL. It is conceivable that such a small proportion of individuals come from an external source. Recent work based on genomics has suggested that the Greenland halibut stock off the Northeast coast of Newfoundland could contribute up to one third of the EGSL stock depending on the year (Carrier *et al.* 2020). These authors proposed that the contribution of the Newfoundland stock the eastern north Anticosti and the estuary nurseries were respectively of 30% and 14%. In the present study, we found source A contributions of 29% and 20% for north Anticosti and the estuary, respectively. The similarity of contributions from a third source estimated using genomics and otolith chemistry for north Anticosti and the estuary provide some support to the hypothesis that source A originates from outside the EGSL.

Greenland halibut have a large egg and larva dispersal capacity: these early life stages have been shown to drift in water masses for more than half a year between spawning in Davis Strait and post-metamorphosis settlement along the Labrador coast (Stenberg *et al.* 2016). Eggs and larvae from outside the EGSL could potentially drift during their prolonged pelagic phase, or small juveniles (< 15 cm) could enter the Strait of Belle Isle via incoming currents near the coast of Labrador (Han *et al.* 1999, Wu *et al.* 2012, Galbraith *et al.* 2019). The Strait of Belle Isle is an important migratory route for several species, including Atlantic Redfish (*Sebastes mentalla*; Benestan *et al.* 2021), Snow Crab (*Chionoecetes opilio*; Puebla *et al.* 2008), and Capelin (*Mallotus villosus*; Kenchington *et al.* 2015, Cayuela *et al.* 2019). Moreover, Bowering (1982) previously postulated that there was significant gene flow through migrations between the Northeast coast of Newfoundland and the EGSL through the Strait of Belle Isle based on stock dynamics in the 1970s. The question, however, remains whether those migrations correspond to the passive larval drift or the active movements of young juveniles and/or larger individuals from Labrador to the GSL.

## **2.8 CONCLUSION**

Since 1990, the Greenland halibut population of the EGSL has been considered an isolated population (Arthur & Albert 1993) and exploited as such because attempts from genetic studies failed to reach a consensus about population structure. Otolith chemistry allowed us to identify three distinct sources of juveniles that contributed to the EGSL population, indicating a high degree of mixing inside the EGSL. The two main sources identified likely correspond to the known estuary nursery, source B refers to the maritime estuary (EST) and source C to the northwest gulf (WG) of the estuary (Ait Youcef *et al.* 2013, 2015), whereas the third source would either correspond to a currently unknown source within the EGSL or a source located outside of the EGSL. Further work is required to identify the precise location of juvenile sources of Greenland halibut revealed by otolith chemistry and in particular whether an external source contributes to the EGSL population. The random forest clustering approach applied here could be further developed by the inclusion of targeted larval or juvenile samples from known nurseries, which would help identifying the geographic location of juvenile sources.

## **2.9 FUNDING**

This project was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC to L. Bernatchez, C. Audet, R. Tremblay, P. Sirois, Y. Lambert, M.J. Morgan, and K. Praebel) the Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER), and the Ressources Aquatiques Québec (RAQ) are sincerely acknowledged for their financial support.

## **2.10 ACKNOWLEDGEMENT**

We thank the Fisheries and Oceans Canada (DFO) for undertaking the EGSL field sampling. The authors are grateful to Anne-Lise Fortin and Isabelle Allie of Université du Québec à Chicoutimi (UQAC) for technical assistance and to Dany Savard and Audrey Lavoie from LabMaTer (UQAC) for help with the LA ICP-MS.

**CHAPITRE 3**  
**DYNAMIQUE SOURCE-PUITS ENTRE LES DEUX NOURRICERIES DU**  
**FLETAN DU GROENLAND (*REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES*) DANS**  
**L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT REVELEE PAR LES**  
**EMPREINTES ELEMENTAIRES DES OTOLITHES**

**3.1 RÉSUMÉ**

Des flétans du Groenland juvéniles (*Reinhardtius hippoglossoides*) ont été collectés dans les deux nourriceries du Saint-Laurent en été 2016, cela dans le but d'estimer leur migration potentielle par analyse des concentrations d'éléments chimiques dans l'otolithe le long du transect de la marge au cœur. Les empreintes élémentaires de la marge (Mg, Mn, Sr et Ba) ont été utilisées pour déduire la variabilité spatiale : différences dans les empreintes élémentaires entre les nourriceries de l'estuaire et d'Anticosti Nord. En utilisant une analyse Random Forest, nous avons observé un succès global de reclassification des empreintes élémentaires de la marge vers leur nourricerie de capture de 77%. L'étude de l'empreinte élémentaire des cœurs a indiqué que la majorité des poissons échantillonnés dans les deux nourriceries provenaient de l'estuaire (82,5 %), ce qui suggère une asymétrie importante dans la dynamique source-puits entre ces dernières. Les résultats ont montré que les flétans du Groenland juvéniles migrent vers Anticosti Nord à une taille plus petite que prévu (~26 cm) correspondant à des poissons de 2.5 à 3 ans. Malgré le dimorphisme sexuel au niveau de la croissance, le sexe n'a pas d'impact sur le comportement migratoire, du moins avant la maturation sexuelle. Notre étude met en évidence la dynamique de recrutement du flétan du Groenland qui soutient l'estuaire comme principale nourricerie du système du Saint-Laurent.

Ce troisième article, intitulé “*Source-sink dynamic between the two Greenland halibut (Reinhardtius hippoglossoides) nurseries in Estuary and Gulf of Saint-Lawrence revealed by otolith elemental fingerprints*” fut corédigé par moi-même ainsi que par les professeurs Pascal Sirois, Réjean Tremblay et Olivier Morissette. Il sera soumis pour publication sous peu aux éditeurs de la revue *Marine Ecology Progress Series*. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l’essentiel de la collection des individus, des otolithes et des données, la recherche sur l’état de l’art, la réalisation des analyses et des manipulations en laboratoire des otolithes, les analyses statistiques et l’interprétation des résultats et la rédaction de l’article. Réjean Tremblay, second auteur et co-directeur de recherche, Pascal Sirois directeur 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. Olivier Morissette, co-auteur a grandement contribué aux analyses statistiques, à l’interprétation des résultats 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 l’évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST), à Mont-Joli (Institut Maurice-Lamontagne, Canada) “*Connectivité et migration du flétan du Groenland (Reinhardtius hippoglossoides) par la chimie des otolithes dans l’Atlantique nord-ouest et l’EGSL*” L. Bassi, R. Tremblay, O. Morissette, P. Sirois ; en juin 2018 , lors du 42<sup>e</sup> Annual Larval fish Conference à Victoria en Colombie-Britannique “*Migratory movements of juveniles Greenland halibut between two nurseries in Estuary and Gulf of St-Lawrence, using otolith fingerprints*” L. Bassi, R. Tremblay, O. Morissette, P. Sirois.

### **3.2 SOURCE-SINK DYNAMIC BETWEEN THE TWO GREENLAND HALIBUT (*REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES*) NURSERIES IN ESTUARY AND GULF OF SAINT-LAWRENCE REVEALED BY OTOLITH ELEMENTAL FINGERPRINTS**

Laélien Bassi<sup>1</sup>, Réjean Tremblay<sup>1</sup>, Olivier Morissette<sup>3</sup>, Pascal Sirois<sup>2</sup>

<sup>1</sup>. Institut des Sciences de la Mer, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC G5L 2Z9, Canada

<sup>2</sup>. Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, QC G7H 2B1, Canada

<sup>3</sup>. Direction de l'expertise sur la faune aquatique, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec, G1S 4X4, Canada

### 3.3 ABSTRACT

Juvenile Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) were collected from the two nurseries inside St. Lawrence system in summer 2016 to estimate their potential migration by the concentrations of chemical elements in the otolith along the transect from the margin to the core. The margin elemental fingerprints (Mg, Mn, Sr, and Ba) were used to infer spatial differentiation: differences in the elemental fingerprints between the Estuary and North Anticosti nurseries. Using a Random Forest analysis, we observed an overall reclassification success of margin elemental fingerprints to their capture site of 77%. Investigation of the core elemental fingerprint indicated that the majority of fish sampled in both nurseries were originated from the Estuary nursery (82.5%) suggesting an important asymmetry in the source-sink dynamic between the two nurseries. The results showed that juveniles Greenland halibut migrate toward the North Anticosti at a size smaller than expected (~26 cm) corresponding to 2.5 to 3-year-old fish. Despite sexual dimorphism in growth, sex does not have any impact on migration behaviour or initiation timing before sexual maturation. Our study highlights the recruitment dynamic of Greenland halibut supporting the Estuary as the main nursery of the St. Lawrence system.

**Keywords:** Greenland halibut, microchemistry, LA-ICP-MS, connectivity, nurseries, estuary

### 3.4 INTRODUCTION

In fisheries science, understanding the connectivity among populations and their dynamics are two essential aspects to achieve sustainable exploitation, however scientific expertise rarely precedes fish exploitation. The combination of unfavourable environmental conditions and overfishing can cause major collapse events, as observed for the Atlantic cod (*Gadus morhua*) and redfish (*Sebastes* spp.) populations during the early 1990s, in the northern Gulf of St. Lawrence (Savenkoff *et al.* 2004). During the late 1990s and early 2000s, we observed an increase in the abundance of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) population to become one of the most important fish species of the northern Gulf fisheries (DFO 2019).

During the 1970s-80s, knowledge about Greenland halibut biology and ecology in the St. Lawrence was limited. Since the 2010s, several studies were realized about early-stage distribution (Ouellet *et al.* 2011), hypoxia tolerance (Ait Youcef *et al.* 2013, Dupont-Prinet *et al.* 2013), the influence of sex or environmental condition on growth (Ait Youcef *et al.* 2015, Ghinter *et al.* 2019, Ghinter *et al.* 2021) and diet composition (Bernier & Chabot 2012), which is allowed to have a better understanding of this species. However, studies about connectivity and populations structure of the Greenland halibut population living in the St. Lawrence remain scarce (Carrier *et al.* 2020, Bassi *et al. unpublished*)

Fishery statistical data, sampling of commercial catches and research surveys are commonly used to define the stock limit for marine species, nevertheless these measurements provide any information about spatial connectivity of different life history stages and timing of movement between juvenile and adult populations (Gauthier *et al.* 2020). In a marine environment, investigating connectivity between juvenile and adult populations and quantifying their contributions to different stocks are difficult to use conventional tagging techniques, owing to the small size of larvae and juveniles and the high mortality rate of early-stage (Gillanders 2002). In the last 20 years, otolith chemistry has become a suitable natural tag alternative to track fish movement from larvae to adult

stages (Kerr & Campana 2014). The otoliths are calcium carbonate structures located in the fish inner ear. This structure is continually growing by layer deposition at a rate in close relationship with fish somatic growth. Some trace elements (magnesium, strontium, barium) are permanently incorporated into the otolith matrix during its growth, notably influenced by ambient water concentrations at the time of deposition (Campana 1999). The chemical composition of the otolith, also called ‘elemental fingerprint’ were successful apply for reconstructing migration patterns (Morissette *et al.* 2016), determining connectivity between population (Gibb *et al.* 2017), identifying juvenile sources and stock structure assessment (Lazartigues *et al.* 2016, Régnier *et al.* 2017, Wright *et al.* 2018, Rogers *et al.* 2019), quantifying migratory capacity (Morissette *et al.* 2021) and investigate life fish history (Schilling *et al.* 2018).

Greenland halibut, commonly named “turbot”, is a long-lived pleuronectidae flatfish with a circumpolar distribution throughout the northern hemisphere, supporting an important commercial fishery (Bowering & Brodie 1995, Brogan *et al.* 2021). Greenland halibut is characterized by a high potential to disperse due to the prolonged pelagic larval phase, which increases connectivity between populations, complicating the stock delineation (Ådlandsvik *et al.* 2004, Sohn *et al.* 2010, Sohn *et al.* 2016, Stenberg *et al.* 2016). Greenland halibut is widely distributed in the estuary and Gulf of the St. Lawrence River (EGSL), large individuals are generally found in the EGSL main channel, at a depth ranging between 130 and 500 m, while juveniles are mostly concentrated in the estuary. The EGSL population shows an important sexual dimorphism in growth, where 50% of females are mature at 44 cm comparatively to 35 cm for males. Moreover, during their juvenile stage, females grow at a faster rate than males before sexual maturation (DFO 2018, Ghinter *et al.* 2019). Spawning occurs during the winter season, in the depth of the Laurentian Channel, southwest of Newfoundland and eggs and larvae drift can last 4 months before the settlement in a nursery area (DFO 2019). The main nursery was identified by Ait Youcef *et al.* (2013) in the St. Lawrence estuary, where juveniles Greenland halibut (1- and 2-year-old fish: < 31 cm) are found in high density. Recent works about Greenland halibut genotyping and otolith microchemistry also support that the St.



Lawrence estuary act as the main nursery for the EGSL population (Carrier *et al.* 2020, Bassi *et al. unpublished*). The area located North of Anticosti Island is currently considered as the second nursery of the EGSL, as young Greenland halibut and large post larvae are found in this region of the northern Gulf (Ouellet *et al.* 2011, Ait Youcef *et al.* 2013, DFO 2019), however, there is a lack of documentation about the precise role of this area.

In this present study, we investigate the connectivity of juveniles Greenland halibut between the two nurseries, located in the St. Lawrence Estuary and the north of Anticosti Island, using the otolith chemistry. The global objective was to explore the dynamics of these two areas and their relative contribution to the Greenland halibut stocks. The specific objectives were (1) to determine the migratory behaviour of captured halibut (either resident or migrant), (2) to determine the timing of migration initiation and (3) to test the presence of a sex-specific migration behaviour linked to the known growth sexual dimorphism.

### **3.5 MATERIAL AND METHODS**

#### **3.5.1 Juveniles Greenland halibut sampling**

Greenland halibut were collected in the Estuary and the Gulf of St. Lawrence (EGSL) from the two putative nurseries; Estuary (EST) and North Anticosti (NANT, **Figure 19**). A total of 200 juveniles Greenland halibut (100 individuals per nurseries) were sampled from the 21 to the 31st of August 2016 by bottom-trawl surveys conducted by Fisheries and Oceans, Canada (DFO). The sampling used an Alfredo III bottom otter trawl with a 140 mm mesh and a 30 mm mesh liner in the cod end. Halibut's total length was measured on fresh specimens, upon capture. Halibut had their head sectioned, labelled and frozen on board, then both left and right *sagittae* otoliths were extracted in the laboratory for each individual. In the EGSL, Ait Youcef *et al.* (2015) have identified four age classes for individuals smaller than 40 cm, based on the length-frequency distribution analysis: 12-19

cm corresponding to 1-year-old, 22-29 cm to 2-years-old, 30-35 cm to 3-years-old and the 37-39 cm to 4-years-old.

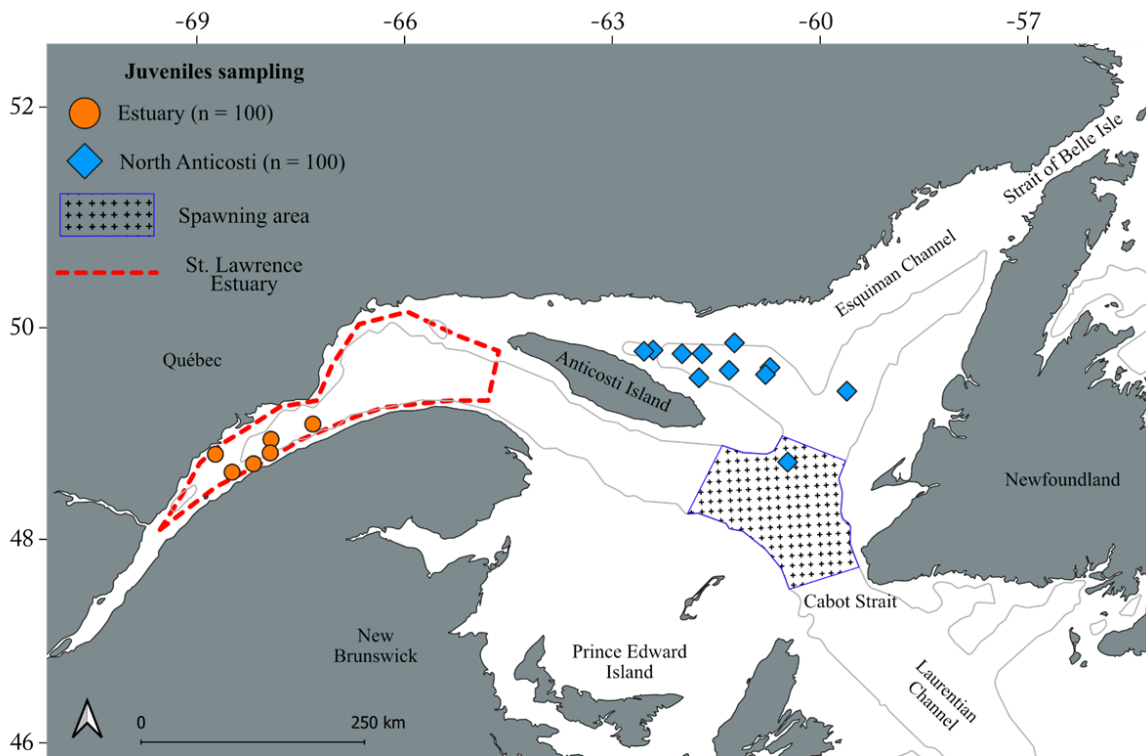


Figure 19 : Location of sampling nurseries (colour and shape) for juvenile Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides*; Estuary (filled orange circles), North Anticosti (filled blue diamond). The 200 bathymetric curves are represented by solid lines. The St. Lawrence Estuary where juveniles are commonly found is delimited by the dashed red line (Ait Youcef *et al.* 2015). The assume spawning area was represented by a mesh shape (Ouellet *et al.* 2011)

### 3.5.2 Sample preparation

After otolith extraction, blood and organic tissues were removed and otoliths were rinsed three times in ultrapure water, dried using Kimwipes and stored in acid-washed polypropylene vials until analysis. The otoliths were set in epoxy resin (Miapoxy 95,

Miapoxy 100, Avon, OH, USA) and sectioned in the transversal plane using a low-speed diamond bladed saw (Isomet low speed, Buehler, Lake Bluff, IL, USA) to expose the core and growth annuli on the cross-section. Sections were sanded on both sides with different grades of aluminum oxide lapping films (3M Wetordry™ Polishing Paper #400, #1200, 5M and 1M). All otolith sections were mounted on microscope petrographic slides using a thermoplastic glue (Crystalbond™509, AREMCO Inc., Valley Cottage, NY, USA), placed randomly on the slides to avoid potential bias caused by an instrument drift. Every petrographic slide with mounted otoliths was sonicated in ultrapure water for 5 min, triple rinsed in Super Q water, then dried in a class-100 laminar flow hood for 24 h (Lazartigues *et al.* 2016).

