



Université du Québec
à Rimouski

**Caractérisation du régime alimentaire du flétan du Groenland
(*Reinhardtius hippoglossoides*) dans l'est de l'Arctique canadien et
importance de la crevette nordique (*Pandalus borealis*) en tant que
proie**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

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

PAR

© FÉLIX TREMBLAY-GAGNON

Novembre 2022

Composition du jury :

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

David Deslauriers, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Dominique Robert, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Krista Baker, examinatrice externe, Pêches et Océans Canada

Dépôt initial le 22 juin 2022

Dépôt final le 16 novembre 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.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je souhaite remercier mon directeur de recherche David Deslauriers pour cette incroyable opportunité, pour son encadrement et pour la confiance qu'il m'a accordé dès le début de notre collaboration. Je remercie également mon codirecteur Dominique Robert qui a su m'apporter un soutien exceptionnel tout au long de mon parcours. L'expérience très positive que je retire de cette maîtrise a été fortement influencée par mes deux superviseurs qui ont toujours été disponibles et qui m'ont accueilli chaleureusement dans leur laboratoire respectif. Malgré les impondérables de la pandémie de COVID-19, David et Dominique ont su développer des stratégies pour garder cette expérience académique motivante et enrichissante.

Je souhaite exprimer ma gratitude à l'Université du Québec à Rimouski (UQAR), l'Institut des sciences de la mer (ISMER), ArcticNet-ArcticFish et Ressources Aquatiques Québec (RAQ) pour le support financier essentiel à la réalisation de ce projet.

Je tiens à remercier les collaborateurs du MPO qui ont contribué de près ou de loin au projet : Wojciech Walkusz, Sheila Atchison, Hannah Polaczek et Kevin Hedges. Un merci particulier à Wojciech pour m'avoir permis d'obtenir mes échantillons malgré le contexte de la pandémie de COVID-19 et pour son accueil dans les laboratoires de la Freshwater Institute à Winnipeg.

J'ai également eu la chance de travailler sur le terrain avec des personnes formidables, que je remercie pour leur accueil et leur partage d'expérience, Cyril Aubry et Jennifer Herbig. Merci à mes superviseurs de m'avoir permis de participer au leg 4 de l'expédition scientifique annuelle de 2021 sur l'Amundsen. Je remercie également l'ensemble du personnel d'Amundsen Science et de l'équipage de la Garde-Côtière canadienne à bord. Cette expérience restera gravée dans ma mémoire.

Merci également à l'ensemble de mes collègues étudiants au sein des deux laboratoires avec qui j'ai développé un sentiment d'appartenance et d'entraide. Les gens qui m'ont entouré durant ce parcours ont grandement participé à mon succès. Je tiens à remercier particulièrement Sarah

Brown-Vuillemin pour son aide avec les analyses de contenus stomacaux qui a grandement contribué au projet.

Je voudrais remercier profondément mes parents, Johanne et Martin, qui m'ont toujours soutenu moralement et financièrement dans mes études. Merci de m'avoir exposé aux beautés de la nature et aux sciences dès mon plus jeune âge. Vous avez toujours été présents pour moi et j'en suis éternellement reconnaissant. Un merci tout spécial à ma partenaire de vie Marie-Eve qui m'a apporté écoute et support tout au long de cette aventure, ainsi qu'à Èva, qui a rendu chaque jour passé à travailler de la maison plus agréable.

Finalement, je remercie les membres de mon jury, Céline Audet, Krista Baker, David Deslauriers et Dominique Robert pour avoir pris le temps de corriger et de contribuer à mon manuscrit.

RÉSUMÉ

Dans l'Est de l'Arctique canadien et la mer du Labrador, le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) soutient une des pêcheries les plus lucratives du pays. Ce poisson plat est un acteur important notamment dans la connectivité des réseaux trophiques et le couplage benthopélagique. Malgré nos connaissances substantielles sur cette espèce, l'écologie trophique du flétan du Groenland de ces régions demeure mal documentée. L'objectif principal de cette étude était de caractériser le régime alimentaire du flétan du Groenland de la région de la mer du Labrador, du détroit d'Hudson et du détroit de Davis ainsi que de documenter sa relation prédateur-proie avec la crevette nordique (*Pandalus borealis*), une autre espèce d'importance économique au Canada. Les contenus stomacaux de 1199 poissons récoltés de 2018 à 2020 ont été analysés. Un changement de régime alimentaire a été observé chez les flétans de 20 cm et 60 cm de longueur. Les petits spécimens se nourrissaient d'invertébrés et les plus gros se nourrissaient majoritairement de poissons. L'abondance relative des crevettes *Pandalus* spp. dans l'environnement était reflétée dans l'alimentation. La position géographique était la variable la plus influente sur l'alimentation du flétan, ce qui était expliqué par des conditions océanographiques distinctes entre les zones et la disponibilité des proies. Dans les zones de forte abondance de poissons, ceux-ci étaient sélectionnés par le flétan, particulièrement la morue arctique (*Boreogadus saida*) et le sébaste (*Sebastes* spp.). La sélection préférentielle de ces proies à haute densité énergétique pourrait potentiellement mener à l'amélioration de la condition corporelle et de la croissance. L'augmentation de l'abondance du sébaste en 2020 a été observée dans l'alimentation. Ces résultats mettent en lumière l'opportunisme du flétan du Groenland et sa préférence pour le poisson. Avec le réchauffement des masses d'eau anticipé en Arctique, une diminution des crevettes et une augmentation des poissons de fond sont attendues. Nos résultats suggèrent que la colonisation de ces écosystèmes par de nouvelles espèces de poissons pourrait être bénéfique pour le flétan et induire un relâchement de la pression de prédation sur la crevette. Ces travaux permettront aux gestionnaires de prendre des décisions mieux informées à propos de ces espèces d'importance écologiques et économique dans l'Est du Canada.

Mots clés : Régime alimentaire, Contenus stomacaux, Flétan du Groenland, Mer du Labrador, Relation trophique

ABSTRACT

Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) sustain one of the most lucrative fisheries in the Eastern Canadian Arctic and Labrador Sea. This species is also important in food web connectivity and benthic-pelagic coupling. Despite our relatively rich knowledge of the species, Greenland Halibut ecology in these specific areas remains poorly understood. The main goal of this study was to characterize the diet of Greenland Halibut collected in the Labrador Sea, Davis and Hudson Straits to investigate the predator-prey relationship with northern shrimp (*Pandalus borealis*), another commercially important species in Canada. Stomach contents analyses were conducted on 1199 fish captured from 2018 to 2020. Small specimens (<20 cm) fed on invertebrates while larger specimens (>60 cm) fed primarily on fish, indicative of an ontogenetic shift. The relative abundance of *Pandalus* shrimp species in the environment was reflected in the diet. Location appeared to be the most influential variable on the feeding patterns. Distinct oceanographic features among zones, resulting in differences in prey availability, could explain these results. In zones where fish prey were more abundant, selection occurred, especially for Arctic cod (*Boreogadus saida*) and redfish (*Sebastes* spp.). This behaviour shows a preference of Greenland halibut for high-energy prey, which could facilitate better body condition and growth. In 2020, the redfish surge observed in the Labrador Sea was also reflected in the predator diet. These results shed light on the opportunistic nature of Greenland halibut, and its preference for fish. With the rapidly-changing oceanographic conditions of Arctic waters, a decrease of shrimp and a concurrent increase of groundfish is expected. Our results suggest that an immigration of new temperate fish species in the system could lead to a predation release on shrimp. This work will aid fisheries managers to make informed decision about these ecologically and commercially important species in Eastern Canada.