### 3.5.3 LA-ICP-MS method

The laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry (LA-ICP-MS) analysis was performed using a Resonetic Excimer 193 nm ArF laser coupled to an Agilent model 7900 ICP-MS (Agilent Santa Clara, CA, USA) located in LabMaTer facilities (Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Canada). Laser ablation was realized in transect mode along the entire otolith axis from the dorsal margin to the ventral margin passing through the otolith core. The laser beam diameter was set to 20  $\mu\text{m}$ , moving at a speed of 5  $\mu\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ , at a frequency of 15 Hz and laser fluence of 5  $\text{J} \cdot \text{cm}^{-2}$ . The target elements were  $^7\text{Li}$ ,  $^{23}\text{Na}$ ,  $^{24}\text{Mg}$ ,  $^{25}\text{Mg}$ ,  $^{27}\text{Al}$ ,  $^{43}\text{Ca}$ ,  $^{44}\text{Ca}$ ,  $^{55}\text{Mn}$ ,  $^{64}\text{Zn}$ ,  $^{65}\text{Cu}$ ,  $^{66}\text{Zn}$ ,  $^{69}\text{Ga}$ ,  $^{85}\text{Rb}$ ,  $^{86}\text{Sr}$ ,  $^{87}\text{Sr}$ ,  $^{88}\text{Sr}$ ,  $^{136}\text{Ba}$ ,  $^{137}\text{Ba}$ ,  $^{138}\text{Ba}$ , and  $^{208}\text{Pb}$ . The calcium content was assumed to be 38,02% in each otolith (Campana 1999) and was used as the internal standard for calibration. Standard materials were ablated every two hours (~ 8 samples) to correct for temporal drift in the sensitivity of the mass spectrometer. Calibration was performed using NIST SRM 610 reference material (Chen *et al.* 2011) with reference working values ( $\pm$  uncertainties) obtained from the GeoReM (Geological and Environmental Reference Materials) database (<http://georem.mpch-mainz.gwdg.de/>). US Geological Survey Denver provided the MACS-3 working values ( $\pm$  uncertainties) for quality control (Ca, 38.02%; [http://crustal.usgs.gov/geochemical\\_reference\\_standards/microanalytical\\_RM.html](http://crustal.usgs.gov/geochemical_reference_standards/microanalytical_RM.html)).

Additional reference material GP-4 was also measured for quality control. Aluminum counts ( $^{27}\text{Al}$ ) were monitored to certify the absence of contamination caused by the manipulation of otoliths.

To assess the validity of observed concentrations, elements limit of detection (LOD) was calculated as three times the standard deviation of the gas blank ( $\text{SD}_{\text{blank}}$ ) divided by the sensitivity of the signal. Due to the asymmetric shape of Greenland halibut otoliths, the longest path from the core toward the margin was used to increase the resolution of the elemental signal (**Figure 20**). Along this transect, data were separated into three distinct zones: the core (first 10 laser points  $\sim 50\ \mu\text{m}$ ), the transect and the margin (last 10 laser points  $\sim 50\ \mu\text{m}$ ). For all specimens, we assumed that margin elemental fingerprints were deposited at the sampling site.

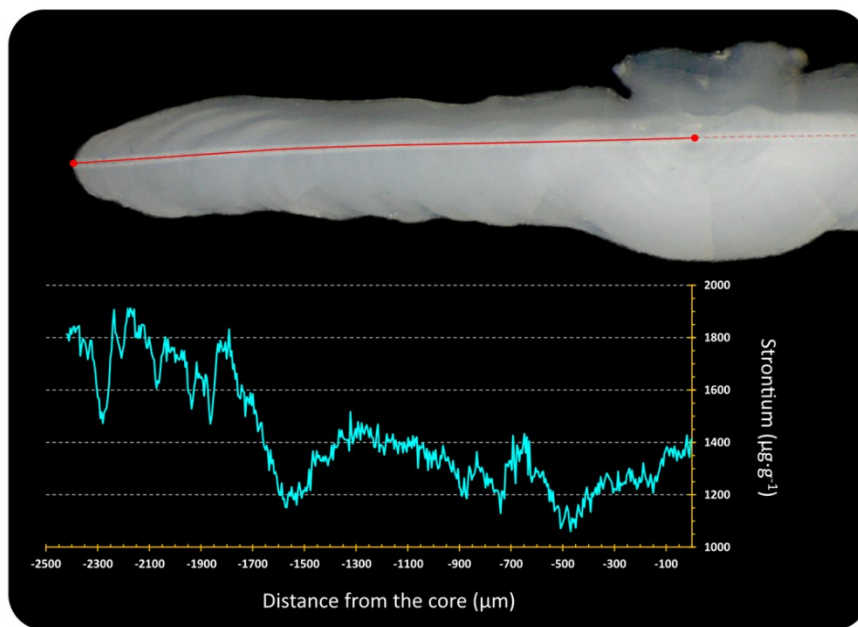


Figure 20 : Illustration of an otolith cross-section showing the complete transect (red line) from the margin (left) to core (right) and, below, the LA-ICP-MS elemental signal of the Strontium

### 3.5.4 Statistical methods

Otolith margin data of each nursery capture site were analyzed by repeated-measure analysis of variance (RM-ANOVA – function *aov*) performed on R software (R Core Team, 2020 version 4.0.3) using the two capture sites (Estuary and North Anticosti) as a single factor and specimen (ID) as a repeated factor, to account for non-independence of chemical signals within the specimen. The ability of the otolith elemental fingerprint of settled juveniles to discriminate between nurseries sampling locations was assessed using Random Forest (RF) classification (Breiman 2001) from the *RandomForest* R package v4.6-14. Random forests are a combination of tree predictors and the classification is based on consensus verdict of those multiple trees, as a generalization error for forests converges to a limit when the number of trees in the forest becomes large (Breiman 2001). One of the main advantages of this machine-learning approach is the absence of an assumption on variable multi-normality or distributions (Mercier *et al.* 2011) which is the case in the present study. A random forest classification model was fitted using the elemental fingerprints from otolith margin datasets, representing 2000 points (1000 per nursery). The dataset was randomly divided into training (2/3 of the data) and a test (1/3 of the data), the latter being used to assess the classification accuracy of each tree. Accuracy of the reclassification by the model was assessed using the function *confusionMatrix* (RandomForest R package) which represents the average of 100 classifications procedures on 1000 trees.

The transect information was deduced by a successive classification of elemental fingerprints, denoised by smoothing procedure following Morissette *et al.* (2021). Nurseries were transformed in numerical values, *Estuary* = 1 and *North Anticosti* = 2. A second RF classification model was also used for the estimation of hatching sites, using the mode values of classification for the core elemental fingerprints. Visual verification was performed on the transect classification to detect any aberrant transect pattern which could result in false core reclassification. One individual misclassified was detected and corrected in this study.

The migration behaviour of juvenile halibut was calculated by the subtraction of the numerical value of their origin and capture. This calculation provided a movement value ( $m$ ) for every individual. Thus, the  $m$  value defined three behaviours as residency ( $m = 0$ ), upstream migration from North Anticosti toward the Estuary ( $m = 1$ ) and the downstream migration from the Estuary toward North Anticosti ( $m = -1$ ). Migratory behaviours were analyzed by a one-way ANOVA in function by capture sites, age classes and sex to assess their effects. For the test of age classes factor, the 6 specimens of the 3 and 4-year-old class were removed from the analysis given their too low number.

## 3.6 RESULTS

### 3.6.1 Sample composition, size and age class

A total of 200 right *sagittae* were extracted and used for analyses, juvenile halibut were captured in the upper estuary and at the north of Anticosti Island inside the Anticosti channel (**Figure 19**). Captured fish measure 24.2 cm ( $\pm 4.37$ ) total length on average and were classified predominantly in the 2-year-old age class ( $n = 159$ ) and the 1-year class ( $n = 35$ ), four individuals were 3-years-old and two were older than 4 years (length = 44.6 and 54.8 cm respectively). Age of individual was based on the length-frequency (Ait Youcef *et al.* 2015). Thus, 97% of our sampling was composed of juveniles aged between 1 and 2 years-old. There were significant differences in age (ANOVA,  $F_{1,198} = 15.38$ ,  $p = 0.0001$ ) and in length among nurseries (ANOVA,  $F_{1,198} = 18.18$ ,  $p < 0.000001$ ). Greenland halibut captured in the North Anticosti were significantly older and larger (mean: 2 years-old,  $25.4 \pm 4.1$  cm) compared to the halibut captured in the Estuary (mean: 1.7-year-old,  $22.91 \pm 4.31$  cm).

### 3.6.2 Spatial variability of nurseries elemental fingerprint's

Average observed concentrations and limits of detection for retained elements were the following; Mg (47.8 ppm, LOD = 0.2), Mn (12.1 ppm, LOD = 2.57), Sr (1532 ppm, LOD = 0.02) and Ba (1.29 ppm, LOD = 0.01). Significant differences of elemental

concentrations were observed among otolith margin values in relationship to capture nursery site (**Figure 21**). The main differences were observed in Mg (RM-ANOVA  $F_{1,198} = 11.88$ ,  $p = 0.0007$ ) and in Ba (RM-ANOVA  $F_{1,198} = 3.441$ ,  $p = 0.06$ ) whereas Mn (RM-ANOVA  $F_{1,198} = 1.689$ ,  $p = 0.195$ ) and Sr (RM-ANOVA  $F_{1,198} = 0.026$ ,  $p = 0.873$ ) showed no significant difference between sites. The four elements were used for the formulation of the classification model (see below), even in the absence of significant differences among nurseries as their inclusion notably increased the model accuracy (~20 % increase).

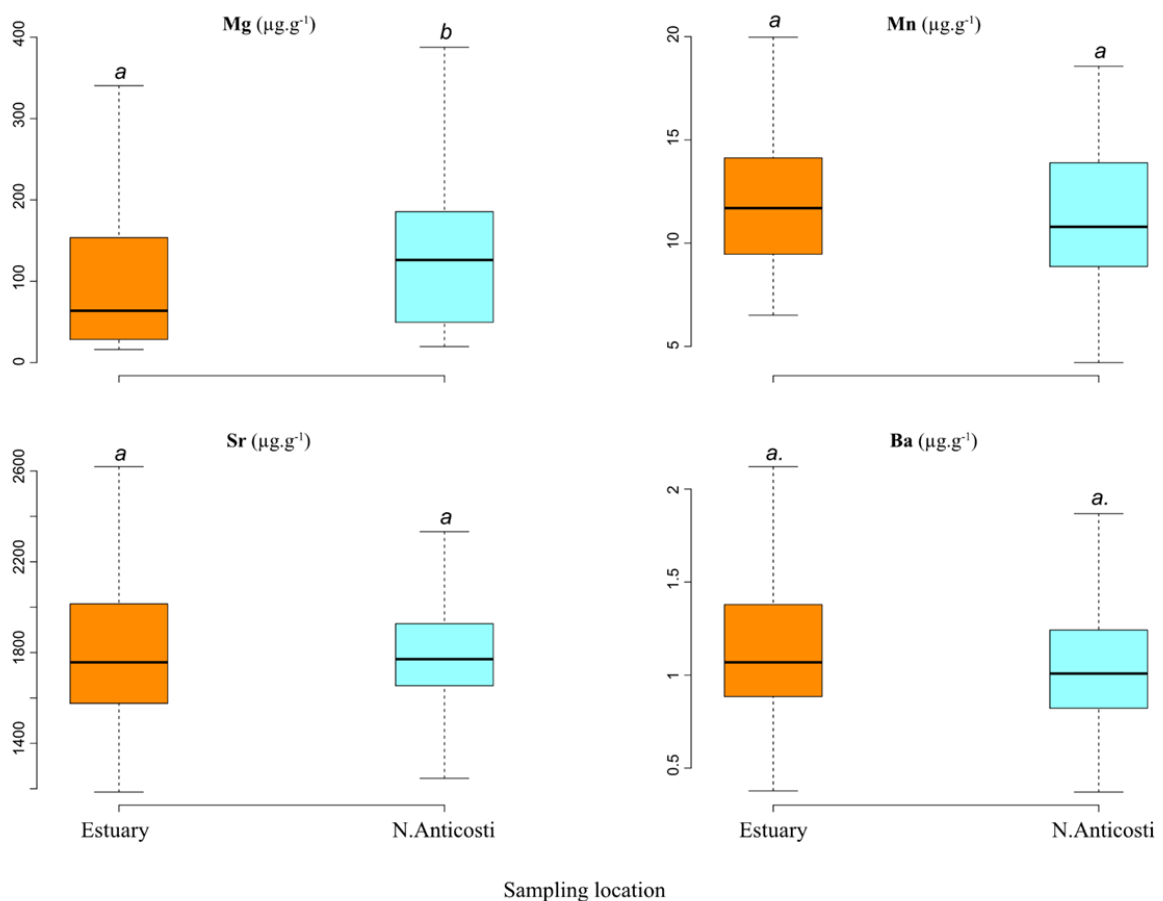


Figure 21 : Boxplots of the mean concentrations ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) of four elements (Mg, Mn, Sr, Ba) in the otolith margins. For each element, mean concentrations (mean  $\pm$  Sd) having a common letter are not significantly different (ANOVA, Tukey–Kramer HSD performed on the transformed (natural log) variable).

Classification accuracy of the Random Forest model was estimated as 76.6 %, with a classification error rate slightly higher for the Estuary (**Table 12**). Despite the few differences in elemental concentrations observed in RM-ANOVA, the nurseries were differentiated and accurately classified by the Random Forest model.

Table 12 : Random Forest classification model confusion matrix for otolith’s margins chemistry, sites are shown along the downstream/upstream geographical gradient. Table present captures nurseries (lines), model classification (columns) and nursery classification errors.

Nurseries	EST	NANT	% Class.error
Estuary	<b>250</b>	90	26.5
North Anticosti	67	<b>265</b>	20.2

### 3.6.3 Investigation of source-sink dynamic

Classification of otolith core revealed that of the 200 Greenland halibut analyzed in the present study, 82.5% (n = 165) were originating from the Estuary and 17.5% (n = 35) from North Anticosti (**Table 13**). Among the Estuary samples, 91 were locally recruited and 9 were originating from North Anticosti (upstream migrants). For North Anticosti sampling, we observed a different trend where 74 halibuts caught originated from the Estuary nursery, which implies a downstream migration, whereas the last 26 individuals were locally recruited (**Table 13**). The existence of the unbalance between migratory behaviours and fish origin suggests the existence of a source-sink dynamic in populations of the region, where the Estuary nurseries seem to disproportionately contribute to recruitment in North Anticosti (the source) whereas the North Anticosti region is a sink, with a negligible contribution to recruitment.



Table 13 : The number of fish classified with Random Forests to hatching nurseries (columns) inferred from otolith core composition by capture nurseries (lines), local capture (n=117) is on the diagonal, upper-right corner are upstream migrants (n = 9) and the lower-left corner are downstream migrants (n=74).

Capture sites	Hatching nursery (Core elemental fingerprints)	
	EST	NANT
Estuary (EST)	<b>91</b>	9
North Anticosti (NANT)	74	<b>26</b>
Proportions	82.5%	17.5%

### 3.6.4 Influence of capture site, sex and age on migration behaviour

Migratory behaviour values were significantly correlated with the capture site (ANOVA,  $F_{1,198} = 333.1$ ,  $p < 0.000001$ ), halibut caught in the Estuary nursery were majority residents ( $m = 0$ ) whereas the halibut caught in the North Anticosti nursery were mostly downstream migrants ( $m = -1$ ) such as observed previously.

Sex of the specimen was not significantly correlated to migratory behavior (ANOVA,  $F_{1,198} = 0.635$ ,  $p < 0.426$ ), but age class of individuals was (ANOVA,  $F_{1,192} = 28.16$ ,  $p < 0.000001$ ). The 1-year-old class were mostly resident individuals (71%), with few migrants, whereas the 2-year-old class displayed a balanced proportion of residents (57%) and as downstream migrants (42%) **Table 14**. Thus, our results indicate that the 1-year-class Greenland halibut were mainly found in the Estuary nursery and they were probably coming from local recruitment (**Table 14**). The 2-year class from the Estuary was resident at 97% whereas the North Anticosti sampling was mainly (74%) composed of downstream migrants (**Table 14**). The average size of the downstream migrants was the highest of all the samples:  $25.95 \pm 4.4$  cm (**Table 14**).