Keywords: Diet, Stomach content, Greenland halibut, Labrador Sea, Trophic relationship

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT.....	x
TABLE DES MATIÈRES.....	xi
LISTE DES TABLEAUX	xiii
LISTE DES FIGURES.....	xiv
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xv
CHAPITRE 1 Introduction générale	1
1.1 L'EXPLOITATION DU FLETAN DU GROENLAND AU CANADA ATLANTIQUE	1
1.2 ÉTAT DES STOCKS DE FLETAN DU GROENLAND AU CANADA ATLANTIQUE	2
1.3 BIOLOGIE DU FLÉTAN DU GROENLAND.....	4
1.4 MER DU LABRADOR : UN ÉCOSYSTÈME MARIN EN CHANGEMENT	7
1.5 PROBLÉMATIQUE.....	9
1.6 OBJECTIFS	10
CHAPITRE 2 Diet of Greenland halibut (<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>) in the Eastern Canadian Arctic and the importance of northern shrimp (<i>Pandalus borealis</i>) as a prey	11
2.1 ABSTRACT.....	11
2.2 INTRODUCTION.....	12
2.3 METHODS	14
2.3.1 Study area and sampling	14
2.3.2 Stomach sampling.....	15
2.3.3 Stomach analysis and taxonomic identification.....	16
2.3.4 Diet analysis.....	17
2.3.5 Statistical analyses	18

2.4	RESULTS	19
2.4.1	Stomach sampling dataset	19
2.4.2	Diet composition	22
2.4.3	Effect of Greenland halibut size on diet.....	28
2.4.4	Yearly variation of diet	29
2.4.5	Spatial variation of diet	30
2.4.6	Multivariate analysis	32
2.5	DISCUSSION	35
2.5.1	Effects of size on Greenland halibut diet.....	35
2.5.2	Spatial and temporal variations in the Greenland halibut diet	36
2.5.3	Greenland halibut trophic ecology in a changing environment	39
	CONCLUSION GÉNÉRALE	42
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	45

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Total number of sampled Greenland halibut stomachs by year, zone and length group (values in parentheses represent the percentage of empty stomachs).	20
Table 2. Station depths and bottom temperatures by year and zone in which Greenland halibut were collected.....	21
Table 3. Diet composition of Greenland halibut expressed in percentage of Weight (%W), percentage of number (%N), percentage of occurrence (%O), partial stomach fullness index (PFI) and percentage fullness index (%FI), by year.....	23
Table 4. Results of the canonical correspondence analysis of Greenland halibut diet data showing chi square values of explanatory variables and significance levels of their effect.	32

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Divisions et sous-divisions de l'OPANO.	3
Figure 2. Carte de la répartition mondiale du flétan du Groenland.....	5
Figure 3. Locations of Greenland halibut collected for stomach analysis (n=106), and the division of the three assessment zones (WAZ, EAZ, and SFA 4) considered in the study.	15
Figure 4. Total length (cm) distribution of Greenland halibut caught by year and zone.	21
Figure 5. Contribution of the thirteen prey categories to Greenland halibut diet, expressed as partial fullness index (PFI) as a function of 10 cm size class.	29
Figure 6. Contribution of the thirteen prey categories to Greenland halibut diet, expressed as partial fullness index (PFI) as a function of 10 cm size class, by year (left) and zone (right).	31
Figure 7. Canonical correspondence analysis ordination for diet data of Greenland halibut.....	34

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

CCA	Canonical correspondence analysis
DCA	Detrended correspondence analysis
DFO	Fisheries and Oceans Canada
EAZ	Eastern assessment zone
FI	Fullness index
ISMER	Institut des Sciences de la Mer de Rimouski
L	Length
M	Mass
MPO	Pêches et Océans Canada
N	Sample size
NSRF	Northern Shrimp Research Foundation
O	Occurrence
OPANO	Organisation des Pêches de l'Atlantique Nord-Ouest
PFI	Partial fullness index
SFA	Shrimp fishing area
TAC	Total autorisé des captures / Total allowable catch
TFI	Total fullness index
TL	Total length
UQAR	Université du Québec à Rimouski
VIF	Variance inflation factor

W Weight

ZPC Zone de pêche à la crevette

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GENERALE

1.1 L'EXPLOITATION DU FLETAN DU GROENLAND AU CANADA ATLANTIQUE

Dans l'est du Canada, les premières pêcheries commerciales au flétan du Groenland ont débuté à Terre-Neuve au milieu du 19^e siècle (Lear 1970). Au cours de la période allant de 1916 à 1960, de 250 à 1000 tonnes de flétan étaient pêchées chaque année. À l'époque, cette pêche était réalisée à l'aide de palangres sur les côtes de Terre-Neuve. Le poisson était principalement envoyé sur les camps de bûcherons de l'est canadien afin de nourrir les travailleurs (Lear 1970). Au tournant des années 1960, les pêcheries canadiennes au flétan du Groenland ont subi une grande croissance en raison de l'augmentation de la demande et par conséquent des exportations vers les États-Unis et l'Europe. Au même moment, les filets maillants en matériaux synthétiques faisaient leur entrée sur les navires de pêche (Fleming 1964). Cette nouvelle technologie a permis une augmentation fulgurante des captures dans les années qui suivirent. On estime à 80 000 tonnes les débarquements de flétans du Groenland durant cette décennie (Bowering et Brodie 1995). Conséquemment, l'abondance de la ressource diminua fortement en raison de l'effort de pêche excessif et, à la fin des années 1960, les flottilles durent étendre leurs activités de pêche depuis les baies de Terre-Neuve vers le large. Dans les années 1980, le Portugal fit son entrée dans les eaux canadiennes pour développer une pêcherie au flétan du Groenland suivi, par l'Espagne dans les années 1990. Durant cette période, la rapide croissance et la dominance des pêcheries européennes, surtout espagnoles, déclencheront un conflit majeur, appelé la guerre du flétan (1995-1996), portant sur la question de surpêches illégales en eaux canadiennes menées par les navires étrangers (Haedrich et al. 2001). Le 20^e siècle marquait donc l'entrée du flétan du Groenland de l'Atlantique nord-ouest sur le marché en tant que ressource halieutique de grande importance, autant pour le Canada que pour plusieurs nations européennes. Encore aujourd'hui, cette pêche représente une activité économique d'importance partout où elle est pratiquée. Ces pêcheries ont enregistré des débarquements totalisant un peu plus de 128 000 tonnes mondialement en 2020 (FAO 2022). Pour le Canada atlantique, cette espèce fait l'objet d'une pêche très lucrative générant des revenus de débarquement de plus de 52 M\$ en 2020 (DFO 2021a). En mer du Labrador et dans la baie de Baffin, cette pêche a rapporté en moyenne 90 M\$ par année de 2011 à 2017, faisant du flétan du Groenland le poisson de fond le plus lucratif au Canada (MPO 2022). Dans le contexte des

changements climatiques en cours dans l'Arctique, la diminution de la durée et de l'épaisseur du couvert de glace générera également de nouvelles opportunités de développement pour ces pêcheries (Hedges et al. 2017).

1.2 ÉTAT DES STOCKS DE FLETAN DU GROENLAND AU CANADA ATLANTIQUE

Malgré les revenus générés par cette pêche, les stocks de flétan du Groenland ont connu des épisodes difficiles dans les dernières décennies. Des années 1990 à 2000, la forte pression de pêche sur le flétan a fait considérablement diminuer le stock des grands bancs de Terre-Neuve et de la mer du Labrador (NAFO 2017). De 2002 à 2005, la mortalité induite par la pêche a fortement diminuée pour se stabiliser à des niveaux nettement inférieurs, ce qui a permis une augmentation constante de la biomasse du stock de flétans du Groenland de 2003 jusqu'à aujourd'hui (Morgan et al. 2019).

Dans le golfe du Saint-Laurent (GSL), la biomasse du stock de flétan du Groenland est en diminution depuis le début des années 2000 avec un déclin marqué depuis 2014 (MPO 2019). Le total autorisé des captures (TAC) est présentement à un niveau historiquement bas de 2250 tonnes, alors que les débarquements ne totalisaient seulement que 1330 tonnes pour l'année 2020-2021 (MPO 2021a). La faible productivité de ce stock est principalement attribuée à de fortes augmentations de la température, des baisses de la saturation en oxygène des eaux profondes, une augmentation du sébaste (*Sebastes* spp.) en tant que compétiteur et le déclin de la crevette nordique (*Pandalus borealis*) en tant que proie (MPO 2021a). De plus, les conditions environnementales actuelles et les projections faites par les modèles climatiques indiquent que la situation dans le GSL continuera à se détériorer dans le futur.

En mer du Labrador et dans la baie de Baffin, la situation est tout autre. Depuis la fin des années 1990, une augmentation constante de la biomasse, du TAC et des captures est observée. En 2019, on rapportait des captures totalisant 36 446 tonnes pour un TAC de 36 400 tonnes (NAFO 2020). Contrairement aux secteurs de pêche plus au sud de la zone couverte par la convention de l'Organisation des Pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO), la biomasse de flétan du Groenland des secteurs plus au nord pourrait potentiellement profiter du réchauffement des eaux. Dans l'Atlantique nord-ouest, ce phénomène pourrait contribuer au déplacement du centroïde d'abondance du flétan du Groenland vers le nord (Morgan et al. 2013; Wheeland et Morgan 2020).

Dans la même région, de telles migrations ont déjà été observées chez plusieurs espèces de poissons suite à une période de réchauffement des eaux de 1920 à 1930 (Lilly et al. 2008). Il est donc possible que dans les divisions septentrionales de l'OPANO (Figure 1), l'abondance et la biomasse du flétan du Groenland continue à croître dans le futur.

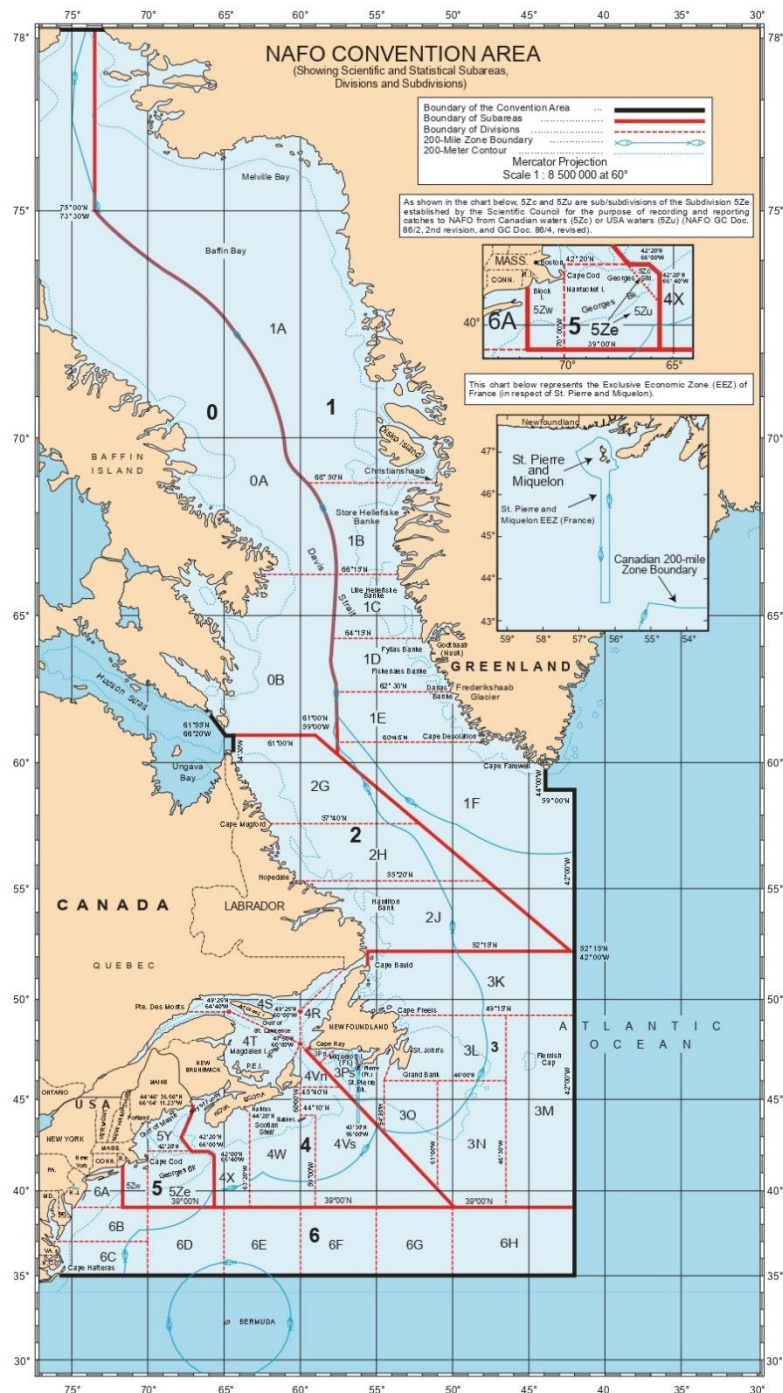


Figure 1. Divisions et sous-divisions de l'OPANO (Source : NAFO 2020).

La dynamique complexe de l'écosystème marin de l'Atlantique nord-ouest représente un défi de taille quant à la gestion et la conservation des différentes espèces qui y évoluent. La recherche est essentielle pour fournir les connaissances nécessaires à la gestion durable de ces espèces, dont le flétan du Groenland. La conservation des stocks passe par l'amélioration des connaissances sur sa biologie, notamment par des études sur la croissance, la maturité, la génétique, les migrations et les relations trophiques de l'espèce. À l'heure actuelle, plusieurs relevés multi-espèces indépendants de la pêche constituent une partie importante de cette recherche. Ils fournissent les données nécessaires pour développer les indices de biomasse et d'abondance, la structure par taille/âge et le recrutement du flétan du Groenland, ainsi que des renseignements sur les autres espèces capturées au cours du relevé. Comblé les lacunes scientifiques est prioritaire pour aspirer à une gestion écosystémique de la pêche au flétan du Groenland.

1.3 BIOLOGIE DU FLÉTAN DU GROENLAND

Le flétan du Groenland est un pleuronectiforme et le seul représentant du genre *Reinhardtius*. C'est un poisson plat, bilatéral et asymétrique. L'espèce a une distribution circumpolaire, mais on la retrouve principalement dans le nord de l'océan Atlantique et Pacifique (Figure 2). Dans l'Atlantique nord-ouest, il est présent du golfe du Maine jusqu'au sud de l'Arctique en passant par le golfe du Saint-Laurent, le fjord du Saguenay, les Grands Bancs de Terre-Neuve et les côtes du Labrador (Hedges et al. 2017). Le flétan du Groenland passe la majorité de son cycle de vie à des profondeurs allant de 400 à 1000 m et peut être retrouvé à des profondeurs dépassant les 2000 m (Boje et Hareide 1993; Duffy-Anderson et al. 2013). Cette espèce est généralement associée aux sédiments fins et consolidés des chenaux. Il est présent dans une gamme de températures allant de -0.5 à 7°C, mais évolue principalement à des températures de 1 à 4°C (Jørgensen 1998).

Le flétan du Groenland se distingue parmi les poissons plats de l'Atlantique par son comportement et sa morphologie unique. La plupart de ces poissons sont dextres, soit ayant les deux yeux du côté droit avec une peau pigmentée, en opposition à un côté gauche aveugle et non pigmenté. Chez le flétan du Groenland, l'œil gauche ne migre pas complètement sur le côté droit, mais plutôt jusque sur le front supérieur. Cette disposition lui procure un champ de vision beaucoup plus développé que les poissons plats dextres (de Groot 1970). Le corps du flétan du Groenland est très allongé, peu comprimé et musculeux de chaque côté. Ces caractéristiques suggèrent une

adaptation à un mode de vie actif requérant force et hydrodynamisme, attributs que l'on observe chez cette espèce (de Groot 1970). De plus, le côté gauche n'est pas blanc, mais pigmenté d'un gris sombre alors que la face droite est presque noire. L'ensemble de ces éléments distinctifs chez le flétan du Groenland font de lui un poisson plat particulier avec un comportement dit ambivalent, oscillant entre les modes de vie benthique et pélagique. Il a donc la capacité de nager avec la nageoire dorsale vers le haut à la manière des poissons pélagiques pour se déplacer plus efficacement et s'alimenter dans la colonne d'eau. Ainsi, le flétan du Groenland est un acteur important dans le transfert énergétique entre les milieux benthiques et pélagiques, aussi appelé couplage benthopélagique (Giraldo et al. 2018). Des études de marquage ont également démontré la capacité des adultes à effectuer des migrations importantes entre la Baie de Baffin, l'ouest de l'Islande et les Grand Bancs de Terre-Neuve (Boje 2002). Sa grande mobilité lui donne donc la capacité de créer des ponts entre des réseaux trophiques isolés, influençant la structure de l'écosystème et augmentant sa stabilité (McCann et al. 2005).



Figure 2. Carte de la répartition mondiale du flétan du Groenland. Figure tirée de Hedges *et al.* (2017).

Pour bien comprendre le rôle trophique du flétan du Groenland, l'étude de son régime alimentaire est essentielle. Chez cette espèce, la sélection des proies qui composent le régime

alimentaire varie selon la taille du prédateur (Yang et Livingston 1988; Bowering, W.R., Lilly 1992; Rodriguez-Marin et al. 1995; Orr et Bowering 1997), la profondeur (Yang et Livingston 1988; Orr et Bowering 1997; Hovde et al. 2002), la disponibilité des proies (Orr et Bowering 1997; Hovde et al. 2002; Dwyer et al. 2010) et la période de l'année (Hovde et al. 2002; Vollen et Albert 2008). Dans l'Atlantique nord, les spécimens de petites taille (<20 cm) se nourrissent principalement de petit crustacés décapodes, amphipodes et mysidacés. À partir d'une taille d'environ 20 cm, on observe plutôt une alimentation tournée vers les poissons, céphalopodes et crevettes (Bowering et Lilly 1992; Orr et Bowering 1997; Dwyer et al. 2010). Cependant, un aspect fondamental à considérer est que le flétan du Groenland se nourrit principalement des proies les plus abondantes au sein de son habitat et s'adapte en fonction de leur disponibilité (Majewski et al. 2017). Des changements dans l'alimentation du flétan du Groenland en réponse aux changements d'abondance de certaines proies ont donc souvent été observés dans le passé. Au cours des années 1990, une diminution importante de la contribution du capelan (*Mallotus villosus*) dans l'alimentation du flétan du Groenland était observée dans l'Atlantique nord-ouest. Cette diminution concordait avec le déclin des stocks de capelan (Dwyer et al. 2010). En parallèle, une forte augmentation de la morue polaire (*Boreogadus saida*) était observée dans l'alimentation du flétan du Groenland, correspondant à l'essor de certaines espèces d'eau froide durant les années 1990, une période caractérisée par des températures particulièrement froides (Lilly et al. 1994; Gomes et al. 1995). Dans le même ordre d'idée, Dawe et al. (1998) ont observé une fréquence accrue de céphalopodes dans l'alimentation de flétans adultes à partir de données récoltées au printemps de 1992 au nord-est du plateau continental terre-neuvien. Cependant, des analyses issues du même relevé effectué en 1981, 1982 et 1984 établissaient cette gamme de taille comme étant fortement piscivore. Une étude ultérieure (Dwyer et al. 2010) a permis d'établir que les céphalopodes atteignaient effectivement un important sommet d'abondance en 1992, expliquant le phénomène. On observe également un déclin constant du sébaste et de la morue franche (*Gadus morhua*) dans l'alimentation du flétan du Groenland de la fin des années 1980 au début 2000, correspondant au déclin des stocks de ces deux espèces dans l'Atlantique nord-ouest (Dwyer et al. 2010). Finalement, Dwyer et al. (2010) ont établi une concordance forte entre l'abondance des crevettes du genre *Pandalus* dans l'alimentation du flétan et l'abondance de celles-ci dans son environnement. Ces corrélations renforcent ainsi l'établissement du lien important entre l'abondance d'une potentielle proie dans un milieu et la fréquence de cette même proie dans l'alimentation du flétan du