Table 14 : Summary of migratory behaviour of juveniles Greenland halibut by their captured nursery detailed for each year-class

Capture site	1 year (n = 35)	2 years (n = 159)	3 years (n = 4)	≥ 4 years (n = 2)	Total
<b>Estuary</b>	29	69	1	1	100
<i>Resident</i>	<b>22</b>	<b>67</b>	1	1	91
<i>Upstream</i>	7	2	-	-	9
<b>North Anticosti</b>	6	90	3	1	100
<i>Resident</i>	3	23	-	-	26
<i>Downstream</i>	3	<b>67</b>	3	1	74

### 3.7 DISCUSSION

#### 3.7.1 Source-sink dynamic and key role of estuaries

With the results obtained by otolith chemistry, we investigate the connectivity and the dynamic of the juvenile's population of Greenland halibut in the two EGSL nurseries. The Random Forest classification model based on Mg, Mn, Sr and Ba had demonstrated the spatial variability of otolith margin elemental fingerprint between the Estuary and the North Anticosti nurseries. Using the otolith chemistry, we identified an important source-sink dynamic between the two nurseries, the analyses of their core elemental fingerprint revealed that the majority of individuals originated from the Estuary, supporting a previous study (Ait Youcef *et al.* 2013). Estuaries play an important role for many aquatic species, providing high food availability, favourable environmental conditions, protection against predation and nursery grounds for several fish and crustacean species (Beck *et al.* 2001, Able 2005, Secor & Rooker 2005). Nevertheless, estuaries are generally under high anthropic pressure, due to high human activity, causing extreme environmental conditions such as severe hypoxia (Courrat *et al.* 2009, Dupont-Prinet *et al.* 2013, Pillet *et al.* 2016).

Marine species commonly use the estuarine nursery for completing their early stage for the stock recruitment (Sohn *et al.* 2010). In fisheries management, determining the number and the extent of nursery grounds, along with their relative contribution to exploited stocks is essential to assure sustainability (Gillanders *et al.* 2003, Nagelkerken *et al.* 2015). We also observed that migrant specimens exhibited a lower average size than the previously estimated and sex of the juvenile's halibut does not drive the migration behavior before their maturation. Length and age class of resident and migrant individuals corroborates the otolith chemistry results, suggesting that migrant were the oldest (largest) specimens. We observed difference in length and age class of individuals sampled in each nursery. In the Estuary, the mean size was 22.9 cm ( $\pm 4.3$ ) corresponding to newly 2-year-old individuals with a presence in a high proportion (29%) of the 1-year-old class. All of them were assessed as a resident, supporting the hypothesis that these species stay sedentary for at least their first 2-years of life (Ait Youcef *et al.* 2013). The North Anticosti sampling was almost exclusively composed of a 2-year age class corresponding of a mean size of 25.4 cm ( $\pm 4.1$ ). A very low proportion (6%) of fish captured corresponded to the 1-year-old class. The majority of the 2-year-old fish captured in the North Anticosti originated from the Estuary nursery (67%), which implies a downstream migration from the Estuary to the North Anticosti during the second year of life. These downstream migrants had an average size of  $25.9 \pm 4.4$  cm, contrasting previous study estimating migration patterns only when halibut reach the size of 31 cm, estimated at 3-years-old (Ait Youcef *et al.* 2013). Otolith chemistry suggests that migration can start earlier than expected, during their second year of life (below three years).

The local recruitment from the North Anticosti nursery, estimated around 26% could be considered as minor, as the estimated proportion is close to the classification error of the Random Forest model (23.5%). Furthermore, the nine upstream migrants, mainly composed of 1-year-old ( $n = 7$ ), captured in the Estuary should probably be considered as rare behaviour or as an analytical artifact, for the same reason. Our results demonstrate that the recruitment of juvenile Greenland halibut in the EGSL was almost exclusively made in

the Estuary nursery whereas the North Anticosti shows a low local recruitment and act mostly as shelter for the older 2-year age class individuals (>25 cm).

### **3.7.2 Sexual dimorphism and maturity**

The males reach their size at sexual maturity earlier ( $L_{50}$ : 36 cm) than the females ( $L_{50}$ : 44 cm) in the EGSL (DFO 2019). Thus, sexual growth dimorphism could produce differential nursery emigration firstly initiated by males. In the present study, however, no correlation was found between the sex of individuals and the migratory behaviour, hence we are refuting the hypothesis that migratory activity begins earlier for males. The migration behavior before sexual maturation was undifferentiated for both sexes but seem related to the length of individuals. As the Greenland halibut showed an important sexual dimorphism in growth in laboratory conditions; with females growing at a faster rate than males before sexual maturation (Ghinter *et al.* 2019), we supposed that female migrate earlier in their development if this growth polymorphism is preserved in natural conditions. Our results support the observation made by Albert (2003) who inferred that the fast-growing individuals left the nursery first. Further investigation could be conducted for the next age class (3- and 4-years) to explore if sex has an impact on migratory behaviour after sexual maturation.

### **3.7.3 Oceanographic circulation favors the settlement in the estuary**

In the 2016 survey, the St. Lawrence Estuary was the quasi-exclusive source of recruitment for juvenile Greenland halibut caught. The biology of this species and physical oceanographic conditions could explain the Estuary preference for early-stage settlement. Eggs and larvae of Greenland halibut are known to have a long period of drift in the water column before settlement (Jensen 1935, Smidt 1969). For instance, in the northwestern Atlantic Ocean, the spawning takes place in the Davis Strait (Simonsen & Gundersen 2005) then eggs and larvae drift more than half a year and, depending on the spawners location, are either caught by the Baffin Island Current and settle along the Labrador coast or are

caught in the West Greenland Current and transported northward along the West Greenland (Smidt 1969, Templeman 1973, Stenberg *et al.* 2016). Therefore, the location of the spawning area, position of the spawners and direction of dominant current influence the nursery destination of larvae and play a key role in recruitment and year-class strength (Bailey *et al.* 2005, Sohn *et al.* 2010). In the EGSL, the spawning occurs between January and March, in the deepest part of the Laurentian Channel southwest of Newfoundland (Templeman 1973, Ouellet *et al.* 2011). The eggs of Greenland halibut are primarily mesopelagic, found at depths around 300 m, dispersed and transported passively by currents from the spawning areas during approximately 30 days (depending on the water mass temperature). In the last days before hatching, their buoyancy change radically and eggs rise further up in the water column (Ouellet *et al.* 2011). The pelagic larvae are primarily found in the surface layer (0 – 50 m), perfectly placed for first feeding on plankton prey and continuing their development. The complete development of Greenland halibut larvae, in EGSL, takes up to four months before they settle on the bottom of the nursery area to undergo their metamorphosis. Combining eggs and larvae stage, the drift extends over a period of at least 5 months in the EGSL, one month for the egg stage at the bottom of the Laurentian Channel and four months in the surface layer for the larval stage. Ouellet *et al.* (2011) indicate that the westward bottom current produces a limited displacement of the eggs, from 20 to 40 km over 30 days. Hence hatching should occur relatively near the spawning ground. Thus, the pelagic larvae are subjected to the surface circulation of the water masses and should be transported westward along the Laurentian Channel according to the physical oceanographic condition, toward the Anticosti Gyre and then to the Estuary (Saucier *et al.* 2003, Galbraith *et al.* 2017). This mechanism could explain our results indicating that Estuary were the source of almost all juveniles sampled in both nurseries. To summarize, eggs and larvae are mechanically transported westward from the spawning area to the Estuary, led by the dominant bottom and surface currents (**Figure 22**). From the spawning area located in the deep part of the Laurentian Channel (**Figure 22**), it seems unlikely that most of the larvae in the surface layer can drift northward and reach the Anticosti Channel, due to the orientation and dynamic of the

currents (Galbraith *et al.* 2017). However, we don't exclude the possibility to find larvae in the Anticosti channel, some of them probably trapped by small-scale hydrodynamic features or drifting from other spawning areas.

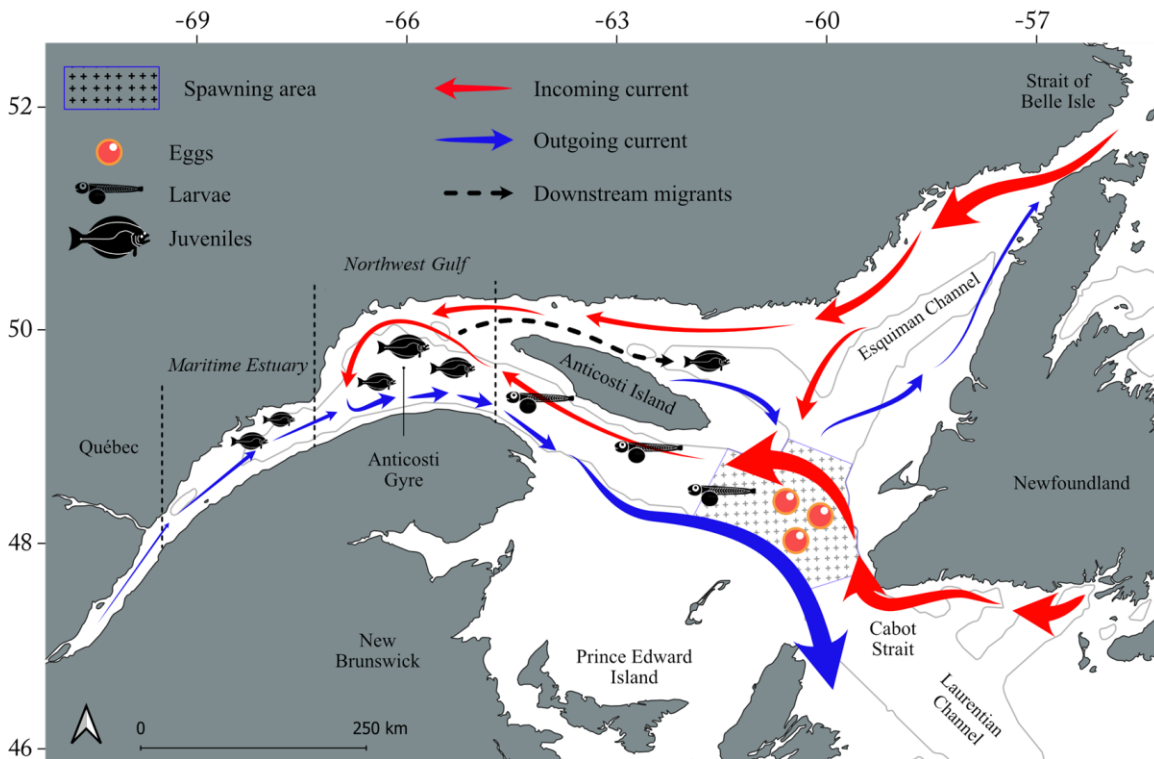


Figure 22 : Representation of the dynamic of Greenland halibut recruitment in the Estuary nursery, based on the current knowledge and our results. Dominant surface currents (0 to 20 m) for the winter season 2016 were represented by the coloured arrows, the thickness of arrows represent the strength of the current and the colour, their orientation (Galbraith *et al.* 2017).

### 3.7.4 The estuary as main nursery of the EGSL

Ait Youcef *et al.* (2015) also reported that the density of juveniles (1 and 2-years-old) in the Estuary was considerably higher than in North Anticosti. In addition, the spatial distribution of the Greenland halibut of each age class during the 2016 survey corroborates

these results (Gauthier *et al.* 2020). The spatial distribution in the EGSL is explicit, Greenland halibut was mainly found in the St. Lawrence Estuary with the 2-year age class being the most abundant (**Figure 23**). The presence of juveniles in North Anticosti is very sporadic compared to the Estuary, supporting the hypothesis that the majority of recruitment takes place in the Estuary nursery. The contribution of the North Anticosti nursery could vary between years, as observed during the 1995-1999 and 2010-2014 period where the concentration of 1-year-old halibuts was more important in this area (Gauthier *et al.* 2020). These periods include respectively the years of the stronger cohort observed in the EGSL (Gauthier *et al.* 2020). Another possibility is the potential contribution of larval sources outside of the EGSL. The first mention was made by Bowering (1982), however, since the early 90s, the EGSL population has been considered as isolated from the Atlantic (Arthur & Albert 1993). A recent genetic study has shown that contribution from the Newfoundland-Labrador stock could be significant but highly variable between years (1 to 33%) (Carrier *et al.* 2020). During their extended pelagic phase, larvae drifting along the Labrador coast could enter via the Strait of Belle Isle and settle in the North Anticosti nursery (Wu *et al.* 2012, Galbraith *et al.* 2017). The Strait of Belle Isle has already been reported to be a gateway toward the EGSL for several species, including redfish (*Sebastes mentalla*; Benestan *et al.* 2021), Snow Crab (*Chionoecetes opilio*; Puebla *et al.* 2008), and capelin (*Mallotus villosus*; Kenchington *et al.* 2015, Cayuela *et al.* 2019). The confirmation of a potential external larvae source is critical to accurately understand the population dynamics of Greenland halibut in the EGSL.

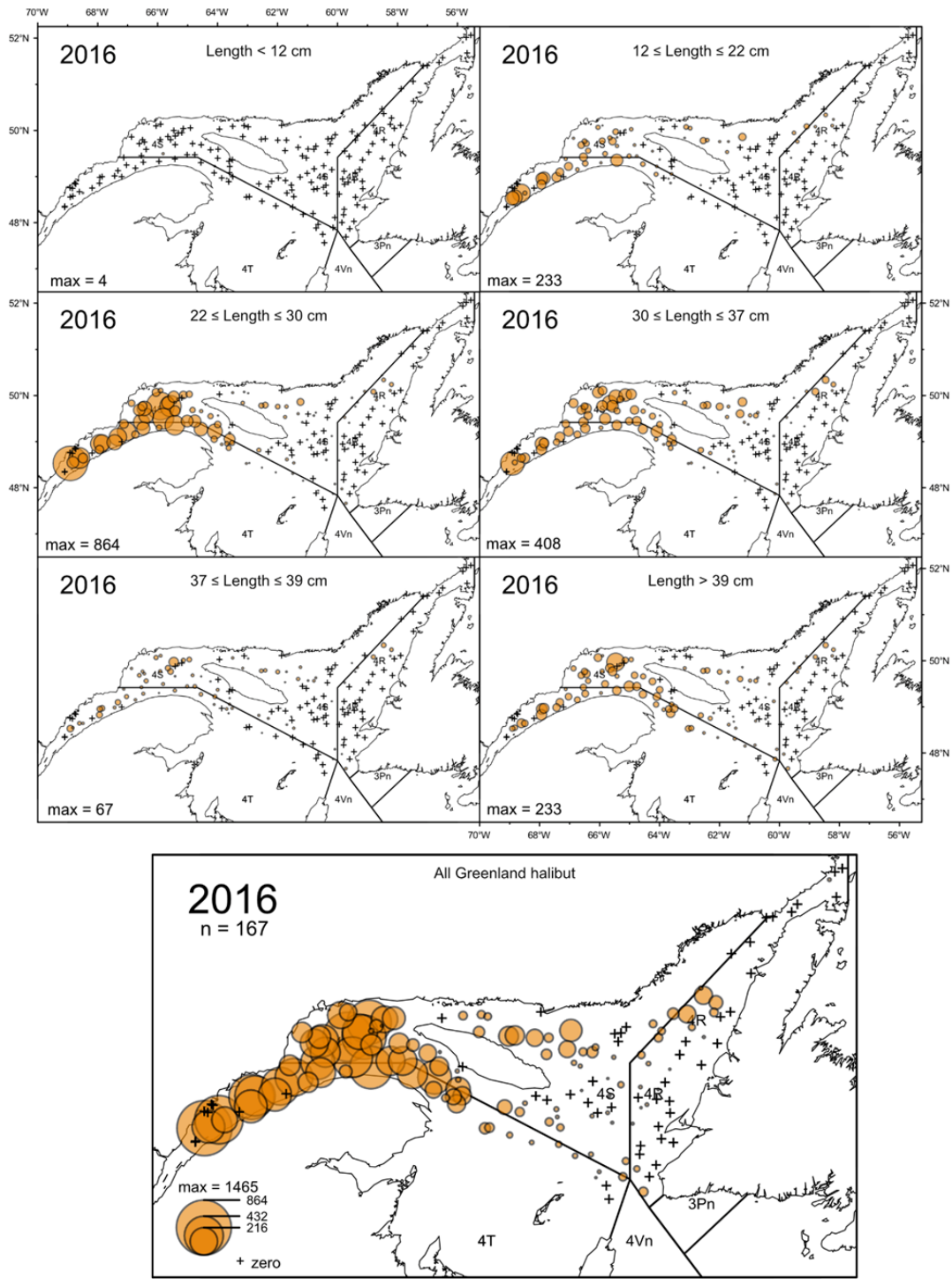


Figure 23 : Greenland halibut catch rates (kg/15 minutes tow) distribution in 2016 (Gauthier *et al.* 2020).



### 3.7.5 Future concern about the EGSL Greenland halibut population

The St. Lawrence Estuary is a key area for Greenland halibut recruitment being the main nursery for the EGSL stock. This area is known to be a very productive area, the presence of up-welling favouring the biomass production and accumulation (Lavoie *et al.* 2008, Plourde & McQuinn 2010). Hence, forage species such as shrimp (*Pandalus borealis*), capelins (*Mallotus villosus*) and zooplankton species (euphausids and hyperiid) are abundant and provide plenty of food supply for the young Greenland halibut development (Savenkoff *et al.* 2009). For several years, environmental conditions of the EGSL are changing due to the greater entrance of warmer, saltier and less oxygenated water (from the Gulf Stream) through the Laurentian Channel, compared to the cold water originating from the Labrador current (Galbraith *et al.* 2019). This warm water flux induces an increasing temperature and oxygen depletion in the EGSL to the point that deepwater temperatures are commonly above normal values (Galbraith *et al.* 2019) and oxygen saturation have been below 18% in the lower estuary since 2016 (Blais *et al.* 2018), which is not sustainable for many species including Atlantic cod (*Gadus morhua*).