Groenland. Ainsi, connaître l'influence des conditions océaniques sur les assemblages d'espèces présents dans l'environnement où il évolue est primordial pour comprendre ses habitudes alimentaires.

1.4 MER DU LABRADOR : UN ÉCOSYSTÈME MARIN EN CHANGEMENT

À la fin des années 1980 et début 1990, l'effondrement des stocks de morue franche de l'est de Terre-Neuve et du Labrador s'est traduit en une réduction de 98% de sa biomasse par rapport au niveau observé dans les années 1960 (Bratley et al. 2011). On attribue ce déclin à plusieurs phénomènes dont les températures d'eau particulièrement froide de cette période (Drinkwater 2002; Lilly et al. 2008), l'abondance de compétiteurs comme le phoque du Groenland (*Pagophilus groenlandicus*, Healey et Stenson 2000), les changements importants observés chez les populations de capelans (Carscadden et al. 2001) et la surpêche (Bundy 2001; Lilly et al. 2008; Link et al. 2009). Malgré des taux d'exploitation relativement faible par rapport à celui de la morue, on observait également une diminution importante de la biomasse de plusieurs autres espèces de poissons démersaux tels le flétan du Groenland, le sébaste (*Sebastes* spp.), la plie canadienne (*Hippoglossoides platessoides*) et le grenadier berglax (*Macrourus berglax*, Gomes et al. 1995). Cette tendance a mis en lumière l'impact probable du portrait climatique de l'époque sur les stocks de ces espèces (De Young et Rose 1993; Gomes et al. 1995; Lilly et al. 2008). Les prises accessoires issues de la pêche à la morue ressortent également comme un élément non négligeable ayant affecté la grande majorité des populations de poissons de fonds (Gomes et al. 1995).

Certaines espèces de proies comme le crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) et particulièrement la crevette nordique, ont pu profiter d'une diminution de la pression de prédation subie par la morue et les autres poissons démersaux (Lilly et al. 2000). Cependant, le relâchement de la pression de prédation n'explique pas à lui seul cette explosion démographique. Il a été établi que les conditions d'eau froide durant les années 1980 et 1990 ont grandement favorisé le recrutement de ces espèces (Parsons et Colbourne 2000). Ces conditions ont d'ailleurs particulièrement favorisé la crevette nordique au détriment du capelan, une proie clé pour la morue (Mehl et Sunnanå 1991; Stefánsson et al. 1998; Link et al. 2009). Cette nouvelle dynamique a vraisemblablement contribué à empêcher le rebondissement des stocks de morues malgré l'implantation d'un moratoire en 1992 dans cette région. La crevette nordique est une proie très

prise par le flétan du Groenland (Bowering et Lilly 1992; Orr et Bowering 1997; Dwyer et al. 2010). L'abondance de celle-ci et la meilleure capacité de résilience du flétan du Groenland ont favorisé un retour en force de ce dernier (Hedges et al. 2017). Aujourd'hui, le flétan du Groenland représente donc le poisson prédateur le plus important de l'écosystème de l'est de Terre-Neuve et de la mer du Labrador. Conséquemment, il soutient actuellement des pêches très lucratives dans l'Atlantique nord-ouest (MPO 2022).

Depuis la fin des années 2000 et début 2010, on observe une baisse critique de la biomasse exploitable des stocks de crevettes nordique de l'Atlantique nord-ouest (DFO 2018; MPO 2021b). Dans les zones de pêche à la crevette nordique (ZPC) 6 et 7, à l'est de Terre-neuve et au sud-est du Labrador, on explique cette réduction principalement par les conditions climatiques changeantes, soit des températures d'eau plus élevées, venant défavoriser le succès de ponte et le recrutement de la crevette (DFO 2018). De plus, ces conditions environnementales sont favorables pour la plupart des espèces de poissons démersaux, favorisant leur abondance et du même coup la pression de prédation de ces derniers sur les crevettes. Ces éléments suggèrent que cette région est à l'aube d'un changement de régime (Sprout et al. 2016). Plus au nord dans la ZPC 4, la situation du stock de crevette nordique est également considérée comme préoccupante depuis l'année 2018 (MPO 2021b). Cette baisse, observée depuis 2012, pourrait également être étroitement liée à la nouvelle réalité environnementale de l'écosystème marin de la mer du Labrador. Pour les ZPC de l'est et de l'ouest, couvrant les régions des détroits de Davis et d'Hudson respectivement, la situation de la crevette est plus encourageante. Ces stocks de crevettes nordiques sont considérés en santé avec des biomasses exploitables bien au-delà des seuils critiques (DFO 2021b). Cependant, ces ZPC sont encore peu documentées et les connaissances sur ces stocks sont limitées. Il est possible que dans le futur, ces zones plus au nord feront également face à des changements de conditions environnementales néfastes pour la crevette et favorables pour certaines espèces de poissons de fonds comme le flétan du Groenland. Ces nombreux constats mettent en lumière l'influence majeure des conditions océaniques de la mer du Labrador sur un grand nombre de processus biologiques ayant des impacts considérables sur les différentes espèces qui y évoluent. Une gestion et une conservation efficaces des stocks exploités doit donc passer par une compréhension et une prise en compte de ces changements dans l'environnements marin. Pour ce faire, des études doivent être menées afin de mieux comprendre cet environnement et ses diverses espèces.

1.5 PROBLÉMATIQUE

C'est dans un contexte de changements climatiques et de réchauffement des eaux en région arctique que s'inscrit ce projet d'étude. Par son impact majeur sur le métabolisme des poissons, la température de l'eau a une grande influence sur leur distribution (Claireaux et al. 1995). Cela étant, les poissons se déplacent dans leur environnement afin de se maintenir à des températures préférentielles (Frank et al. 1996; Brander 2003). Au cours des dernières décennies, de tels comportements migrateurs ont été observés chez le flétan du Groenland sur les côtes de Terre-Neuve lors d'épisodes de refroidissement et de réchauffement successifs des eaux profondes (Morgan et al. 2013; Wheeland et Morgan 2020). Conséquemment, selon les tendances observées actuellement, on peut s'attendre à une migration vers le nord du centroïde de distribution du flétan du Groenland de l'Atlantique canadien. Avec une réduction de la durée et de l'épaisseur du couvert de glace observée en Arctique, une croissance importante des pêcheries de flétan du Groenland en mer du Labrador et dans les régions des détroits de Davis et d'Hudson est attendue (Hedges et al. 2017). On observe déjà depuis le début des années 2000 une augmentation constante de l'exploitation de cette ressource dans l'est de l'Arctique canadien (Treble et Dwyer 2008). Cette exploitation croissante aura un impact certain sur l'écosystème et plus particulièrement sur le flétan du Groenland. Cela étant, améliorer les connaissances sur l'écologie et le rôle de cette espèce au sein de son écosystème sont des moyens efficaces pour implanter une gestion durable de celle-ci (Gaichas et al. 2010).

Plusieurs études ont levé le voile sur le rôle trophique et le régime alimentaire du flétan du Groenland dans l'Atlantique nord-ouest (Bowering et Lilly 1992; Rodriguez-Marin et al. 1995; Dawe et al. 1998; Dwyer et al. 2010) et la mer du Labrador (Orr et Bowering 1997; Woll et Gundersen 2004; Dennard et al. 2009). Cependant, les régions du détroit de Davis et d'Hudson demeurent jusqu'à aujourd'hui très mal documentées à ce sujet. Le flétan du Groenland se nourrit principalement des proies les plus abondantes au sein de son habitat et s'adapte en fonction de leur disponibilité (Majewski et al. 2017). Il serait alors risqué d'extrapoler les comportements trophiques de cette espèce à partir de résultats d'études de régions adjacentes et de périodes différentes (Pedersen et Riget 1993; Dennard et al. 2009). L'acquisition de nouvelles connaissances est donc primordiale pour la gestion de cette ressource dans une région où son exploitation est appelée à s'accroître.