Greenland halibut are usually found at depths >150 m and thus frequently inhabit in severely hypoxic areas (18–50% saturation). Ait Youcef *et al.* (2015) suggest a significant negative effect of low levels of saturation (below 25%) on the growth of Greenland halibut juveniles in the EGSL. Experimentally, the threshold of hypoxia tolerance was estimated between 15 and 11% for juveniles and adults respectively, which means that juveniles are less tolerant than adults (Dupont-Prinet *et al.* 2013). However, the observation of a greater number of juveniles in the deep waters of the Estuary may suggest that the negative impacts are likely limited or largely compensated by other physical or biological characteristics such as temperature, food abundance, food availability and/or low predation. Since Ait Youcef *et al.* (2015) study, dissolved oxygen has dropped from 20% to 18% in 2018 and decreased to 17% in 2019, and the lowest recorded levels were 15% within the estuary in recent years. Over the next decade, changes in environmental conditions in the deep waters of the EGSL could have a significant impact on the density and distribution of many

species, including Greenland halibut, which may be the most heavily impacted species under the combined impacts of warming and oxygen depletion due to significant reduction (~55%) of their optimal habitat (Stortini *et al.* 2017). Finally, in 2011 to 2013 the EGSL has seen the emergence of three gargantuan redfish cohorts that could induce interspecific competition with the Greenland halibut for habitat and food resources, particularly the shrimp species (Senay *et al.* 2019). All environmental changes observed in the EGSL could be favourable for some species, such as redfish and lobsters, but unfavourable for other species such as northern shrimp and Greenland halibut.

### **3.8 CONCLUSION**

Overall, trace elements deposited in the otoliths of juveniles Greenland halibut allow differentiation of the two nurseries. Moreover, our results revealed that Greenland halibut caught in each nursery has a common origin, the St Lawrence Estuary. These results imply a nearly uniform downstream migration by juveniles caught in the North Anticosti area. This is the first evidence of an important source-sink dynamic between these two nurseries. In addition, we observed that the migration of juveniles could begin at a size lower than expected, approximately 26 cm (mean ~2.5-years-old), but migration seems to not be affected by the sex of individuals, at least before sexual maturation. The St. Lawrence Estuary plays a crucial role in Greenland halibut recruitment; however, the EGSL ecosystems are undergoing profound changes that could involve direct consequences on the viability of stocks contributing to the economy of the Canadian provinces engaged in these commercial fisheries. Hence, a better understanding of those changes and their impacts on stocks needs to be understood to put in place management approaches favouring sustainable exploitation and this, preferably now than too late.

### **3.9 FUNDING**

This project was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC to L. Bernatchez, C. Audet, R. Tremblay, P. Sirois, Y. Lambert, M.J.

Morgan, and K. Praebel) the Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER), and the Ressources Aquatiques Québec (RAQ) are sincerely acknowledged for their financial support.

### **3.10 ACKNOWLEDGEMENT**

We thank the Fisheries and Oceans Canada (DFO) for undertaking the EGSL field sampling. The authors are grateful to Anne-Lise Fortin and Isabelle Allie of Université du Québec à Chicoutimi (UQAC) for technical assistance and to Dany Savard and Audrey Lavoie from LabMaTer (UQAC) for help with the LA ICP-MS. We also thank Jean-Martin Chamberland (DFO Institut Maurice Lamontagne) for providing data about Greenland halibut distribution and R code for create the distribution map presented.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

### 10. CONTEXTE DE L'ETUDE

Suite au déclin des principales espèces démersales (morue et sébaste) exploitées au début des années 90, le flétan du Groenland a vu sa biomasse augmenter considérablement dans l'Atlantique Nord-Ouest et l'ESGL. Cela a représenté une aubaine pour les différentes pêcheries commerciales, notamment celles du Québec et du Labrador, qui ont pu réorienter leurs efforts de pêche sur une nouvelle espèce rentable, qui en quelques années, est passée du statut de « prise accessoire » à « principale espèce de poisson » de fond exploitée au Canada (Bowering & Brodie 1995, Gauthier *et al.* 2020). Pour assurer la pêche durable d'une espèce, il est important d'identifier les différentes populations, leur dynamique ainsi que le degré de connexion entre elles. Les zones essentielles au recrutement, telles que les nourriceries et les frayères doivent être identifiées et leur contribution aux différentes populations estimées pour éventuellement appliquer une politique de protection renforcée de ces dernières et ainsi assurer le renouvellement des populations d'année en année.

Au début des années 90, la population de flétan du Groenland évoluant dans l'EGSL a été définie comme isolée de la population de l'Atlantique Nord-Ouest (Arthur & Albert 1993) et sa stratégie de gestion a été construite sur cette base. Cependant, une récente étude de génomique semble indiquer qu'une part non négligeable du recrutement, plus ou moins importante selon les années, pourrait provenir de l'extérieur du Golfe (Carrier *et al.* 2020) ce qui pourrait remettre en cause l'hypothèse de la population isolée. Dans l'Atlantique Nord, plusieurs études de génétiques ont été menées afin de définir la structure des populations et ainsi délimiter des stocks, mais les résultats obtenus de ces diverses études divergent (Fairbairn 1981, Vis *et al.* 1997, Knutsen *et al.* 2007, Pomilla *et al.* 2008). En absence de consensus au sujet de la structure des populations de turbot, l'OPANO et le

Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM) ont défini sept stocks distincts pour l'exploitation du flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord sur des bases empiriques. La dernière étude en date sur la structure des populations, menée par Roy *et al.* (2014), rapportent une absence de structure de populations dans cette zone et ces auteurs ont conclu que les turbots de l'Atlantique Nord-Ouest forment une seule grande population panmictique. Ces éléments ne soutiennent pas le découpage actuel en sept stocks du flétan du Groenland et il est probable qu'il faille réévaluer la stratégie de gestion mise en place par l'OPANO et le CIEM dans cette région pour mieux l'adapter à la réalité biologique de l'espèce et ainsi éviter un appauvrissement de la ressource voire son effondrement.

Les connaissances sur la connectivité, la structure des populations, les mouvements migratoires des individus ainsi que leurs origines sont encore très lacunaires notamment pour la population de l'Atlantique Nord-Ouest du fait de son immense aire de répartition. Ce projet de doctorat a permis de déterminer le niveau de connectivité des populations de flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest ainsi que dans l'EGSL par la chimie des otolithes. Les connaissances acquises durant ce projet permettent de mieux comprendre la connectivité et les mouvements migratoires du turbot, et pourront être utilisées comme un outil pour assurer la pérennité des stocks de flétan du Groenland en vue de maintenir à long terme l'industrie de pêche associée dans tout l'Est du Canada.

## **11. CONNECTIVITE DU FLETAN DU GROENLAND DANS L'ATLANTIQUE NORD-OUEST**

Le premier chapitre de cette thèse a permis de mettre en exergue la variabilité spatiale des empreintes élémentaires (Mg, Sr et Ba) obtenues au niveau des marges des otolithes du flétan du Groenland dans l'ensemble de l'Atlantique Nord-Ouest. Nous avons pu différencier quatre régions élémentaires par leurs empreintes associées, dont le Nunavut, le Labrador, le Groenland et une région, au large du Groenland, désignée par le terme « Offshore ». Les empreintes élémentaires de la côte canadienne, Nunavut et Labrador, se distinguent principalement par des valeurs de Ba élevées et des valeurs de Mg plus faibles que celles observées le long de la côte Groenlandaise (Groenland et Offshore). Le Sr

semble corrélé avec la profondeur et/ou la salinité, car les plus hautes concentrations ont été retrouvées dans les régions du Nunavut et Offshore qui ont été échantillonnées entre ~500 et 2700 m de profondeur. La caractérisation des empreintes élémentaires à l'échelle d'un océan est sans précédent dans le domaine de la chimie des otolithes qui, dans son utilisation commune, est plus souvent appliquée aux milieux côtiers et estuariens (Vasconcelos *et al.* 2008, Russell *et al.* 2021) ou sur des espèces anadromes (Avigliano *et al.* 2016).

L'analyse de l'empreinte élémentaire des cœurs des otolithes a montré que l'ensemble des individus capturés provenaient tous de trois sources distinctes (A, B et C) ce qui supporte l'hypothèse d'absence d'une structure de population pour le flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest formulée par Roy *et al.* (2014). La source A est la première contributrice des quatre régions à une hauteur de 35 à 70%, les valeurs les plus fortes étant observées pour la région du Groenland et Offshore, 62 et 70% respectivement. L'empreinte élémentaire de la source A est similaire à celle de la région du Groenland en concentration de Mg et Ba, ce qui pourrait faire référence à la nurricerie localisée dans la baie de Disko–Hellefiske Bank, qui est la seule nurricerie connue actuellement de l'Atlantique Nord-Ouest (Stenberg *et al.* 2016). La source B se distingue des autres empreintes élémentaires par une concentration en Ba très élevée, ce qui pourrait indiquer une nurricerie le long des côtes du Labrador. La source C se caractérise par de faibles concentrations de Mg et Ba, mais ne semble renvoyer à aucune empreinte élémentaire obtenue dans notre étude. Cette empreinte élémentaire indique une source encore inconnue à ce jour, caractérisée par une chimie de l'eau bien particulière soit de l'Atlantique Nord-Ouest soit d'une autre région adjacente non échantillonnée telle que le Sud et le Sud-Est du Groenland.

## 12. CONNECTIVITE DU FLETAN DU GROENLAND DANS L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT

Ce deuxième chapitre de thèse présente une méthodologie similaire à celle du chapitre 1, mais appliquée dans une région différente, soit l'estuaire et le Golfe du Saint-Laurent et le fjord du Saguenay. Nous avons échantillonné l'ensemble de l'EGSL et le fjord du Saguenay et ainsi pu obtenir les empreintes élémentaires au niveau des marges et des cœurs des otolithes de flétan du Groenland. À l'instar du chapitre 1, les empreintes élémentaires sont construites sur le même trio d'éléments à savoir le magnésium, le strontium et le baryum. L'analyse des marges nous a permis de différencier quatre secteurs sur la base des empreintes élémentaires : Saguenay, Estuaire, Golfe Occidental et Golfe Oriental. Le Mg est particulièrement utile pour différencier le Golfe Occidental des trois autres secteurs, car il y affiche une concentration plus élevée. Le Sr et le Ba, quant à eux, sont particulièrement intéressants, car leurs concentrations augmentent selon un gradient amont-aval très prononcé (Saguenay → Estuaire → Golfe Occidental → Golfe Oriental). Les concentrations les plus faibles se retrouvent dans les secteurs du Saguenay et de l'Estuaire tandis que les concentrations les plus élevées se remarquent pour les secteurs Occidental et Oriental du Golfe. Cette disposition pourrait correspondre à des différences marquées entre les masses d'eaux côtières et les masses d'eaux hauturières. L'analyse des cœurs indique que l'ensemble des individus capturés proviennent de trois sources distinctes (A, B et C) dont les principales contributrices sont les sources B et C. En état actuel des connaissances, deux nourriceries ont été identifiées dans le GSL, l'Estuaire qui abrite la nourricerie principale de turbot, tandis qu'une nourricerie secondaire se situe au Nord de l'île d'Anticosti (Ait Youcef *et al.* 2013). Une précision importante, d'après les travaux de Ait Youcef *et al.* (2015), l'estuaire en tant que nourricerie du flétan du Groenland est plus étendu que l'estuaire géographique, couvrant une zone comprenant les secteurs élémentaires de l'Estuaire et du Golfe Occidental. Dans le présent document, le terme de « nourricerie de l'estuaire » fera référence à une zone comprenant les secteurs élémentaires de l'Estuaire et du Golfe Occidental.

L’empreinte élémentaire de la source B affiche des concentrations similaires de Mg et Ba que celle obtenue dans l’Estuaire, tandis que la source C, caractérisée par une concentration élevée de Mg, pourrait faire référence à l’empreinte élémentaire du Golfe Occidental. Ces deux sources se situeraient dans la nourricerie de l’estuaire évoquée précédemment, contribuant à plus de 75% aux différents secteurs, ce qui supporte les résultats de Ait Youcef *et al.* (2013), qui désigne la nourricerie de l’Estuaire comme la principale source de recrutement de turbot de l’EGSL. La source A se caractérise par une concentration unique en Ba, plus de deux fois supérieures aux autres empreintes élémentaires. Celle-ci ne semble pas faire référence à la nourricerie de Nord Anticosti (Golfe Oriental), mais elle pourrait en indiquer une dans une partie non échantillonnée de l’EGSL, au niveau du Sud-Ouest de Terre-Neuve par exemple. Une autre hypothèse possible est que cette empreinte élémentaire indique une potentielle source externe à l’EGSL telle que suggérée par Carrier *et al.* (2020). Cette hypothèse est aussi soutenue par le fait que les concentrations les plus élevées en Ba sont observées le long de la côte du Labrador (Chapitre 1), pour des flétans du Groenland échantillonnés la même année (2016) et de taille équivalente. Cette hypothèse de source externe doit toutefois impérativement être testée avant d’être validée.

### **13. DYNAMIQUE SOURCE-PUITS DANS L’EGSL**

Ce troisième chapitre de thèse a pour objectif de décrire la connectivité des juvéniles flétans du Groenland âgés de 1 à 2 ans, capturés au sein des deux nourriceries connues à savoir l’estuaire du Saint-Laurent et Nord-Anticosti. Le but consiste à déterminer le comportement migratoire des juvéniles capturés ainsi que la contribution de chaque nourricerie au recrutement dans l’EGSL, mais également définir si le sexe d’individus pas encore matures peut influencer les comportements migratoires. Les résultats obtenus pourront servir de base de réflexion pour mieux comprendre l’importance des deux nourriceries et évaluer leurs contributions à la population locale.



L'utilisation de la chimie de l'otolithe a été traduite d'une manière sensiblement différente de ce qui a été fait pour les chapitres 1 et 2. L'ablation laser n'a pas été faite à la marge et au cœur des otolithes, mais le long d'un transect reliant la marge au cœur de l'otolithe. Ainsi la totalité de l'histoire de vie des juvéniles, de leur naissance à leur capture a pu être enregistrée sous la forme de signal chimique. Une centaine d'otolithes de juvéniles ont été analysée par nourricerie en utilisant les quatre éléments les plus informatifs à savoir le Mg, Mn, Sr et Ba. Pour chaque individu les empreintes élémentaires des marges ont été extraites pour démontrer, avec succès, la variabilité spatiale des deux nourriceries. L'investigation du transect complet a été réalisée à partir d'une méthode d'analyse innovante adaptée de Morissette *et al.* (2021). Les résultats obtenus montrent une importante dynamique migratoire source-puits depuis l'estuaire vers Nord-Anticosti avec 74% des individus capturés à Nord-Anticosti originaire de l'estuaire. L'exploration des classes de tailles des individus en fonction de leur lieu de capture vient supporter les résultats de la chimie des otolithes. En effet, les individus capturés dans l'estuaire sont plus petits, entre 1 et 2 ans, et présentent un comportement majoritairement de résident tandis que les individus de Nord-Anticosti, sont en moyenne plus gros avec un âge estimé à plus de 2 ans. Cela a pu mettre en exergue que la migration des turbots juvéniles débute à une taille inférieure, environ 26 cm, à celle estimée par Ait Youcef *et al.* (2013) qui était de 31 cm. Au cours des analyses inhérentes à l'influence du sexe sur le comportement migratoire, aucun effet n'a été observé, ce qui nous permet de conclure que le comportement de migration des individus semble dépendant de la taille des individus plutôt que de leur sexe, du moins avant leur maturation sexuelle. Cette hypothèse avait été formulée en premier lieu par Albert (2003), qui avait observé qu'entre mâles et femelles, c'étaient les individus avec la croissance la plus élevée qui quittaient la nourricerie en premier, quel que soit leur sexe ; nos résultats s'inscrivent parfaitement dans ce constat.

Les résultats de ce troisième chapitre peuvent être mis en relation avec ceux du chapitre précédent, notamment sur le rôle des nourriceries dans l'EGSL. En effet, dans le deuxième chapitre, aucune empreinte élémentaire ne semble se rapporter à la nourricerie de Nord-Anticosti, et pour cause elle ne contribue pas, ou peu, au recrutement, en revanche

celle-ci semble fournir un habitat pour les flétans du Groenland de plus de 2 ans. L'écosystème du golfe du Saint-Laurent ayant subi des changements importants au cours des dernières décennies et est voué à encore évoluer sur le moyen et long termes (20-40 ans). Le réchauffement et l'appauvrissement en oxygène des eaux profondes du golfe pourraient entraîner une diminution drastique de l'habitat du flétan du Groenland, impactant ainsi directement l'abondance de l'espèce dans l'EGSL. Le scénario le plus pessimiste envisageable serait que les conditions environnementales (e.g. température et oxygène dissous) deviendraient extrêmes et forceraient le flétan du Groenland à quitter l'EGSL. Néanmoins, il pourrait trouver un habitat de repli le long des côtes du Labrador et de Terre-Neuve, mais pour les pêcheries locales, notamment pour la province de Québec, cela représenterait la perte réelle d'une espèce à forte valeur commerciale.

#### **14. ORIGINALITE ET APPROCHE HOLISTIQUE DU PROJET**

L'originalité de ce projet de doctorat réside principalement sur deux points : (1) la première application inhérente à cette espèce de ces régions de la chimie des otolithes à grande échelle, comprenant l'Atlantique Nord-ouest, l'EGSL et le Saguenay, qui concerne un total de 811 individus analysés ; et (2) l'intégration de cette application dans une démarche holistique au sein d'un programme de recherche global, comprenant des travaux de génomique, de physiologie et plus récemment d'écologie trophique. L'ensemble des résultats obtenus par ces différents projets donnent des clés de réflexion aux multiples acteurs de la préservation des ressources marines, telles que le MPO, pour ériger de nouvelles stratégies de gestions ou adapter celles déjà en place.

Communément, la chimie des otolithes est utilisée à "petite" échelle dans des milieux fermés ou semi-ouverts, tels que des rivières (Lazartigues *et al.* 2018, Morissette *et al.* 2021) ou des estuaires (Lazartigues *et al.* 2016, Avigliano *et al.* 2021) ou à moyenne échelle comme une mer (Di Franco *et al.* 2011, Wright *et al.* 2018) ou le long de côtes maritimes (Gillanders 2002, Russell *et al.* 2021). L'utilisation de la chimie des otolithes en milieu ouvert à grande échelle, tels qu'un ou plusieurs océans n'est pas commune dans la

littérature elle est souvent appliquée à des espèces très mobiles telles que le Chinchard du Chili (*Trachurus murphyi*: Ashford *et al.* 2011) ou le thon jaune (*Thunnus albacares*: Artetxe-Arrate *et al.* 2019). Dans ce projet de doctorat, la chimie des otolithes a été employée, avec succès sur un grand nombre d'individus (n= 811) pour chacune des trois échelles, grande, moyenne et petite, respectivement, l'Atlantique Nord-Ouest, l'EGSL et les nourriceries, ouvrent de nouvelles perspectives pour des applications futures (Figure 24).

Les récents travaux de génomique se corroborent parfaitement avec les observations relatives à la chimie des otolithes, ainsi l'absence de structure génétique de la population de turbots dans l'Atlantique Nord-Ouest (Ferchaud et Bernatchez université Laval : résultats non publiés) est supportée par le fait que chacune des trois sources détectées dans le chapitre 1 de cette thèse, contribue toutes aux différents stocks de cette zone. Le chapitre 2 met en exergue l'importance de l'estuaire en tant que principale nourricerie de l'EGSL. Cependant, nos résultats indiquent une source secondaire, autre qu'Anticosti Nord, celle-ci fait écho aux travaux de Carrier *et al.* (2020) qui stipule la présence d'une contribution externe à l'EGSL. Enfin, dans le troisième chapitre de ce projet de doctorat, nos résultats confortent l'estuaire en tant que principale nourricerie de l'EGSL (Ait Youcef *et al.* 2013), mais réfutent l'hypothèse qu'Anticosti Nord puisse être la nourricerie secondaire, car cette zone contribue trop peu au recrutement (Figure 24).

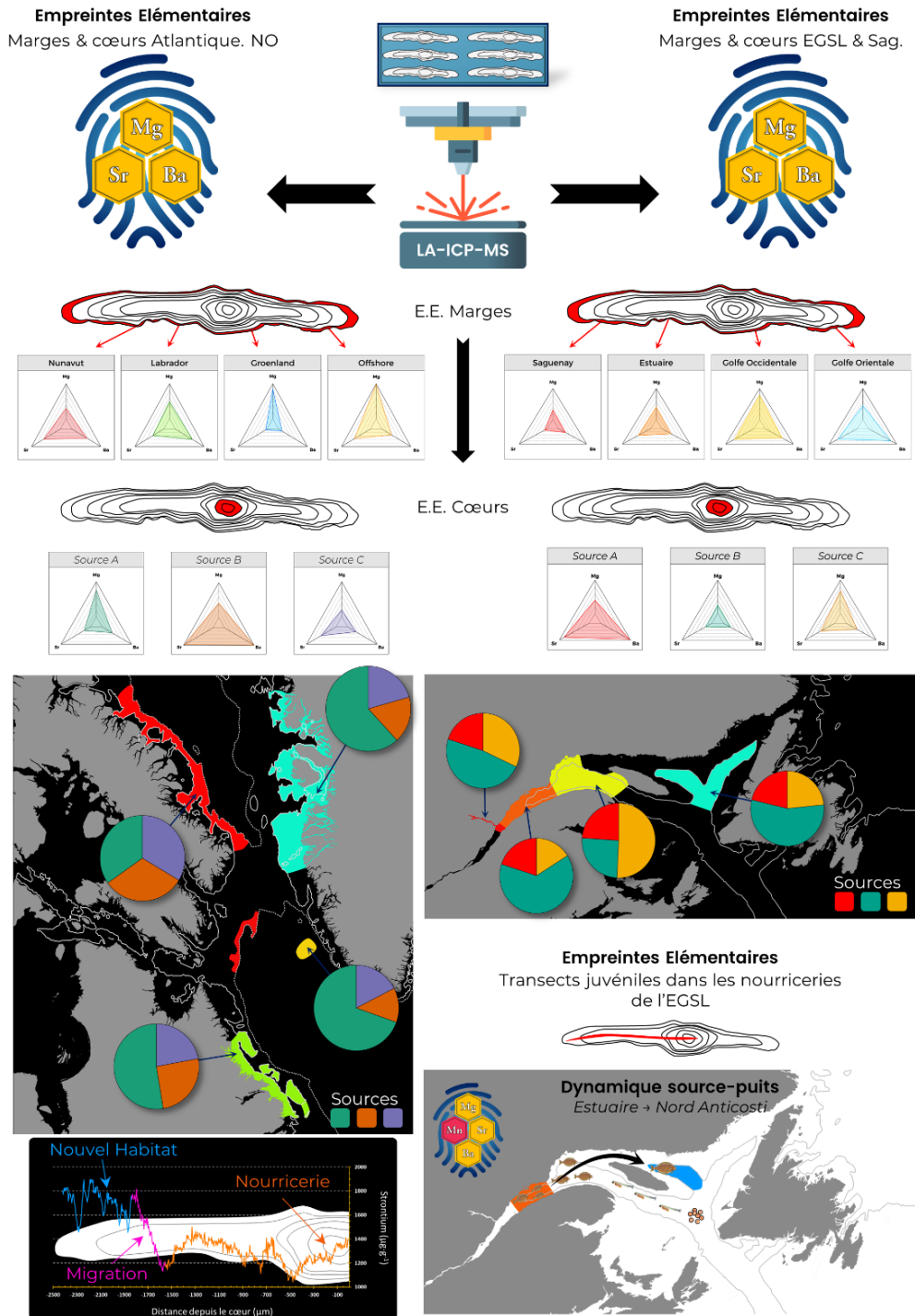


Figure 24 : Schéma conceptuel de l'utilisation des empreintes élémentaires, par la chimie des otolithes, pour déduire la connectivité et les mouvements migratoires des populations de flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest.

Mises en commun, l'ensemble des connaissances accumulées sur le flétan du Groenland contribuent grandement à répondre à de nombreux questionnements à son sujet et permettent d'instaurer une discussion à long et moyen termes impliquant les pêcheurs, les chercheurs et les gestionnaires, cet échange relatif concerne les zones de gestions et la dynamique de population au sein de l'espèce, en fonction de considérations scientifiques, sociales et politiques.

## **15. LIMITATION ET DIFFICULTES RENCONTREES**

Un échantillonnage aussi étendu implique inéluctablement une logistique importante et contraignante, tant au niveau des navires à affréter que des équipes scientifiques à former et envoyer sur le terrain. De plus, l'échantillonnage doit être profitable au plus grand nombre de projets (génomique, chimie des otolithes, physiologie...etc) et d'espèces possible compte tenu de l'investissement en temps et en argent qu'elles nécessitent. De ce fait la stratégie d'échantillonnage mise en place lors de ces missions, ne sont pas toujours parfaitement ajustés à l'ensemble des projets qu'elle doit traiter.

Pour notre projet de doctorat, quatre missions d'échantillonnage différentes ont été nécessaires pour couvrir l'ensemble de la zone d'étude : le Saguenay, l'EGSL, la côte Est du Canada (Nunavut et Labrador) et la côte Ouest du Groenland. Mise bout à bout, la distance parcourue lors de ces missions est estimée à ~7100 km. Si les trois quarts de ces missions, Saguenay, EGSL et Canada Est, ont pu être effectués simultanément durant les périodes estivale et automnale de l'année 2016, la mission le long du Groenland a été réalisée en 2014 (juin - septembre). Cette différence d'année d'échantillonnage le long des deux côtes aurait pu entraîner un biais dans nos analyses dû à la potentielle variation temporelle entre les empreintes élémentaires du Canada (2016) et du Groenland (2014). L'idéal aurait été de disposer d'une suite chronologique d'échantillons de 2014, 2015 et 2016 pour quantifier cette variation temporelle et déterminer son impact au sein des empreintes élémentaires, mais pour des raisons évidentes de logistique, il n'est pas facile

d'échantillonner l'Atlantique Nord-Ouest régulièrement compte tenu du coût que cela implique et des conditions difficiles notamment matérielles et météorologiques

L'alternative aurait été de comparer les empreintes élémentaires des différentes cohortes, en estimant l'âge de nos individus au sein de notre échantillonnage, pour évaluer la variation interannuelle. Cependant le flétan du Groenland fait partie de ces espèces de poissons dont il est difficile de faire des lectures d'âges fiables via les coupes d'otolithes par la méthode traditionnelle du comptage des anneaux de croissance annuelle. Les méthodes pour déterminer l'âge des turbots sont toujours en développement ou en perfectionnement et font l'objet de travaux d'études bien spécifiques, qui ne sont pas réalisables en parallèle d'un autre projet tel que la chimie des otolithes (Dwyer *et al.* 2016, Brogan *et al.* 2021). Ainsi, l'âge des individus du chapitre 1 n'a pas pu être déterminé pour étudier les potentielles variations interannuelles des empreintes élémentaires évoquées précédemment.

Cependant, l'échelle à laquelle notre échantillonnage a été réalisé (Nunavut, Labrador et Groenland), les analyses des concentrations des éléments chimiques (Mg, Sr et Ba) et de leurs causes de variations (Hüssy *et al.* 2020) ainsi que la littérature spécialisée, supportent le fait que les différences observées en concentration d'éléments chimiques entre les empreintes élémentaires semblent principalement dues à aux variations spatiales ; tel que discuté dans le chapitre 1. De surcroît, ce potentiel biais aurait affecté seulement la première partie des analyses qui consistait à démontrer la variabilité spatiale des empreintes élémentaires, mais n'aurait que peu ou pas d'impact sur les résultats obtenus par l'analyse des cœurs et la détermination du nombre de sources et de leur contribution, réalisées par la méthode du “*random forest unsupervised*”. Cette problématique de variation temporelle est inhérente seulement au chapitre 1 qui par son échantillonnage très étendu nécessite 2 années différentes pour en assurer la couverture. Les adultes du chapitre 2 et les juvéniles du chapitre 3 ont été échantillonnés durant la même période, soit l'été 2016, éliminant donc ce biais interannuel potentiel.

## 16. PERSPECTIVES DE RECHERCHE

L'accomplissement de ce projet de doctorat permet de répondre à un bon nombre d'interrogations à propos du flétan du Groenland, mais en sciences pour chaque réponse apportée, deux nouvelles questions apparaissent, qui de fait, ouvrent la voie à de nouveaux projets de recherches. Avec le recul, certains aspects de la méthodologie pourraient faire l'objet d'améliorations ou de perfectionnements, ce qui permettrait de répondre à certaines nouvelles interrogations. Ci-dessous, sont précisées quelques pistes de recherches faisant suite à mon projet de doctorat.

La région de l'Atlantique Nord-Ouest est spatialement la plus vaste de notre échantillonnage, mais elle est aussi celle dont la majorité des nourriceries sont inconnues à l'exception de celle localisée dans la baie de Disko au Groenland – Hellefiske Bank (Stenberg *et al.* 2016). Or, pour réassigner des individus à leurs sources, comme prévu initialement dans ce projet, il faut en prérequis connaître l'emplacement de l'ensemble des sources potentielles à un stock pour y échantillonner des juvéniles afin d'obtenir les empreintes élémentaires des nourriceries. Les profondeurs d'échantillonnage étant très hétéroclites, Nunavut ~1000 m, Labrador ~320 m, Groenland ~120 m et Offshore ~2700 m, les empreintes élémentaires obtenues via les marges correspondent à des habitats juvéniles (Labrador et Groenland) et adultes (Nunavut et Offshore) potentiellement différents. De ce fait, les objectifs et analyses statistiques de ce projet de doctorat ont été adaptés aux données pour en extraire le plus d'informations possible tout en limitant au maximum les biais.

Cependant, dans le cadre d'une nouvelle campagne d'échantillonnage il serait intéressant d'effectuer un double échantillonnage de chaque secteur. Le premier se ferait le long du trait de côte en échantillonnant au plus près des différents fjords, baies et estuaires à une profondeur inférieure à 250 m pour cibler les individus juvéniles (~20 – 30 cm) à l'intérieur de leur nourricerie. Sur le chemin du retour, un second échantillonnage pourrait être effectué plus au large, à des profondeurs supérieures (500 – 1000 m) pour capturer des

individus adultes ou subadultes qui ont sans doute migré en profondeur dans leurs nouveaux habitats. De cette manière il serait possible d'obtenir les empreintes élémentaires des nourriceries via les marges des juvéniles, mais aussi l'empreinte de l'habitat des adultes et de les comparer entre elles. Les empreintes élémentaires des cœurs des adultes feraient toujours l'objet d'investigations au sujet du nombre de sources et leurs contributions telles que réalisées dans les chapitres 1 et 2, mais de surcroît s'ajouterait une nouvelle analyse qui viendrait compléter l'étude, en réassignant les empreintes des cœurs des adultes aux marges des individus juvéniles pour déterminer les nourriceries d'origines de chaque individu en utilisant une méthode de reclassification telle que le maximum de vraisemblance (Millar 1990). Ainsi, les sources A, B et C identifiées dans le chapitre 1, pourraient être localisées avec certitude.

En substance, disposer de l'ensemble des empreintes élémentaires des nourriceries de l'Atlantique Nord-ouest, notamment celle du Labrador pourrait nous permettre d'affiner nos analyses en confirmant, ou infirmant, que la Source A, du chapitre 2, détectée dans les empreintes élémentaires (cœurs) de l'EGSL correspond bien à la contribution extérieure au Golfe telle que suggérée par Carrier *et al.* (2020). La présence de juvénile (~20 cm) lors de l'échantillonnage du Labrador en 2016, supporte l'idée de la présence d'une nourricerie dans le secteur et indique un point d'intérêt d'où pourraient s'initier de nouvelles recherches. S'il existe bel et bien une nourricerie le long de cette côte, il sera possible d'étudier la dynamique source – puits entre les individus du Labrador et ceux de l'EGSL et de quantifier ces échanges.

L'ultime étape du projet pourrait être d'examiner la connectivité du flétan du Groenland à l'échelle de l'Atlantique Nord dans sa totalité (Ouest et Est). Il existe de nombreux travaux réalisés dans l'Atlantique Est, que ce soit sur les nourriceries (Gundersen *et al.* 2013, Albert & Vollen 2015) ou sur la connectivité (Albert 2003). Le flétan du Groenland ayant la capacité de passer de l'Ouest à l'Est (Boje 2002) il serait intéressant de quantifier ces échanges pour déterminer le degré de connectivité entre les populations Ouest et Est Atlantique. Les contraintes et les difficultés logistiques pour effectuer un



échantillonnage en simultané dans l'entièreté de l'Atlantique Nord s'en retrouvent majorées et sont potentiellement rédhibitoires à la mise en place d'un tel projet. Cependant, en échantillonnant "seulement" le Groenland, de la baie de Disko (71°31' N – 57°7' O) à Traill Øer (70°32' N – 20°53'O), soit environ un trajet de ~3500 km (**Figure 25**), il serait possible de suivre les mouvements migratoires des individus qui sont passés de l'Est à l'Ouest et inversement.



Figure 25 : Carte représentant le tracé possible d'une future mission d'échantillonnage de turbot le long de la côte Est et Ouest du Groenland.

Un dernier objectif qui pourrait faire l'objet d'une mise en place à court terme serait l'évaluation de la variation temporelle de la concentration chimique des otolithes dans l'EGSL. Le MPO procède à des relevés annuels, à la période estivale, dans le cadre de l'évaluation des stocks dans le Saint-Laurent. Il serait aisé de récupérer des otolithes sur des individus à des points clés tels que dans l'estuaire, le Nord-Ouest du golfe, l'île d'Anticosti et Esquiman durant les missions 2022, 2023 et 2024 pour évaluer les variations

interannuelles à court terme des empreintes élémentaires, mais également à long terme en effectuant ce suivi de manière régulière ou bien en comparant avec une nouvelle série temporelle par exemple 2032, 2033 et 2034. Il est même possible d'intégrer les otolithes de la présente étude (2016), mais également ceux de 2017 stockés à l'UQAC. Si des variations sont observées, il serait intéressant de les mettre en relation avec les changements environnementaux et physico-chimiques (température, salinité, hypoxie) affectant le Saint-Laurent actuellement, et voir comment ces facteurs peuvent influencer la chimie de l'otolithe.