L'essor de la crevette nordique dans les dernières décennies a fait d'elle une proie de plus en plus importante au sein du régime alimentaire du flétan du Groenland (Dwyer et al. 2010). Selon Sprout et al. (2016), nous serions présentement à l'aube d'un changement de régime sur les côtes de Terre-Neuve et du Labrador, favorisant les poissons de fonds au détriment des crustacés. On pourrait alors voir apparaître des changements considérables dans la dynamique des relations prédateur-proie entre ces deux groupes. Dans les régions du détroit de Davis et d'Hudson, cette nouvelle dynamique, couplée avec une potentielle augmentation de la biomasse de flétan du Groenland, pourrait avoir des implications importantes sur la gestion des stocks de flétan du Groenland et de crevette nordique. Présentement, ces deux espèces soutiennent d'importantes pêcheries à Terre-Neuve, au Labrador et pour les communautés autochtones du Nunatsiavut, du Nunavik et du Nunavut, représentant d'importantes sources de revenus et d'alimentation (ONCS et al. 2018; DFO 2021a). Pour opérer ces pêcheries de manière durable et appliquer des efforts de conservations solides pour ces espèces, il est nécessaire de détailler les relations prédateur-proie entre le flétan du Groenland et les espèces fourragères clés, dont la crevette nordique.

1.6 OBJECTIFS

L'objectif principal de cette étude vise à approfondir les connaissances sur le régime alimentaire du flétan du Groenland présent en mer du Labrador et dans le détroit d'Hudson, à l'aide d'analyses de contenus stomacaux. Des spécimens issus de plusieurs gammes de tailles, provenant de trois zones d'évaluation de pêche à la crevette nordique et capturés sur trois années d'échantillonnages (2018 à 2020) sont utilisés. Dans un premier temps, une description exhaustive du régime alimentaire sera réalisée dans le but de cibler les principales proies du flétan du Groenland dans l'ensemble de l'aire d'étude. L'alimentation sera ensuite interprétée en fonction de patrons ontogéniques, spatiaux et temporels. Dans un deuxième temps, nous évaluerons quels facteurs extrinsèques (zone, année, température, profondeur, latitude et longitude) et intrinsèques (longueur du prédateur) mesurés auront le plus d'influence sur le régime alimentaire. À la lumière de ces résultats, nous discuterons de l'écologie trophique du flétan du Groenland dans l'écosystème marin de la mer du Labrador et du détroit d'Hudson en relation avec les changements climatiques anticipés dans cette région.

CHAPITRE 2

DIET OF GREENLAND HALIBUT (*REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES*) IN THE EASTERN CANADIAN ARCTIC AND THE IMPORTANCE OF NORTHERN SHRIMP (*PANDALUS BOREALIS*) AS A PREY

2.1 ABSTRACT

Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) sustain one of the most lucrative fisheries in the Eastern Canadian Arctic and Labrador Sea. This species is also important in food web connectivity and benthic-pelagic coupling. Despite our relatively rich knowledge of the species, Greenland Halibut ecology in these specific areas remains poorly understood. The main goal of this study was to characterize the diet of Greenland Halibut collected in the Labrador Sea, Davis and Hudson Straits to investigate the predator-prey relationship with northern shrimp (*Pandalus borealis*), another commercially important species in Canada. Stomach contents analyses were conducted on 1199 fish captured from 2018 to 2020. Small specimens (<20 cm) fed on invertebrates while larger specimens (>60 cm) fed primarily on fish, indicative of an ontogenetic shift. The relative abundance of *Pandalus* shrimp species in the environment was reflected in the diet. Location appeared to be the most influential variable on the feeding patterns. Distinct oceanographic features among zones, resulting in differences in prey availability, could explain these results. In zones where fish prey were more abundant, selection occurred, especially for Arctic cod (*Boreogadus saida*) and redfish (*Sebastes* spp.). This behavior shows a preference of Greenland halibut for high-energy prey, which could facilitate better body condition and growth. In 2020, the redfish surge observed in the Labrador Sea was also reflected in the predator diet. These results shed light on the opportunistic nature of Greenland halibut, and its preference for fish. With the rapidly-changing oceanographic conditions of Arctic waters, a decrease of shrimp and a concurrent increase of groundfish is expected. Our results suggest that an immigration of new temperate fish species in the system could lead to a predation release on shrimp. This work will aid fisheries managers to make informed decision about these ecologically and commercially important species in Eastern Canada.

KEYWORDS: Diet, Stomach content, Greenland halibut, Labrador Sea, Trophic relationship

2.2 INTRODUCTION

Fisheries for Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) are well established all over the species' distribution, resulting in a global landing of about 129,000 tons in 2020 (FAO 2022). In Canadian waters, and especially for Newfoundland-Labrador and Nunavut communities, it represents one of the most valuable groundfish fishery with a value of 52 M\$ in commercial landings in 2020 (DFO 2021a). Since the late 1990s, Greenland halibut exploitation has constantly increased in the eastern Canadian Arctic due to a strong interest in expanding Arctic commercial fisheries (Treble and Nogueira 2020). In these regions, the access to fishing grounds is heavily dictated by sea ice conditions. With the predicted climate warming, reductions in the extent, duration and thickness of sea ice will certainly provide new opportunities to expand this fishery (Hedges et al. 2017) but also undoubtedly increase its impact on the ecosystem. Currently, there is scarce information about Greenland halibut ecology in the Labrador Sea, especially in the Davis Strait and Hudson Strait regions. Therefore, with an expected increase in fishing pressure in the future, there is currently a need to gather up-to-date knowledge on the species to ensure adequate stock management.

Greenland halibut is a circumpolar fish, mainly found in the North Atlantic and the North Pacific (Hedges et al. 2017). It is a benthic flatfish closely associated with the sea floor which occupies a top predator position in its ecosystem (Dennard et al. 2009; Giraldo et al. 2018). Unlike other flatfish, it can swim with the dorsal fin upwards similar to a pelagic fish, which provides great mobility (de Groot 1970). This unique behaviour also allows them to migrate vertically and feed in the water column, making them a key species in the benthic-pelagic coupling of Arctic marine ecosystems (Vollen and Albert 2008; Giraldo et al. 2018). Much evidence indicates that Greenland halibut are opportunistic feeders (Dwyer et al. 2010). Their diet is known to be influenced by many environmental and biological factors such as predator length (Yang and Livingston 1988; Bowering and Lilly 1992; Orr and Bowering 1997; Vollen et al. 2004), water depth (Yang and Livingston 1988; Orr and Bowering 1997; Hovde et al. 2002), prey availability (Orr and Bowering 1997; Dawe et al. 1998; Hovde et al. 2002), time of the year (Hovde et al. 2002; Solmundsson 2007; Vollen and Albert 2008) and spatial distribution (Chumakov and Podrazhanskaya 1986; Hovde et al. 2002; Vollen et al. 2004; Dwyer et al. 2010). Previous studies have shown that

Greenland halibut mainly feed on fish (de Groot 1970; Chumakov and Podrazhanskaya 1986; Bowering and Lilly 1992; Solmundsson 2007; Gauthier et al. 2020). However, because their diet can largely vary in relation to fluctuations in environmental conditions and prey availability, no assumptions on the feeding ecology of unstudied stocks can be made (Pedersen and Riget 1993b).

The confluence area between the Hudson Strait and the Labrador Sea is a highly dynamic system subjected to strong tidal currents and located in a transition zone between mixed and stratified waters (Hudon 1990). This area is characterized by a high level of temporal variability in species abundance, notably northern shrimp (*Pandalus borealis*) and striped shrimp (*Pandalus montagui*), causing fluctuations in trophic relations in the system (Hudon 1990; Siferd 2014). Thus, investigating the diet composition of Greenland halibut can facilitate a better understanding of key aspects of their ecology with insight on their ability to adapt their feeding strategies according to fluctuations in the environment.

The northern shrimp fishery is a major economic activity in the northwest Atlantic region of Canada (DFO 2018). Being a cold-water species, northern shrimp stocks from Shrimp Fishing Areas (SFAs) located on the southern Labrador and Newfoundland shelves are currently decreasing due to warming of these waters (DFO 2018, 2021b). Farther north, shrimp stocks located in Davis and Hudson Straits are still considered healthy (NAFO 2020). However, as water temperatures continue to rise, these stocks will presumably encounter similar biomass shifts. Because Greenland halibut abundance has been shown to change in relation to environmental conditions, there could be a northward migration of the stock in response to warming, and hence, an increase of the species abundance in northern Labrador Sea (Morgan et al. 2013; Wheeland and Morgan 2020). As northern shrimp are an important prey for Greenland halibut, the increasing presence of this predator could potentially cause a stronger predation pressure on shrimp (Chumakov and Podrazhanskaya 1986; Dwyer et al. 2010; Gauthier et al. 2020). Such new trophic dynamics will have important implications for the management of these two species of commercial interest. Therefore, investigating the prey-predator relationship linking them is crucial to inform robust conservation and management decisions.