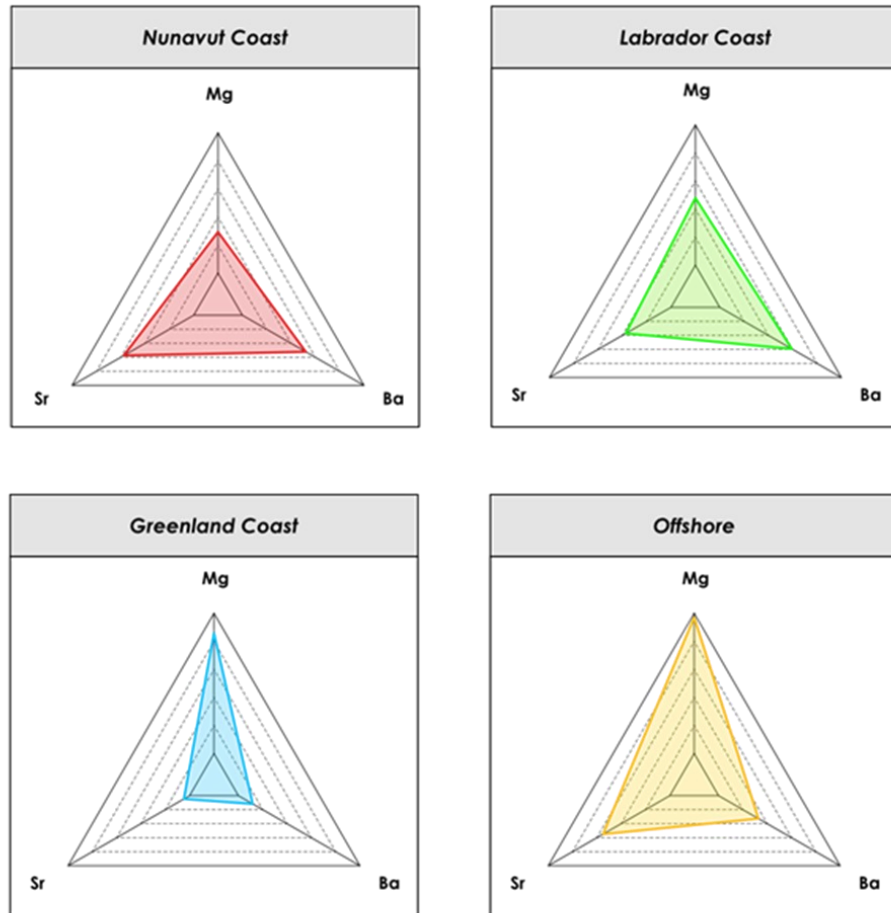
## **17. CONCLUSION**

La réalisation de ce projet de doctorat apporte de nouvelles connaissances sur la connectivité du flétan du Groenland, espèce à forte valeur commerciale, dans l'atlantique Nord-Ouest et l'EGSL. Nos résultats obtenus via la chimie des otolithes, indiquent une forte connectivité entre le Canada et le Groenland, soutenue par trois nourriceries, dont une principale localisée au niveau de la baie de Disko et Hellefiske Bank. Ces résultats vont dans le sens des travaux de génomique, passés et actuels, qui démontrent une absence de structure de population dans l'Atlantique Nord-Ouest. Nos résultats obtenus sur la population de l'EGSL supportent que l'estuaire soit bien la nourricerie principale du Golfe, mais une partie du recrutement pourrait être d'origine externe telle que le suggère une récente étude de génomique. Enfin, les travaux réalisés sur les transects des juvéniles capturés dans les nourriceries de l'EGSL nous renseignent sur une forte dynamique source-puits entre l'estuaire et l'île d'Anticosti, ainsi que sur la taille à laquelle les juvéniles commence à migrer.

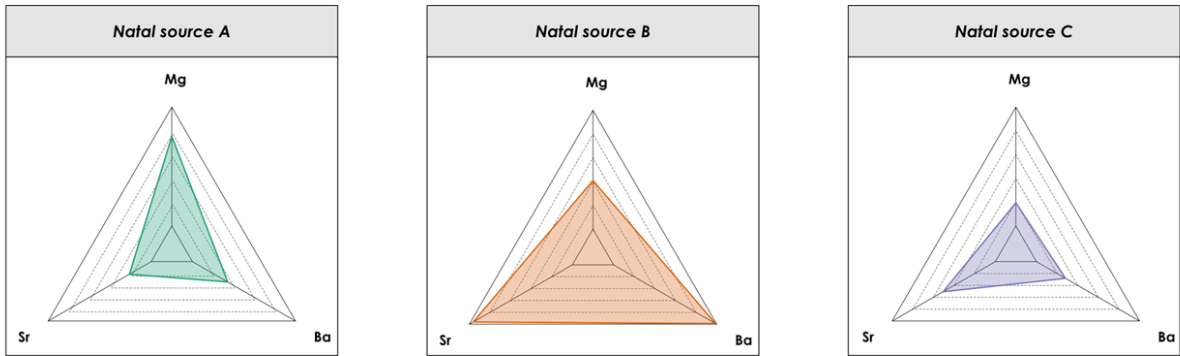
En outre, la chimie des otolithes est un des quatre volets du projet global "flétan" qui regroupe également 2 études de génomique et un projet de physiologie, qui dans une approche holistique, fournissent une vue d'ensemble sur la condition du flétan du Groenland dans l'Atlantique Nord-Ouest et l'EGSL, ainsi que des perspectives sur le court, moyen et long terme. Spécifiquement nos travaux mettent en exergue la capacité

impressionnante des populations du flétan du Groenland à rester connectées malgré les grandes distances et les barrières géographiques (Atlantique versus EGSL). Le devenir des stocks de flétans et de l'activité de pêche associée semble plus incertain dans l'EGSL que dans l'Atlantique Nord-Ouest. En effet l'EGSL est un milieu hautement variable où les changements environnementaux se font déjà ressentir négativement sur plusieurs espèces, dont le turbot. Il est important d'avoir à disposition des outils fiables pour suivre les mouvements et les dynamiques des populations de flétan du Groenland, notamment dans l'EGSL, pour anticiper les mouvements ou changements populationnels qui pourraient être occasionnés par des modifications trop sévères de l'habitat optimal du turbot. L'ensemble des connaissances acquises pourra être intégré aux plans de gestion de l'espèce et de préservation de son habitat par les gestionnaires et scientifiques, mais aussi renseigner les professionnels de la pêche quant à la structure globale des populations de flétan du Groenland notamment.

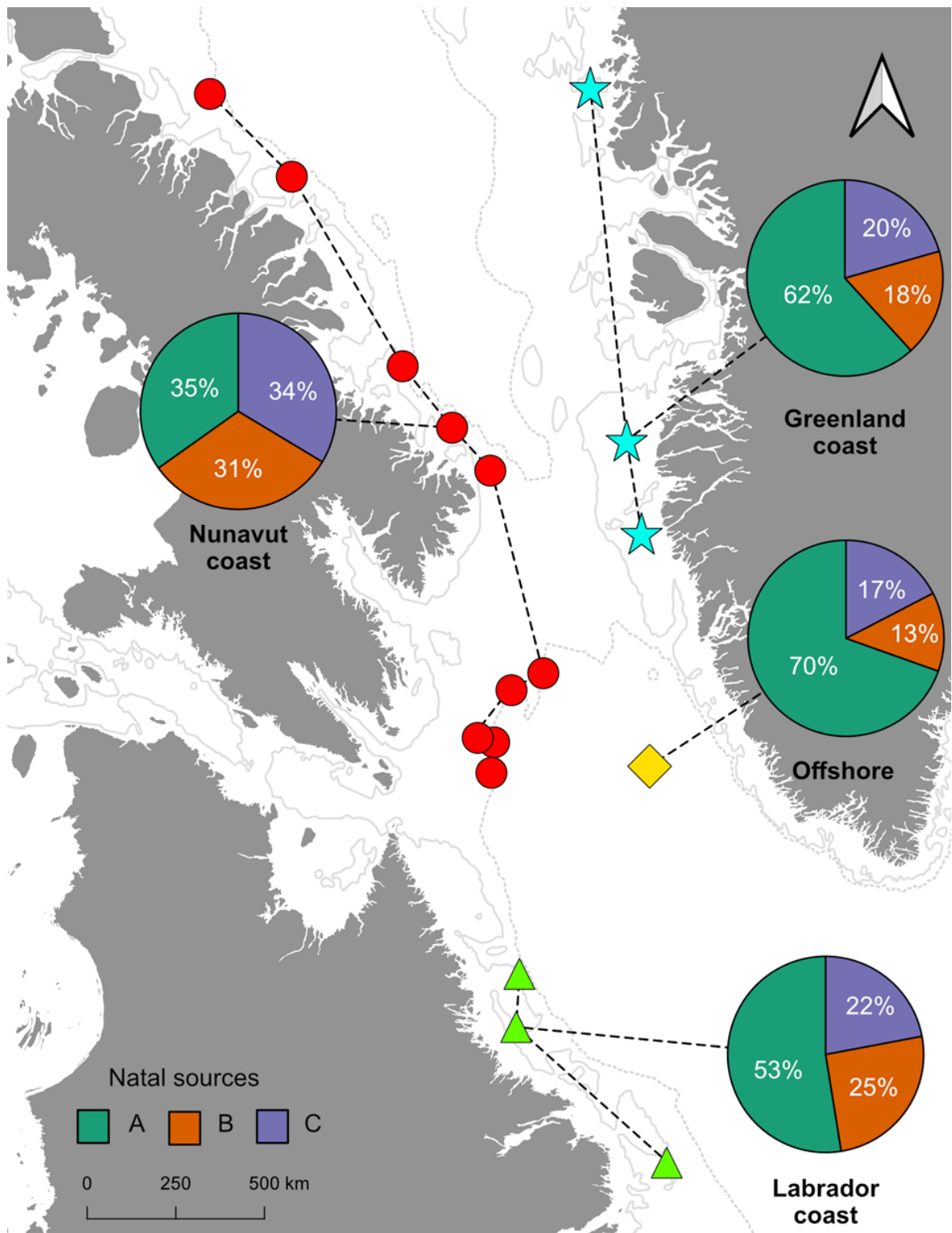
## ANNEXES



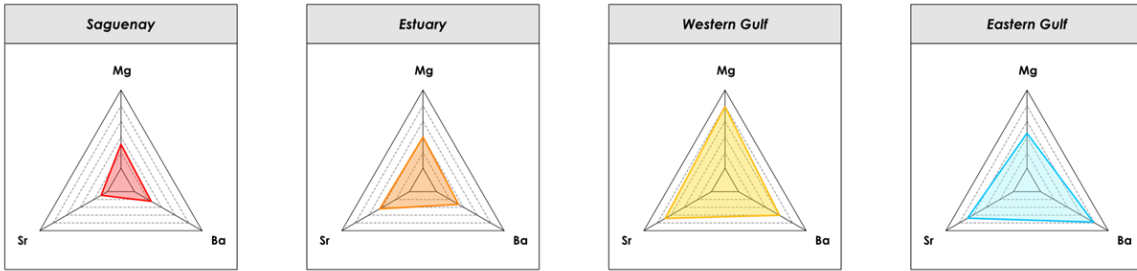
Annexe I: Elemental fingerprints of each four sectors represented as radar charts of scaled values



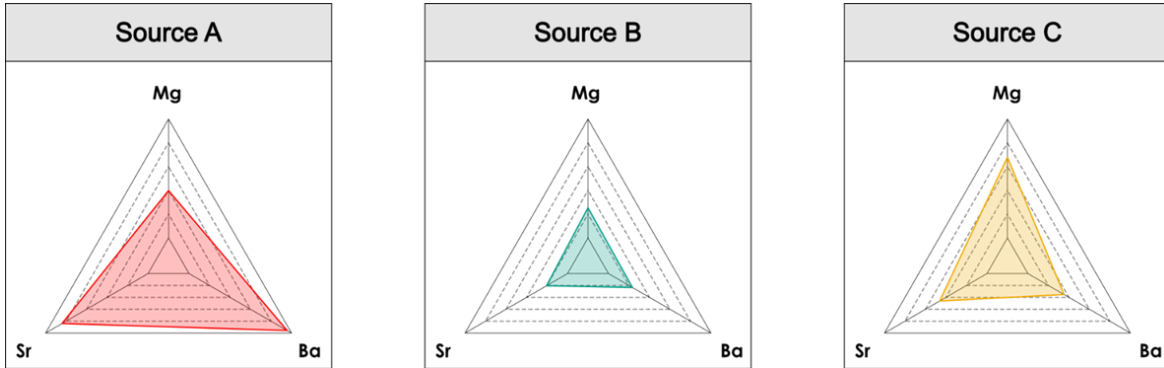
Annexe II: Elemental fingerprints of three cluster natal sources represented as radar charts of scaled values



Annexe III: Contribution (%) of natal sources to sectors, represented as pie charts



Annexe IV : Elemental fingerprints of the four sectors represented as radar charts on scaled values



Annexe V : Elemental fingerprints of three juvenile sources represented as radar charts on scaled values





## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Able KW (2005) A re-examination of fish estuarine dependence: evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. *Estuarine, coastal and shelf science* 64:5-17
- Adams LA (1940) Some characteristic otoliths of American *Ostariophysi*. *Journal of Morphology* 66:497-527
- Ådlandsvik B, Gundersen AC, Nedreaas KH, Stene A, Albert OT (2004) Modelling the advection and diffusion of eggs and larvae of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the north-east Arctic. *Fisheries Oceanography* 13:403-415
- Ait Youcef W, Lambert Y, Audet C (2013) Spatial distribution of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in relation to abundance and hypoxia in the estuary and Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Oceanography* 22:41-60
- Ait Youcef W, Lambert Y, Audet C (2015) Variations in length and growth of Greenland Halibut juveniles in relation to environmental conditions. *Fisheries Research* 167:38-47
- Aksenov Y, Bacon S, Coward AC, Holliday NP (2010) Polar outflow from the Arctic Ocean: A high resolution model study. *Journal of Marine Systems* 83:14-37
- Albert OT, Nilssen EM, Nedreaas KH, Gundersen AC (1997) Recent variations in recruitment of Northeast Atlantic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in relation to physical factors. ICES Concil Meeting 1997/EE 6:22
- Albert OT, Boje J, Bowering W, Brodie W, Gundersen A, Hjörleifsson E (2002) Greenland Halibut Biology and Population Dynamics: State of the Art and Identification of Research Needs: Based on a Nordic Workshop, Vol. TemaNord 2002:534, Greenland Institute of Natural Resources. Nuuk, Greenland.

- Albert OT (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 OT, Vollen T (2015) A major nursery area around the Svalbard archipelago provides recruits for the stocks in both Greenland halibut management areas in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 72:872-879
- Albert OT (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
- Albertsen CM, Hüseyin K, Serre SH, Hansen JH, Thomsen TB (2021) Estimating migration patterns of fish from otolith chemical composition time-series. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 78:1512–1523
- Alton MS, Bakkala RG, Walters GE, Munro PT (1988) Greenland turbot *Reinhardtius hippoglossoides* of the eastern Bering Sea and Aleutian Islands region. US Department of Commerce, NOAA Technical report NMFS 71:1-31
- Artetxe-Arrate I, Fraile I, Crook DA, Zudaire I, Arrizabalaga H, Greig A, Murua H (2019) Otolith microchemistry: a useful tool for investigating stock structure of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Indian Ocean. *Marine and Freshwater Research* 70:1708-1721
- Arthur J, Albert E (1993) Use of parasites for separating stocks of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Canadian Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50:2175-2181
- Ashford J, Serra R, Saavedra JC, Letelier J (2011) Otolith chemistry indicates large-scale connectivity in Chilean jack mackerel (*Trachurus murphyi*), a highly mobile species in the Southern Pacific Ocean. *Fisheries Research* 107:291-299
- Avigliano E, Carvalho B, Velasco G, Tripodi P, Vianna M, Volpedo AV (2016) Nursery areas and connectivity of the adults anadromous catfish (*Genidens barbatus*) revealed by otolith-core microchemistry in the south-western Atlantic Ocean. *Marine and Freshwater Research* 68:931-940

- Avigliano E, Alves NM, Rico MR, Ruarte CO and others (2021) Population structure and ontogenetic habitat use of *Micropogonias furnieri* in the Southwestern Atlantic Ocean inferred by otolith chemistry. *Fisheries Research* 240:105953
- Bailey KM, Nakata H, Van der Veer HW (2005) The planktonic stages of flatfishes: physical and biological interactions in transport processes. *Flatfishes: Biology and exploitation*, Blackwell Publ, Oxford 24:94-119
- Barkley AN, Fisk AT, Hedges KJ, Treble MA, Hussey NE (2018) Transient movements of a deep-water flatfish in coastal waters: Implications of inshore-offshore connectivity for fisheries management. *Journal of Applied Ecology* 55:1071-1081
- Bassi L, Tremblay R, Morissette O, Sirois P (*in review*) Connectivity of Greenland halibut in the northwestern Atlantic ocean inferred from otolith chemistry. *Marine and coastal fisheries*
- Bassi L, Tremblay R, Robert D, Louis B, Sirois P (*unpublished*) Connectivity and natal sources of Greenland halibut in the Gulf of St. Lawrence inferred from otolith chemistry.
- Bath GE, Thorrold SR, Jones CM, Campana SE, McLaren JW, Lam JW (2000) Strontium and barium uptake in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 64:1705-1714
- Beck MW, Heck KL, Able KW, Childers DL and others (2001) The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: a better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *Bioscience* 51:633-641
- Begg GA, Waldman JR (1999) An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research* 43:35-44
- Benestan LM, Rougemont Q, Senay C, Normandeau E and others (2021) Population genomics and history of speciation reveal fishery management gaps in two related redfish species (*Sebastes mentella* and *Sebastes fasciatus*). *Evolutionary Applications* 14:588-606

- Bernier B, Chabot D (2012) Évaluation de l'état du stock de flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2010 et description de son régime alimentaire. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO. Document de recherche 2012/140. viii + 85 p
- Blais M, Devine L, Lehoux C, Galbraith P, Michaud S, Plourde S, Scarratt M (2018) Chemical and biological oceanographic conditions in the estuary and gulf of St. Lawrence during 2016. Canadian Science Advisory Secretariat. Research Document 2018/035. iv + 64 pp
- Boje J, Hareide N (1993) Trial deepwater longline fishery in the Davis Strait, May–June 1992. NAFO SCR Doc 93:6
- Boje J (1994) Migrations of Greenland halibut in Northwest Atlantic based on tagging experiments in Greenland waters 1986-92. NAFO Scr Doc 94:N2383
- Boje J, Hjörleifsson E (2000) Nursery grounds for the West Nordic Greenland halibut stock-where are they. ICES Concil Meeting 2000/N 03
- Boje J (2002) Intermingling and seasonal migrations of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) populations determined from tagging studies. Fishery Bulletin 100:414-422
- Boje J, Simonsen CS (2004) Settling and factors affecting 0-group distribution of Greenland halibut, *R. hippoglossoides* (Walbaum), in West Greenland waters. ICES CM 2004/:1-15
- Boje J, Neuenfeldt S, Sparrevohn CR, Eigaard O, Behrens JW (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
- Bowering W (1982) Population dynamics of Greenland halibut in the Gulf of St. Lawrence. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 3:141-147