The main goal of the current study was to assess diet composition and infer on feeding behaviour of Greenland halibut in the Labrador Sea, and to determine and interpret patterns in the prey species composition in relation to the predator's spatial and temporal distribution. The second objective

was to assess which of the measured variables (geographic distribution, year, predator length, water temperature, and depth) are the most influential on the Greenland halibut prey spectrum. In light of our results, the trophic relationship between Greenland halibut and northern shrimp is discussed to provide a better understanding of the dynamics between these two species.

2.3 METHODS

2.3.1 Study area and sampling

Sampling was carried out during the summers 2018-2020 in the Davis Strait, Hudson Strait and northern Labrador shelf regions in the Labrador Sea, an area covering three assessment zones for the northern and striped shrimp fishery used by Fisheries and Oceans Canada (DFO) for stock assessment: the Western Assessment Zone (WAZ), the Eastern Assessment Zone (EAZ) and the Shrimp Fishing Area 4 (SFA 4, Figure 3). The study area includes waters going from Cape Mugford (57°40'N) to Davis Strait (66°15'N) and includes the portion of Hudson Strait that extends from the Labrador Sea to 70°00'W. In all zones, sampling effort was carried out at depths ranging from 100 m to 750 m.

During each year, surveys were carried out over a 6-week period ranging from mid-July to late August onboard the *FV Aqviq*. This sampling effort was part of the Northern Shrimp Research Foundation (NSRF) and DFO's collaborative survey that has been in place since 2005. The survey was conducted using a random stratified sampling design. Consequently, each zone was divided into the following depth-based strata: 100-200 m, 200-300 m, 300-400 m, 400-500 m, and 500-750 m. Sampling locations within these areas were chosen at random, with the number of locations within a given depth stratum being proportional to the surface area of that depth stratum within the zone. Approximately 200 stations were sampled annually, with 15-minute tows using a standard Campelen 1800 shrimp trawl (12.8 mm codend mesh) in SFA 4, and a modified Campelen shrimp trawl (6.4 m footgear and 47 fishingline floats as opposed to the standard 4.3 m footgear and no floats) in WAZ and EAZ. In addition to direct quantification of the target species (*i.e.*, northern and striped shrimp), one of the other main objectives of the survey was to collect stomach samples of shrimp predator species such as American plaice (*Hippoglossoides platessoides*), Atlantic cod (*Gadus morhua*), redfish (*Sebastes* sp.), roughhead grenadier (*Macrourus berglax*), skates (Rajidae) and Greenland halibut. Greenland halibut stomachs were collected at 29 locations in

2018, 51 in 2019, and 26 in 2020 (Figure 3). The selection of stations for stomach sampling aimed to cover the widest possible geographical area with considerations for limited human resources and time available on a daily basis.

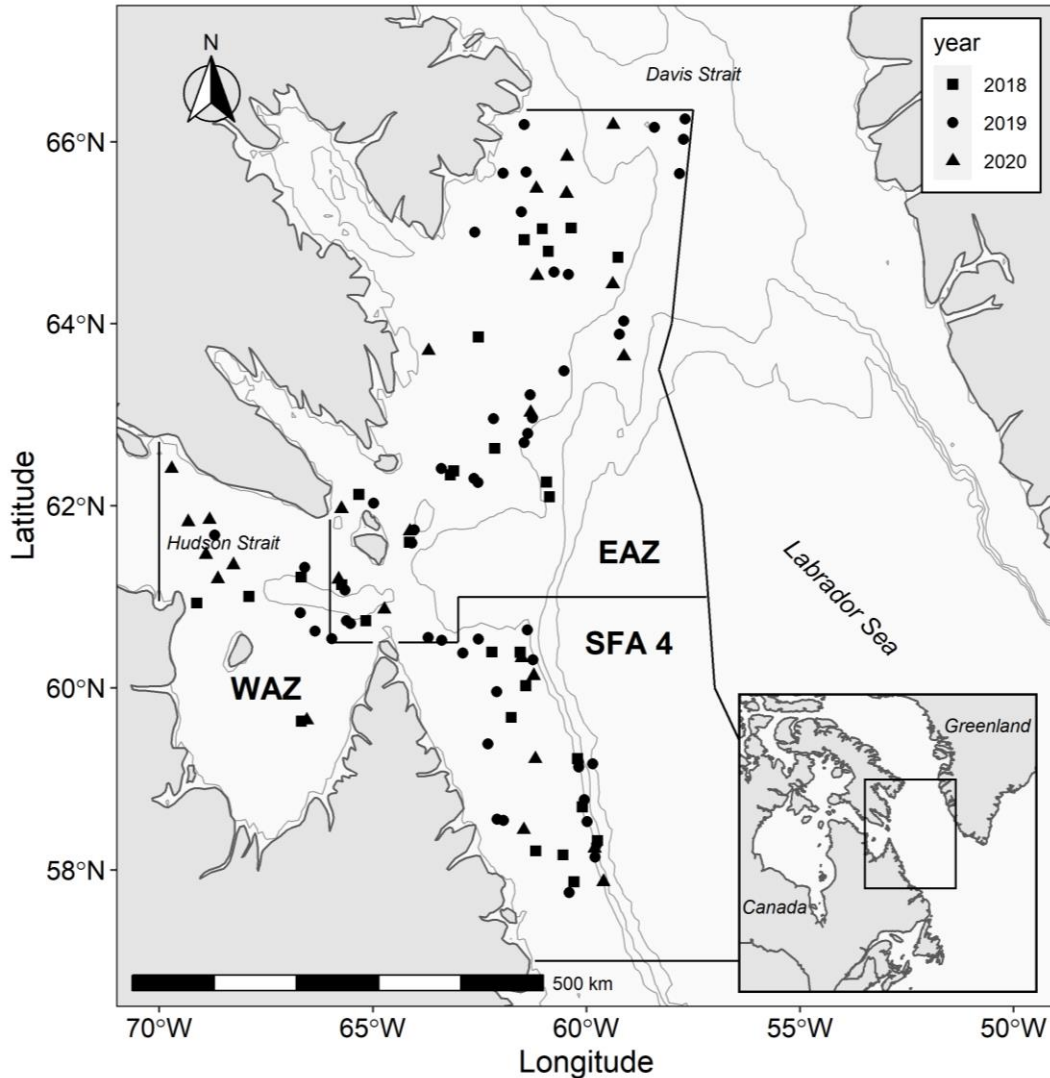


Figure 3. Locations of Greenland halibut collected for stomach analysis (n=106), and the division of the three assessment zones (WAZ, EAZ, and SFA 4) considered in the study.

2.3.2 Stomach sampling

In 2018 and 2019, up to 10 Greenland halibut stomachs per 5-cm size classes based on total length (TL) and depth strata were collected from each of the three zones. Fish were measured (TL), weighted, and sex was determined. Stomachs were frozen and stored for later content analysis. In

2020, whole specimens of Greenland halibut were randomly sampled at each station. Up to 9 specimens were sampled (*i.e.*, 3 small (0-30 cm), 3 medium (31-60 cm), and 3 large (61+ cm)). Fish were immediately frozen whole onboard the vessel upon capture and were preserved frozen until they were processed in the laboratory. In the laboratory, fish were measured (TL, 0.1 cm), weighted (0.01 kg), and then thawed to sample the stomachs.

2.3.3 Stomach analysis and taxonomic identification

Samples from the 2018 and 2019 surveys were analysed at DFO's Freshwater Institute in Winnipeg following their established protocol (Ouellette-Plante et al. 2020). Samples from the 2020 survey were analysed at the Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER) of the Université du Québec à Rimouski (UQAR) following the same protocol. Once thawed in the laboratory, the weight of the whole stomach, stomach lining, and stomach contents were determined using a fine-point scale (0.001 g). Mucous, sand, parasites, and other non-food items were not included in the weight of either the stomach lining or stomach contents. Contents were identified to the lowest possible taxonomic level that could be achieved with a high degree of certainty using a binocular microscope. The number of individuals within each taxonomic category was recorded, with an 'individual' defined as any specimen which had more than half of its body intact. Specimens which had less than half their body intact were described as 'partial' individuals and not counted. The lengths of up to 10 individuals within each taxonomic category were measured using digital calipers (0.01 mm). When available, otoliths were collected from the stomach contents and/or extracted directly from prey fish. Otolith length was measured using digital calipers. Shrimp species other than *Pandalus* spp., for which identification was impossible were categorized as Dendrobranchiata. Remaining items following separation of the stomach contents into the different taxonomic categories were often highly digested, unidentifiable material which was weighed and entered as 'unidentifiable material' in the database. Stomachs which contained a high degree of liquid (likely due to melted ice) had their contents strained and weighed following discard of the filtrate.