- Bowering W (1983) Age, growth, and sexual maturity of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum), in the Canadian Northwest Atlantic. Fish Bull US 81:599-611
- Bowering W (1984) Migrations of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides*, in the Northwest Atlantic from tagging in the Labrador-Newfoundland region. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 5:85-91
- Bowering W, Chumakov A (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, Brodie W (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, Lilly G (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, Brodie W (1995) Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). A review of the dynamics of its distribution and fisheries off eastern Canada and Greenland. Deep-water fisheries of the north Atlantic oceanic slope Edited by AG Hopper Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands:113-160
- Bowering WR, Nedreaas KH (2000) A comparison of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum)) fisheries and distribution in the Northwest and Northeast Atlantic. Sarsia 85:61-76
- Breiman L (2001) Random forests. Machine Learning 45:5-32
- Brock G, Pihur V, Datta S, Datta S (2008) clValid: An R package for cluster validation. Journal of Statistical Software 25:1-22

- Brogan JD, Kastle CR, Helser TE, Anderl DM (2021) Bomb-produced radiocarbon age validation of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) suggests a new maximum longevity. *Fisheries Research* 241:106000
- CAFF (2017) State of the Arctic Marine Biodiversity Report, Vol. Program for the Conservation of Arctic Flora and Fauna, Secretariat: Akureyri, Iceland
- Campana S, Chouinard G, Hanson J, Frechet A, Bratney J (2000) Otolith elemental fingerprints as biological tracers of fish stocks. *Fisheries Research* 46:343-357
- Campana SE, Neilson JD (1985) Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42:1014-1032
- Campana SE, Fowler AJ, Jones CM (1994) Otolith elemental fingerprinting for stock identification of Atlantic cod (*Gadus morhua*) using laser ablation ICPMS. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51:1942-1950
- Campana SE, Gagné JA, McLaren JW (1995) Elemental fingerprinting of fish otoliths using ID-ICPMS. *Marine Ecology Progress Series* 122:115-120
- Campana SE (1999) Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series* 188:263-297
- Campana SE, Thorrold SR (2001) Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:30-38
- Campana SE (2004) Otolith elemental composition as a natural marker of fish stocks. In: Cadrin SX, Friedland, K.D., Waldman, J.R. (ed) *Stock Identification Methods. Applications in Fishery Science*. Academic Press, New York., p 227-245
- Campana SE, Valentin A, Sévigny J-M, Power D (2007) Tracking seasonal migrations of redfish (*Sebastes* spp.) in and around the Gulf of St. Lawrence using otolith elemental fingerprints. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64:6-18

- Carrier E, Ferchaud AL, Normandeau E, Sirois P, 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* 13:2155-2167
- Cayuela H, Rougemont Q, Laporte M, Mérot C and others (2019) Standing genetic variation and chromosomal rearrangements facilitate local adaptation in a marine fish. *BioRxiv*:782201
- Chen L, Liu Y, Hu Z, Gao S, Zong K, Chen H (2011) Accurate determinations of fifty-four major and trace elements in carbonate by LA-ICP-MS using normalization strategy of bulk components as 100%. *Chemical Geology* 284:283-295
- Chiperzak D, Saurette F, Raddi P (1995) First record of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Beaufort sea (Arctic Ocean). *Arctic*:368-371
- Cook GS, Parnell PE, Levin LA (2014) Population connectivity shifts at high frequency within an open-coast marine protected area network. *PLoS One* 9:e103654
- Cooper DW, Maslenikov KR, Gunderson DR (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
- Courrat A, Lobry J, Nicolas D, Laffargue P and others (2009) Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81:179-190
- Coutant CC, Chen C (1993) Strontium microstructure in scales of freshwater and estuarine striped bass (*Morone saxatilis*) detected by laser ablation mass spectrometry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50:1318-1323
- Cowen RK, Gawarkiewicz G, Pineda J, Thorrold SR, Werner FE (2007) Population connectivity in marine systems an overview. *Oceanography* 20:14-21
- Cuny J, Rhines PB, Kwok R (2005) Davis Strait volume, freshwater and heat fluxes. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 52:519-542



- Cushing D (1968) A study in population dynamics. Wisconsin: The University of Wisconsin Press:1-200
- Dawe E, Bowering W, Joy J (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
- De Groot S (1970) Some notes on an ambivalent behaviour of the Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* (Walb.) Pisces: Pleuronectiformes. *Journal of Fish Biology* 2:275-279
- de Pontual H, Lagardère F, Amara R, Bohn M, Ogor A (2003) Influence of ontogenetic and environmental changes in the otolith microchemistry of juvenile sole (*Solea solea*). *Journal of Sea Research* 50:199-211
- Degens ET, Deuser WG, Haedrich RL (1969) Molecular structure and composition of fish otoliths. *Marine Biology* 2:105-113
- Delaney A, Jacobsen RB, Hendriksen K (2012) Greenland Halibut in Upernavik: a preliminary study of the importance of the stock for the fishing populace. Aalborg: Innovative Fisheries Management, Aalborg University
- DFO (2006) Plan de gestion des pêches Flétan du Groenland Sous-zone 0 de l'OPANO. 2006-2008, Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO. Avis scientifique 2006/023
- DFO (2018) Assessment of Greenland halibut in the Gulf of St. Lawrence (4RST) in 2016, DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep. 2019/049
- DFO (2019) Assessment of the Gulf of St. Lawrence (4RST) Greenland Halibut stock in 2018, DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep. 2019/023
- Di Franco A, De Benedetto G, De Rinaldis G, Raventós N, Sahyoun R, Guidetti P (2011) Large scale-variability in otolith microstructure and microchemistry: the case study of *Diplodus sargus sargus* (Pisces: Sparidae) in the Mediterranean Sea. *Italian Journal of Zoology* 78:182-192

- Domínguez-Petit R, Ouellet P, Lambert Y (2013) Reproductive strategy, egg characteristics and embryonic development of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). ICES Journal of Marine Science 70:342-351
- Dupont-Prinet A, Vagner M, Chabot D, Audet C (2013) Impact of hypoxia on the metabolism of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 70:461-469
- Dwyer K, Buren A, Koen-Alonso M (2010) Greenland halibut diet in the Northwest Atlantic from 1978 to 2003 as an indicator of ecosystem change. Journal of Sea Research 64:436-445
- Dwyer K, Treble M, Campana S (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 PH, Treble M (2007) A bibliography on Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (aka Greenland turbot) 1936-2005, Vol. Central and Arctic Region, Fisheries and Ocean Canada, Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci., 2683 (2007)
- Edwards C, Hillary R, Levontin P, Blanchard J, Lorenzen K (2012) Fisheries assessment and management: A synthesis of common approaches with special reference to deepwater and data-poor stocks. Reviews in Fisheries Science 20:136-153
- Elsdon TS, Wells BK, Campana SE, Gillanders BM and others (2008) Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: hypotheses, assumptions, limitations and inferences. In: Oceanography and Marine Biology. CRC Press, p 303-336
- Fairbairn DJ (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
- Fairclough DV, Edmonds JS, Lenanton RC, Jackson G, Keay IS, Crisafulli BM, Newman SJ (2011) Rapid and cost-effective assessment of connectivity among assemblages

of *Choerodon rubescens* (Labridae), using laser ablation ICP-MS of sagittal otoliths. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 403:46-53

FAO (2020) La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2020, Vol, Rome (2020)

Fedorov KY (1971) Zoogeographic characteristics of the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum)). *Journal of Ichthyology* 11:971-976

Fisk AT, Tittlemier SA, Pranschke JL, Norstrom RJ (2002) Using anthropogenic contaminants and stable isotopes to assess the feeding ecology of Greenland sharks. *Ecology* 83:2162-2172

Galbraith P, Chassé J, Caverhill C, Nicot P and others (2017) Physical Oceanographic Conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2016. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2017/044. v + 91 p

Galbraith P, Chassé J, Caverhill C, Nicot P, Gilbert D, Lefaiivre D, 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

Gareth J, Daniela W, Trevor H, Robert T (2013) An introduction to statistical learning: with applications in R, Vol. Springer, Applied Mechanics and Materials, 575 (2014), pp. 493-496

Gauthier J, Marquis M, Bourdages H, Ouellette-Plante J, Nozères C (2020) Gulf of St. Lawrence (4RST) Greenland Halibut Stock Status in 2018: Commercial Fishery and Research Survey Data, Vol. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2020/016. v + 127 p

Ghinter L, Lambert Y, Audet C (2019) Influence of sex on growth of juvenile Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Research* 219:105332

Ghinter L, Lambert Y, Audet C (2021) Juvenile Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) growth in the context of rising temperature in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Research* 233:105766

- Gibb FM, Régnier T, Donald K, Wright PJ (2017) Connectivity in the early life history of sandeel inferred from otolith microchemistry. *Journal of Sea Research* 119:8-16
- Gibson RN, Nash RD, Geffen AJ, Van der Veer HW (2014) *Flatfishes: biology and exploitation*, Vol. John Wiley & Sons, Blackwell Science, Oxford
- Gillanders BM (2002) Connectivity between juvenile and adult fish populations: do adults remain near their recruitment estuaries? *Marine Ecology Progress Series* 240:215-223
- Gillanders BM, Able KW, Brown JA, Eggleston DB, Sheridan PF (2003) Evidence of connectivity between juvenile and adult habitats for mobile marine fauna: an important component of nurseries. *Marine Ecology Progress Series* 247:281-295
- Gillanders BM (2009) Tools for studying biological marine ecosystem interactions—natural and artificial tags. In: *Ecological connectivity among tropical coastal ecosystems*. Springer, Dordrecht, 2009, p 457-492
- Giraldo C, Stasko A, Walkusz W, Majewski A and others (2018) Feeding of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Canadian Beaufort Sea. *Journal of Marine Systems* 183:32-41
- Godø OR, 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
- Gough J (2015) Histoire de la pêche commerciale, Dans l'Encyclopédie Canadienne
- Grammer GL, Morrongiello JR, Izzo C, Hawthorne PJ, Middleton JF, Gillanders BM (2017) Coupling biogeochemical tracers with fish growth reveals physiological and environmental controls on otolith chemistry. *Ecological Monographs* 87:487-507
- Gregg JL, Anderl DM, Kimura DK (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

- Gundersen A, Stenberg C, Fossen I, Lyberth B, Jørgensen OA, Boje J (2007) Sexual maturity cycle and spawning of Greenland halibut, *R. hippoglossoides* Walbaum, in the Davis Strait PICES/ICES/NAFO Symposium on Reproductive and Recruitment Processes in Exploited Marine Fish Stocks
- Gundersen A, Stenberg C, Fossen I, Lyberth B, Boje J, Jørgensen OA (2010) Sexual maturity cycle and spawning of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in the Davis Strait. *Journal of fish biology* 77:211-226
- Gundersen A, Kennedy J, Woll A, Fossen I, Boje J (2013) Identifying potential Greenland halibut spawning areas and nursery grounds off East and South-western Greenland and its management implications. *Journal of sea research* 75:110-117
- Gundersen AC, Rønneberg JE, Boje J (2001) Fecundity of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* walbaum) in East Greenland waters. *Fisheries Research* 51:229-236
- Halkidi M, Batistakis Y, Vazirgiannis M (2001) On clustering validation techniques. *Journal of Intelligent Information Systems* 17:107-145
- Hamer PA, Jenkins GP, Coutin P (2006) Barium variation in *Pagrus auratus* (Sparidae) otoliths: a potential indicator of migration between an embayment and ocean waters in south-eastern Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68:686-702
- Han G, Loder JW, Smith PC (1999) Seasonal-mean hydrography and circulation in the Gulf of St. Lawrence and on the eastern Scotian and southern Newfoundland shelves. *Journal of Physical Oceanography* 29:1279-1301
- Healey B, Mahé J, Morgan M (2010) An assessment of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in NAFO Subarea 2 and Divisions 3KLMNO. NAFO SCR Document 1:108
- Hellberg ME, Burton RS, Neigel JE, Palumbi SR (2002) Genetic assessment of connectivity among marine populations. *Bulletin of marine science* 70:273-290
- Hilborn R, Walters CJ (2013) Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty, Vol. Springer Science & Business Media

- Høie H, Folkvord A, Mosegaard H, Li L, Clausen LW, Norberg B, Geffen A (2008) Restricted fish feeding reduces cod otolith opacity. *Journal of Applied Ichthyology* 24:138-143
- Høines ÅS, Gundersen AC (2008) Rebuilding the stock of Northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 41:107-117
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50:346-363
- Hüssy K, Mosegaard H, Jessen F (2004) Effect of age and temperature on amino acid composition and the content of different protein types of juvenile atlantic cod (*Gadus morhua*) otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61:1012-1020
- Hüssy K, Nielsen B, Mosegaard H, Clausen LW (2009) Using data storage tags to link otolith macro-structure in Baltic cod *Gadus morhua* with environmental conditions. *Marine Ecology Progress Series* 378:161-170
- Hüssy K, Gröger J, Heidemann F, Hinrichsen H-H, Marohn L (2016) Slave to the rhythm: seasonal signals in otolith microchemistry reveal age of eastern Baltic cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science* 73:1019-1032
- Hüssy K, Limburg KE, de Pontual H, Thomas OR and others (2020) Trace element patterns in otoliths: the role of biomineralization. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*:1-33
- Hüssy K, Albertsen CM, Hemmer-Hansen J, Vinther M, Serre SH, Thomsen TB, Eero M (2022) Where do you come from, where do you go: Early life stage drift and migrations of cod inferred from otolith microchemistry and genetic population assignment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 79:300-313
- Hutchings JA (2000) Collapse and recovery of marine fishes. *Nature* 406:882-885
- Jensen AS (1935) The Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*), its development and migrations. *K Dan Vidensk Selsk Skr* 9:1-32

- Jónsdóttir IG, Campana S, Marteinsdóttir G (2006) Stock structure of Icelandic cod *Gadus morhua* L. based on otolith chemistry. *Journal of Fish Biology* 69:136-150
- Jørgensen OA (1997a) Movement patterns of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum), at West Greenland, as inferred from trawl survey distribution and size data. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 21:23-37
- Jørgensen OA (1997b) Pelagic occurrence of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum), in west Greenland waters. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 21:39-50
- Jørgensen OA (2013) Distribution of small Greenland halibut in Baffin Bay. Technical report no 90 Greenland Institute of Natural Resources
- Jørgensen OA, Arboe NH (2013) Distribution of the commercial fishery for Greenland halibut and Northern shrimp in Baffin Bay. Technical Report No 91 Greenland Institute of Natural Resources, Pinngortitaleriffik, Greenland
- Junquera S, Román E, Paz X, 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
- Kalish J (1990) Use of otolith microchemistry to distinguish the progeny of sympatric anadromous and nonanadromous salmonids. *Fishery Bulletin United States* 88:657-666
- Kapel FO (2000) Feeding habits of harp and hooded seals in Greenland waters. *NAMMCO Sci Publ* 2:50-64
- Kaufman L, Rousseeuw PJ (2009) Finding groups in data: an introduction to cluster analysis, Vol 344. John Wiley & Sons
- Kenchington EL, Nakashima BS, Taggart CT, Hamilton LC (2015) Genetic structure of capelin (*Mallotus villosus*) in the Northwest Atlantic Ocean. *PloS One* 10:e0122315

- Kerr LA, Secor DH (2012) Partial migration across populations of white perch (*Morone americana*): a flexible life history strategy in a variable estuarine environment. *Estuaries and Coasts* 35:227-236
- Kerr LA, Campana SE (2014) Chemical composition of fish hard parts as a natural marker of fish stocks. In: *Stock identification methods* 2nd ed. Elsevier, San Diego: Academic Press., p 205-234
- Khan R, Dawe M, Bowering R, Misra R (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
- Knutsen H, Jorde PE, Albert OT, Hoelzel AR, Stenseth NC (2007) Population genetic structure in the North Atlantic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*): influenced by oceanic current systems? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64:857-866
- Kraus RT, Secor DH (2004) Incorporation of strontium into otoliths of an estuarine fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 302:85-106
- Laidre K, Heide-Jørgensen M, Jørgensen OA, Treble M (2004) Deep-ocean predation by a high Arctic cetacean. *ICES Journal of Marine Science* 61:430-440
- Larkin P (1972) The stock concept and management of Pacific salmon. The stock concept in Pacific salmon University of British Columbia, HR MacMillan Lectures in Fisheries, Vancouver:11-15
- Lavoie D, Starr M, Zakardjian B, Larouche P (2008) Identification of ecologically and biologically significant areas (EBSA) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence: Primary production, Vol 79. Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2007/079. 33 pp
- Lazartigues A, Girard C, Brodeur P, Lecomte F, Mingelbier M, Sirois P (2018) Otolith microchemistry to identify sources of larval yellow perch in a fluvial lake: an approach towards freshwater fish management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 75:474-487