2.3.4 Diet analysis

Size classes used to analyse the effect of predator length on the diet were <20 cm, 20-29.9 cm, 30-39.9 cm, 40-49.9 cm, 50-59.9 cm and ≥ 60 cm. Greenland halibut diets were described using five different measures. First, the relative importance of different prey taxa was assessed in terms of percentage by number (%N), percentage by weight (%W) and percentage of occurrence (%O, Hyslop 1980). %O was used to quantify the proportion of Greenland halibut that feed on a given prey:

$$\%O = \frac{N_i}{N} \times 100 \quad (1)$$

where N_i is the number of stomachs in the sample containing prey i .

Then, the partial fullness index (PFI, Orr and Bowering 1997; Bernier and Chabot 2013) is calculated according to the equation:

$$PFI_{ij} = M_{ij} \times L_j^{-b} \times 10^4 \quad (2)$$

where M_{ij} is the mass of prey i in Greenland halibut j , L_j is the TL (cm) of Greenland halibut j and b is the specific allometric exponent calculated for Greenland halibut ($b = 3.31$). The latter corresponds to the slope of the linear relationship of Greenland halibut $\log_{10}(\text{mass})$ and $\log_{10}(\text{TL})$ ranging from 10 to 85 cm and collected for this study during the 2019 and 2020 surveys ($n = 566$; $r^2 = 0.99$, $P < 0.001$). The PFI adjusts the amount of each prey taxon found in a stomach for the effect of predator size. The mean PFI of prey i in the sample (year, size class and/or zone) was then obtained as follows:

$$PFI_i = \frac{1}{N} \times \sum_{j=1}^N PFI_{ij} \quad (3)$$

where N is the number of Greenland halibut in the sample.

PFI_i was then transformed into a percentage (% FI_i , percentage fullness index) (Bernier and Chabot 2013) to assess the proportion of the contribution of prey in the diet of Greenland halibut.

$$\%FI_i = \frac{PFI_i}{TFI} \times 100 \quad (4)$$

where Total stomach fullness i(TFI) is the sum of all PFIs:

$$TFI_j = \sum_{i=1}^I PFI_{ij} \quad (5)$$

$$TFI = \frac{1}{N} \times \sum_{j=1}^N TFI_j \quad (6)$$

where I represents the number of different prey taxa found in the sample.

2.3.5 Statistical analyses

Relationships between environmental variables and Greenland halibut diet were investigated using canonical correspondence analysis (CCA, Ter Braak 1986). Initially, the linearity of the response of explained (environmental/biological) variables to explanatory (prey items) variables was tested by comparing the length of gradients from detrended correspondence analysis (DCA). The length of the longest gradient in the DCA (5.6 S.D.) was greater than four standard deviation units which indicates a clear unimodal response in the data (Ter Braak and Smilauer 2002). Therefore, the unimodal method of CCA was employed. CCA is a direct gradient multivariate technique that directly associates the variation in one matrix with the variation in another (Ter Braak 1986; Legendre and Legendre 1998). In this study, Greenland halibut diet (species) was associated with location, environmental, and biological data. The variables included assessment zone, predator length, depth, temperature, year, latitude, and longitude. Only the most frequently occurring (%O > 2%) and highly contributing (%FI > 2%) prey taxa were included. Additionally, some taxa of secondary importance (e.g., *Boreomysis artica*, *Boreomysis tridens*, *Boreomysis* sp.) were combined to form relevant taxonomical groups (e.g., *Boreomysis* spp.) that were included in the analysis. Prey identified as *Pandalus* sp. were considered as either *Pandalus borealis* or *Pandalus montagui* according to the species present in the same content or same station. The CCA was performed with 365 samples (Greenland halibut stomach subsamples) distributed over 76 stations for which targeted prey groups were present and environmental and biological data were known.

To select and rank explanatory variables with significant ($P < 0.05$) contributions to the observed variation, forward stepwise selection of environmental variables was conducted. The

variance inflation factors (VIF) for each explanatory variable was calculated to test collinearity and redundancy. Any variable that yielded a $VIF > 4$ was removed from the final model. Forward-selection permutation tests (1000 permutations) were then used to test the significance ($P < 0.05$) of the model, terms, and canonical axes. Type two scaling of the triplot was used to emphasise the relationships among response variables. All analyses were performed with the R software version 4.1.2 (R Core Team 2021) using packages ‘vegan’ (Oksanen et al. 2020) and ‘ggvegan’ (Simpson 2019).

2.4 RESULTS

2.4.1 Stomach sampling dataset

From a total of 106 sampling sites (Figure 3), 1199 Greenland halibut stomachs were collected from 2018 to 2020 throughout the entire study area, of which 830 contained prey (31 % of stomach were empty). A total of 633 stomachs from 29 stations were sampled in 2018, 336 stomachs from 51 stations in 2019 and 230 stomachs from 26 stations in 2020 (Table 1). All years combined, 624 stomachs were collected in the EAZ, 296 in the WAZ and 279 in the SFA 4.

Mean \pm S. E. TL was 32.7 ± 14.8 cm for Greenland halibuts caught in 2018 and 36.0 ± 16.1 cm in 2019. In 2020, the mean \pm S. E. TL was much lower with 21.9 ± 9.3 cm (Figure 4). This low mean size does not reflect the size distribution in the catch; instead, it reflects the fish subsample that was retained in 2020 by the vessel crew when no biologist was allowed onboard due to COVID-19 restrictions. As a result, the range of fish from 2020 was only 10.5-48.5 cm, compared to 8.0-78.0 cm in 2018 and 9.9-84.9 cm in 2019.

The mean \pm S.E. depth (m) of the 106 sampling stations, including all three years and zones, was 362.2 ± 139.9 m with a range of 129.9-700.7 m. Greenland halibut were captured at similar depths within all years of sampling (Table 2). In 2018 and 2019, mean water temperatures were similar at stations where Greenland halibut were caught, while stations in 2020 were generally colder. Over the three years, the WAZ stations were notably colder than those in the other two zones, with 0.8 ± 1.1 °C (-0.8-2.2 °C), compared to 2.1 ± 1.4 °C (-1.4-4.2 °C) in the EAZ and 2.6 ± 1.8 °C (-0.8-4.4 °C) in the SFA 4. Additionally, the WAZ stations were generally shallower, with a mean \pm S.E. of 331.5 ± 82.6 m, but a narrower range of 159.0-418.7 m.

Table 1. Total number of sampled Greenland halibut stomachs by year, zone, and length group (values in parentheses represent the percentage of empty stomachs).

Length (cm)	TOTAL	2018			2019			2020		
		EAZ	WAZ	SFA4	EAZ	WAZ	SFA4	EAZ	WAZ	SFA4
< 20	335 (21)	99 (15)	36 (28)	25 (40)	39 (23)	8 (13)	8 (50)	78 (9)	32 (13)	10 (40)
[20-30[264 (27)	52 (33)	49 (29)	30 (27)	40 (43)	11 (0)	23 (39)	18 (39)	26 (12)	15 (0)
[30-40[285 (38)	58 (34)	41 (37)	63 (40)	42 (45)	11 (9)	31 (55)	14 (50)	14 (0)	11 (0)
[40-50[165 (44)	53 (45)	27 (37)	20 (55)	28 (39)	7 (14)	18 (61)	7 (29)	5 (20)	0
[50-60[94 (36)	32 (31)	15 (20)	7 (57)	29 (34)	4 (25)	7 (100)	0	0	0
≥ 60	56 (37)	14 (36)	6 (0)	6 (50)	21 (43)	4 (0)	5 (60)	0	0	0
TOTAL	1199 (31)	308 (30)	174 (30)	151 (40)	199 (38)	45 (9)	92 (55)	117 (20)	77 (10)	36 (11)