- Lazartigues AV, Sirois P, Savard D (2014) LA-ICP-MS analysis of small samples: Carbonate reference materials and larval fish otoliths. *Geostandards and Geoanalytical Research* 38:225-240
- Lazartigues AV, Plourde S, Dodson JJ, Morissette O, Ouellet P, Sirois P (2016) Determining natal sources of capelin in a boreal marine park using otolith microchemistry. *ICES Journal of Marine Science* 73:2644-2652
- Le Bris A, Fisher JA, Murphy HM, Galbraith PS, Castonguay M, Loher T, Robert D (2018) Migration patterns and putative spawning habitats of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in the Gulf of St. Lawrence revealed by geolocation of pop-up satellite archival tags. *ICES Journal of Marine Science* 75:135-147
- Liaw A, Wiener M (2002) Classification and regression by randomForest. *R News* 2:18-22
- Limburg KE (1995) Otolith strontium traces environmental history of subyearling American shad *Alosa sapidissima*. *Marine Ecology Progress Series*:25-35
- Limburg KE, Wuenschel MJ, Hüseyin K, Heimbrand Y, Samson M (2018) Making the otolith magnesium chemical calendar-clock tick: plausible mechanism and empirical evidence. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture* 26:479-493
- Magnússon JV (1977) Notes on the eggs and larvae of Greenland halibut at Iceland, Vol 47. *ICES C.M. Doc., No. F:47*, 6 p.
- Marcoux M, McMeans BC, Fisk AT, Ferguson SH (2012) Composition and temporal variation in the diet of beluga whales, derived from stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 471:283-291
- Marr JC (1957) The problem of defining and recognizing subpopulations of fishes. *US Fish Wildlife Service Special Scientific Report* 208:1-6
- Matta ME, Kimura DK (2012) Age determination manual of the Alaska fisheries science center age and growth program. *NOAA Professional Paper NMFS* 13

- Melling H, Agnew TA, Falkner KK, Greenberg DA and others (2008) Fresh-water fluxes via Pacific and Arctic outflows across the Canadian polar shelf. In: Arctic–Subarctic Ocean Fluxes. Springer, p 193-247
- Mercier L, Darnaude AM, Bruguier O, Vasconcelos RP and others (2011) Selecting statistical models and variable combinations for optimal classification using otolith microchemistry. *Ecological Applications* 21:1352-1364
- Millar R (1990) Comparison of methods for estimating mixed stock fishery composition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47:2235-2241
- Miller J (2011) Effects of water temperature and barium concentration on otolith composition along a salinity gradient: implications for migratory reconstructions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 405:42-52
- Milton D, Shaklee J (1987) Biochemical genetics and population structure of blue grenadier, *Macruronus novaezelandiae* (Hector)(Pisces: *Merluccidae*), from Australian waters. *Marine and Freshwater Research* 38:727-742
- Morares-Nin B (1987) Ultrastructure of the organic and inorganic constituents of the otoliths of the sea bass. *Age and Growth of Fish* Ames, Iowa, USA: Iowa State University Press:331-343
- Morgan M, Bowering W (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, Bowering W, Gundersen A, Hoines Å, Morin B, Smirnov O, 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* 31:352-361
- Morgan M, Garabana D, Rideout R, Román E, Pérez-Rodríguez A, Saborido-Rey F (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, Maguire 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
- Morissette L, Castonguay M, Savenkoff C, Swain DP and others (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
- Morissette O, Lecomte F, Verreault G, Legault M, Sirois P (2016) Fully equipped to succeed: migratory contingents seen as an intrinsic potential for striped bass to exploit a heterogeneous environment early in life. Estuaries and Coasts 39:571-582
- Morissette O, Lecomte F, Vachon N, Drouin A, Sirois P (2021) Quantifying migratory capacity and dispersal of the invasive Tench (*Tinca tinca*) in the St. Lawrence River using otolith chemistry. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 78:1628-1638
- MPO (2006) Plan de gestion des pêches Flétan du Groenland Sous-zone 0 de l'OPANO. Fisheries and Oceans, Canada Canadian Science Advisory Secretariat
- MPO (2011) Évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2010. Fisheries and Oceans, Canada Canadian Science Advisory Secretariat
- MPO (2019a) Évaluation du flétan du groenland du golfe du saint-laurent (4rst) en 2018, Secr. can. de consult. sci. du MPO, Avis sci. 2019/023.
- MPO (2019b) Évaluation du stock de flétan atlantique du golfe du saint-laurent (4rst) en 2018, Secr. can. de consult. sci. du MPO, Avis sci. 2019/038.
- Münchow A, Falkner KK, Melling H (2015) Baffin island and west Greenland current systems in northern Baffin bay. Progress in Oceanography 132:305-317

- Nagelkerken I, Sheaves M, Baker R, Connolly RM (2015) The seascape nursery: a novel spatial approach to identify and manage nurseries for coastal marine fauna. *Fish and Fisheries* 16:362-371
- Ngufor C (2021) UnsupRF: Unsupervised Random Forest Clustering.
- Orlov A, Binohlan C (2009) Length–weight relationships of deep-sea fishes from the western Bering Sea. *Journal of Applied Ichthyology* 25:223-227
- Orr D, 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
- Ouellet P, Bui A, 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
- Panfili J, De Pontual H, Troadec H, Wrigh PJ (2002) Manual of fish sclerochronology, Vol, Ifremer–IRD: Brest, France.
- Paton C, Hellstrom J, Paul B, Woodhead J, Hergt J (2011) Iolite: Freeware for the visualisation and processing of mass spectrometric data. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry* 26:2508-2518
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres F (1998) Fishing down marine food webs. *Science* 279:860-863
- Pauly D, Christensen V, Gu nette S, Pitcher TJ and others (2002) Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418:689-695
- Pillet M, Dupont-Prinet A, Chabot D, Tremblay R, 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

- Plourde S, McQuinn I (2010) Ecologically and biologically significant areas in the Gulf of St Lawrence: zooplankton and secondary production. Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 104
- Pomilla C, Treble MA, Postma LD, Lindsay MM, Reist JD (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
- Popper AN, Hoxter B (1981) The fine structure of the sacculus and lagena of a teleost fish. Hearing Research 5:245-263
- Proctor C, Thresher R, Gunn J, Mills D, Harrowfield I, Sie S (1995) Stock structure of the southern bluefin tuna *Thunnus maccoyii*: an investigation based on probe microanalysis of otolith composition. Marine Biology 122:511-526
- Puebla O, Sévigny J-M, Sainte-Marie B, Brêthes J-C, Burmeister A, Dawe EG, Moriyasu M (2008) Population genetic structure of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) at the Northwest Atlantic scale. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 65:425-436
- Queen JP, Quinn GP, Keough MJ (2002) Experimental design and data analysis for biologists, Vol. Cambridge university press
- Raney EC, Woolcott WS, Mehring AG (1954) Migratory pattern and racial structure of Atlantic coast striped bass, Vol 19, Trans. North Am. Wildlife Conf., 19 (1954), pp. 376-396
- Régnier T, Augley J, Devalla S, Robinson CD, Wright PJ, Neat FC (2017) Otolith chemistry reveals seamount fidelity in a deepwater fish. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 121:183-189
- Reis-Santos P, Tanner SE, Elsdon TS, Cabral HN, Gillanders BM (2013) Effects of temperature, salinity and water composition on otolith elemental incorporation of *Dicentrarchus labrax*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 446:245-252

- Riget F, Boje J (1988) Distribution and abundance of young Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in west Greenland waters. Northwest Atlantic Fisheries Organization Scientific Council Studies:7-12
- Riget F, Boje J (1989) Fishery and some biological aspects of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in West Greenland waters. NAFO Sci Council Studies 13:41-52
- Riget F, Boje J, Simonsen V (1992) Analysis of meristic characters and genetic differentiation in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 12:7-14
- Rodríguez-Marín E, Punzón A, Paz J (1995) Feeding patterns of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in Flemish Pass (northwest Atlantic). NAFO Scientific Council Studies 23:43-54
- Rogers TA, Fowler AJ, Steer MA, Gillanders BM (2019) Discriminating natal source populations of a temperate marine fish using larval otolith chemistry. Frontiers in Marine Science 6:711
- Rooker JR, Secor DH, DeMetrio G, Kaufman AJ, Ríos AB, Ticina V (2008) Evidence of trans-Atlantic movement and natal homing of bluefin tuna from stable isotopes in otoliths. Marine Ecology Progress Series 368:231-239
- Roy D, Hardie DC, Treble MA, Reist JD, Ruzzante DE (2014) Evidence supporting panmixia in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 71:763-774
- Russell AL, Gillanders BM, Barnes TC, Johnson DD, Taylor MD (2021) Inter-estuarine variation in otolith chemistry in a large coastal predator: a viable tool for identifying coastal nurseries? Estuaries and Coasts 44:1132-1146
- Saila SB, Jones C (1983) Fishery science and the stock concept, Vol. University of Rhode Island, Final Report P.O. NA83- B-A-0078 (MS). US National Marine Fisheries Service, Northeast Fisheries Center, Woods Hole, MA 02543.

- Saucier FJ, Roy F, Gilbert D, Pellerin P, 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: Oceans* 108
- Savenkoff C, Castonguay M, Vézina AF, Despatie S-P, Chabot D, Morissette L, Hammill MO (2004) Inverse modelling of trophic flows through an entire ecosystem: the northern Gulf of St. Lawrence in the mid-1980s. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61:2194-2214
- Savenkoff C, Valois S, Chabot D, Hammill MO (2009) Input data and input parameter estimates for ecosystem models of the northern Gulf of St. Lawrence (2003–2005). *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2829: vi+117 pp
- Schilling H, Reis-Santos P, Hughes J, Smith J and others (2018) Evaluating estuarine nursery use and life history patterns of *Pomatomus saltatrix* in eastern Australia. *Marine Ecology Progress Series* 598:187-199
- Scott WB, Scott MG (1988) Atlantic fishes of Canada. *Canadian Bulletin Fishery Aquatic Science* 219:731
- Secor D, Dean JM, Laban EH (1992) Otolith removal and preparation for microstructural examination. Otolith microstructure examination and analysis *Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences* 117:19-57
- Secor DH, Henderson-Arzapalo A, Piccoli P (1995) Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *Journal of experimental marine Biology and Ecology* 192:15-33
- Secor DH, Rooker JR, Zlokovitz E, Zdanowicz VS (2001) Identification of riverine, estuarine, and coastal contingents of Hudson River striped bass based upon otolith elemental fingerprints. *Marine Ecology Progress Series* 211:245-253
- Secor DH (2015) *Migration ecology of marine fishes*, Vol. JHU Press
- Secor H, Rooker JR (2005) Connectivity in the life histories of fishes that use estuaries. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 64:1-3

- Senay C, Gauthier J, Bourdages H, Brassard C, Duplisea D, Ouellette-Plante J (2019) Redfish (*Sebastes mentella* and *S. fasciatus*) Stocks Status in Unit 1 in 2017. Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2019/002. viii + 61 p. , Ottawa, ON
- Shi T, Horvath S (2006) Unsupervised learning with random forest predictors. Journal of Computational and Graphical Statistics 15:118-138
- Sicre M-A, Weckström K, Seidenkrantz M-S, Kuijpers A and others (2014) Labrador current variability over the last 2000 years. Earth and Planetary Science Letters 400:26-32
- Siegstad H, Neve PB, Heide-Jørgensen MP, Härkönen T (1998) Diet of the ringed seal (*Phoca hispida*) in Greenland. NAMMCO Scientific Publications 1:229-241
- Sigurðsson A (1977) On the spawning grounds of Greenland halibut in Icelandic waters. ICES CM 1977/F:28
- Sigurðsson A, Magnusson J (1980) On the nursery grounds of the Greenland halibut spawning in Icelandic waters. ICES CM 1980/G:45
- Simonsen C, Gundersen A (2005) Ovary development in Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in west Greenland waters. Journal of Fish Biology 67:1299-1317
- Simonsen C, Munk P, Folkvord A, Pedersen S (2006) Feeding ecology of Greenland halibut and sandeel larvae off West Greenland. Marine Biology 149:937-952
- Simonsen CS, Treble MA (2003) Tagging mortality of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum). Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 31:373-385
- Sirois P, Diab G, Fortin A-L, Plourde S, Gagné J, Ménard N (2009) Recrutement des poissons dans le fjord du Saguenay. Revue des sciences de l'eau/Journal of Water Science 22:341-352



- Smidt E (1969) The Greenland Halibut *Reinhardtius Hippoglossoides* (Walb.), biology and exploitation in Greenland Waters. Medd Damm Fisk-og Havund NS 6:79-148
- Sohn D, Ciannelli L, Duffy-Anderson J (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
- Sohn D, Ciannelli L, Duffy-Anderson J (2016) Distribution of early life Pacific halibut and comparison with Greenland halibut in the eastern Bering Sea. Journal of Sea Research 107:31-42
- Sourisseau M, Simard Y, Saucier F (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
- Starr RM, Heine JN, Johnson KA (2000) Techniques for tagging and tracking deepwater rockfishes. North American Journal of Fisheries Management 20:597-609
- Stenberg C, Ribergaard MH, Boje J, Sundby S (2016) Larval drift and settling of Greenland halibut (*R. hippoglossoides* Walbaum) in Northwest Atlantic with special focus on Greenlandic waters. Danish Meteorological Institute DMI Report:16-21
- Stene A, Gundersen AC, Albert OT, Solemdal P, Nedreaas KH (1999) Early development of northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science 25:171-177
- Stortini CH, Chabot D, Shackell NL (2017) Marine species in ambient low-oxygen regions subject to double jeopardy impacts of climate change. Global change biology 23:2284-2296
- Sturrock A, Trueman C, Darnaude A, Hunter E (2012) Can otolith elemental chemistry retrospectively track migrations in fully marine fishes? Journal of Fish Biology 81:766-795
- Sturrock AM, Trueman CN, Milton JA, Waring CP, Cooper MJ, Hunter E (2014) Physiological influences can outweigh environmental signals in otolith microchemistry research. Marine Ecology Progress Series 500:245-264

- Tang CC, Ross CK, Yao T, Petrie B, DeTracey BM, Dunlap E (2004) The circulation, water masses and sea-ice of Baffin Bay. *Progress in Oceanography* 63:183-228
- Tanner SE, Reis-Santos P, Vasconcelos RP, França S, Thorrold SR, Cabral HN (2012) Otolith geochemistry discriminates among estuarine nursery areas of *Solea solea* and *S. senegalensis* over time. *Marine Ecology Progress Series* 452:193-203
- Tanner SE, Reis-Santos P, Cabral HN (2016) Otolith chemistry in stock delineation: a brief overview, current challenges and future prospects. *Fisheries Research* 173:206-213
- Templeman W (1973) Distribution and abundance of the greeland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (walbaum), in the northwest Atlantic. *ICNAF Research Bulletin* 10:83-98
- Thorrold SR, Latkoczy C, Swart PK, Jones CM (2001) Natal homing in a marine fish metapopulation. *Science* 291:297-299
- Thorrold SR, Jones GP, Hellberg ME, Burton RS and others (2002) Quantifying larval retention and connectivity in marine populations with artificial and natural markers. *Bulletin of Marine Science* 70:291-308
- Thorrold SR, Zacherl DC, Levin LA (2007) Population connectivity and larval dispersal: using geochemical signatures in calcified structures. *Oceanography* 20:80-89
- Thresher RE (1999) Elemental composition of otoliths as a stock delineator in fishes. *Fisheries Research* 43:165-204
- Tournois J, Ferraton F, Velez L, McKenzie DJ, Aliaume C, Mercier L, Darnaude AM (2013) Temporal stability of otolith elemental fingerprints discriminates among lagoon nursery habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 131:182-193
- Treble MA, Campana SE, Wastle RJ, Jones CM, 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

- Vasconcelos RP, Reis-Santos P, Tanner S, Maia A and others (2008) Evidence of estuarine nursery origin of five coastal fish species along the Portuguese coast through otolith elemental fingerprints. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79:317-327
- Venables W, Ripley B (2002) *Modern applied statistics with S* fourth edition. World
- Vis ML, Carr SM, Bowering W, Davidson WS (1997) Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the North Atlantic are genetically homogeneous. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:1813-1821
- Volckaert FA (2013) (Flat) fish stocks in an ecosystem and evolutionary perspective. *Journal of sea research* 75:19-32
- Vollen T, Albert OT (2007) Pelagic behavior of adult Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *Fishery Bulletin* 106:457-471
- Walther B, Limburg K (2012) The use of otolith chemistry to characterize diadromous migrations. *Journal of Fish Biology* 81:796-825
- Walther BD, Thorrold SR (2008) Continental-scale variation in otolith geochemistry of juvenile American shad (*Alosa sapidissima*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65:2623-2635
- Walther BD, Kingsford MJ, O'Callaghan MD, McCulloch MT (2010) Interactive effects of ontogeny, food ration and temperature on elemental incorporation in otoliths of a coral reef fish. *Environmental Biology of Fishes* 89:441-451
- Watabe N, Tanaka K, Yamada J, Dean JM (1982) Scanning electron microscope observations of the organic matrix in the otolith of the teleost fish *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus) and *Tilapia nilotica* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 58:127-134
- Wheeland LJ, Morgan MJ (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 AK, Gundersen AC (2004) Diet composition and intra-specific competition of young Greenland halibut around southern Greenland. *Journal of Sea Research* 51:243-249
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE and others (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *science* 314:787-790
- Wright PJ, Régnier T, Gibb FM, Augley J, Devalla S (2018) Assessing the role of ontogenetic movement in maintaining population structure in fish using otolith microchemistry. *Ecology and Evolution* 8:7907-7920
- Wu Y, Tang C, Hannah C (2012) The circulation of eastern Canadian seas. *Progress in Oceanography* 106:28-48
- Xiong Y, Yang J, Jiang T, Liu H, Zhong X (2021) Temporal stability in the otolith Sr: Ca ratio of the yellow croaker, *Larimichthys polyactis* (*Actinopterygii*, Perciformes, *Sciaenidae*), from the southern Yellow Sea. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 51:59