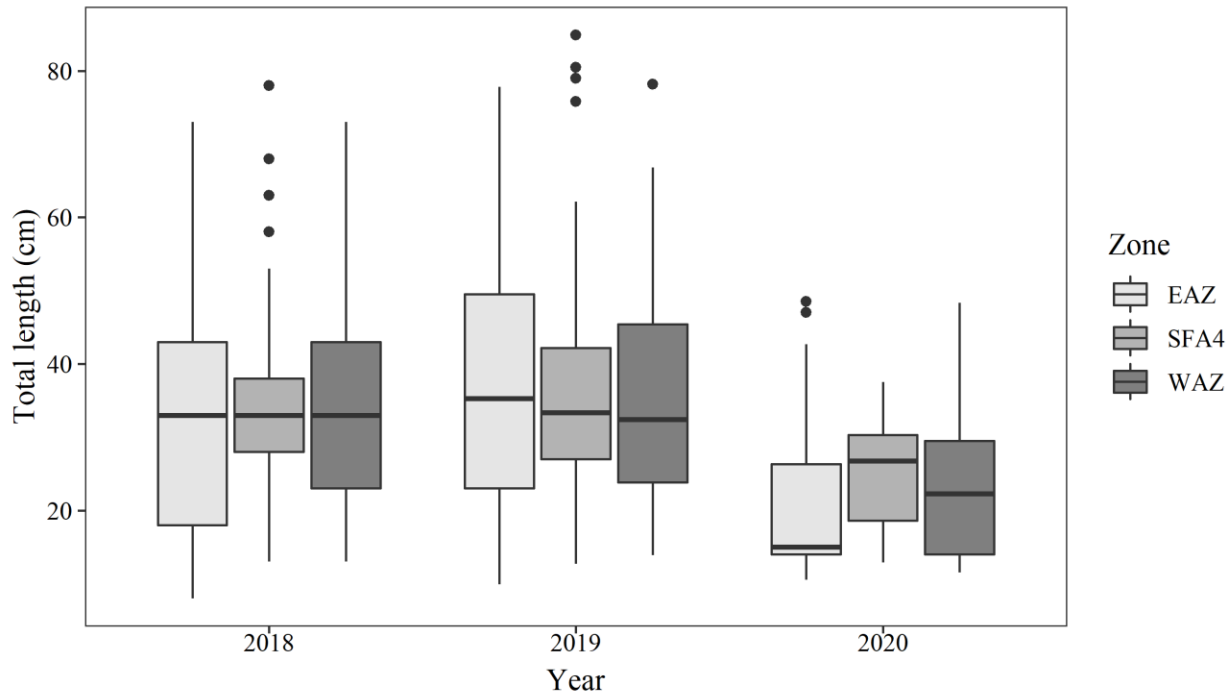


Figure 4. Total length (cm) distribution of Greenland halibut caught by year and zone. Boxes indicate the interquartile range (25th to 75th percentiles), with adjacent values as whiskers (5th and 95th percentiles), outlying values as black dots, and median indicated by the horizontal black line.

Table 2. Station depths and bottom temperatures by year and zone in which Greenland halibut were collected

Year	Zone	Depth range (m)	Depth \pm S.E. (m)	mean Bottom temp. range ($^{\circ}$ C)	Bottom temp. mean \pm S.E. ($^{\circ}$ C)	Number of stations
2018	EAZ	181.5 - 626.2	354.6 \pm 142.8	-0.54 to 3.9	2.5 \pm 1.2	15
	WAZ	—	334.65	—	-0.19	1
	SFA 4	160.0 - 613.8	336.4 \pm 156.6	-0.1 to 4.3	2.6 \pm 1.8	10
2019	EAZ	164.2 - 611.9	396.9 \pm 135.9	-1.4 to 4.2	2.2 \pm 1.4	29
	WAZ	205.1 - 418.7	339.5 \pm 92.2	-0.2 to 2.2	1.3 \pm 1.0	5
	SFA 4	129.9 - 700.7	360.1 \pm 163.2	-0.8 to 4.4	2.6 \pm 2.0	15
2020	EAZ	177.6 - 696.4	379.9 \pm 153.5	-1.1 to 3.8	1.5 \pm 1.4	13
	WAZ	159.0 - 412.2	325.3 \pm 88.7	-1.1 to 1.9	0.6 \pm 1.1	7
	SFA 4	136.5 - 501.1	276.2 \pm 142.3	-0.1 to 3.9	2.1 \pm 1.8	5
ALL	EAZ	164.2 - 696.4	381.9 \pm 140.4	-1.4 to 4.2	2.1 \pm 1.4	57
	WAZ	159.0 - 418.7	331.5 \pm 82.6	-0.8 to 2.2	0.8 \pm 1.1	13
	SFA 4	129.9 - 700.7	338.2 \pm 155.5	-0.8 to 4.4	2.6 \pm 1.8	30

2.4.2 Diet composition

The five measures for the assessment of prey contribution to Greenland halibut diet (%W, %N, %O, PFI, and %FI) based on the entire stomach dataset for each year are presented in Table 3. A total of 69 taxa were observed in the Greenland halibut diet. However, according to %FI and %O, only a small portion of specific prey identified at the genus or species level had a significant contribution to the diet. The genus *Themisto* sp. with the species *T. libellula* represented the most contributing prey to the Greenland halibut diet. *Pandalus* sp. and two species of the same genus: *Pandalus borealis* and *Pandalus montagui* were the most prevalent shrimp species to the diet. Mysids *Boreomysis* sp. and *B. arctica* were other notable invertebrate prey for Greenland halibut as well. *B. saida* was by far the most dominant fish species in the diet, followed by *L. fabricii*, *Sebastes* spp., *R. hippoglossoides* and *T. nybelini*. The cephalopods *Gonatus* sp. and *G. fabricii* completed the main prey species spectrum.

To provide a complete description and facilitate our understanding of the Greenland halibut diet while focusing on the most important prey species, the diet was represented by 13 categories built from the % FI results: 4 single taxa, 4 genera, 1 class and 4 broader categories of prey. While certain key taxa were singled out (*Pandalus borealis*, *Pandalus montagui*, *B. saida* and *R. hippoglossoides*), other important taxa were combined under the same genus to add weight to the category. For example, *Themisto* spp. includes *Themisto* sp. and *T. libellula*, while *Boreomysis* spp. includes *Boreomysis* sp., *B. arctica* and *B. tridens*. The broader categories included every other arthropod (Unidentified/other arthropod), every other fish (Unidentified/other fish), every other taxon not included in previous categories (Other) and unidentified stomach content material (Unidentified material).

Table 3. Diet composition of Greenland halibut expressed in percentage of weight (%W), percentage of number (%N), percentage of occurrence (%O), partial stomach fullness index (PFI) and percentage fullness index (%FI), by year.

Prey Taxon	%W			%N			%O			PFI			%FI		
	2018	2019	2020	2018	2019	2020	2018	2019	2020	2018	2019	2020	2018	2019	2020
ANNELIDA															
Polychaeta															
Unidentifiable Polychaeta	*	0.1	-	-	-	-	0.5	1.5	-	*	*	-	*	1.5	-
ARTHROPODA															
Unidentifiable Pycnogonida	*	-	-	0.2	-	-	0.2	-	-	*	-	-	*	-	-
Crustacea															
Unidentifiable Crustacea	1.9	0.3	*	0.6	-	-	17.9	9.2	0.5	0.02	*	*	4.1	0.8	*
Amphipoda															
Unidentifiable Amphipoda	*	1.2	1.9	0.5	0.4	1.8	1.6	3.4	22.1	*	0.01	0.05	0.5	2.6	10.3
<i>Apherusa</i> sp.	-	-	0.1	-	-	1.4	-	-	0.5	-	-	*	-	-	*
<i>Eusirus cuspidatus</i>	*	-	-	0.2	-	-	0.2	-	-	*	-	-	*	-	-
<i>Eusirus holmi</i>	0.1	0.1	-	0.3	0.4	-	0.5	-	-	*	-	-	*	-	-
<i>Themisto libellula</i>	0.2	-	0.1	10.9	-	2.7	6.5	-	2.6	0.01	-	*	2.4	-	0.2
<i>Themisto</i> sp.	0.8	0.5	2.0	36.7	12.9	45.2	27.5	24.3	30.3	0.10	0.04	0.07	25.2	13.1	14.4
Copepoda															
Unidentifiable Copepoda	-	*	-	-	-	-	-	0.5	-	-	*	-	-	*	-
<i>Calanus hyperboreus</i>	*	-	-	0.2	-	-	0.5	-	-	*	-	-	*	-	-
Decapoda															
Unidentifiable Decapoda	5.3	-	-	5.8	-	-	9.1	-	-	0.02	-	-	4.1	-	-
<i>Argis dentata</i>	*	0.4	-	0.2	0.4	-	0.2	0.5	-	*	*	-	*	0.6	-
<i>Atlantopandalus propinquus</i>	1.3	-	-	0.8	-	-	1.2	-	-	*	-	-	0.2	-	-
<i>Eualus</i> sp.	-	0.2	-	-	0.4	-	-	0.5	-	-	*	-	-	*	-
<i>Pandalus borealis</i>	15.9	12.2	5.6	10.0	8.4	2.7	15.2	9.2	2.6	0.05	0.02	0.01	13.0	6.1	2.0

<i>Pandalus montagui</i>	5.4	12.5	10.5	5.0	13.3	4.5	6.8	13.1	3.1	0.01	0.03	0.02	3.2	8.2	3.5
<i>Pandalus</i> sp.	2.1	2.0	2.1	0.5	1.1	1.8	1.6	2.4	2.1	*	*	0.01	1.2	0.9	1.6
<i>Pasiphaea multidentata</i>	0.5	-	-	2.4	-	-	2.3	-	-	*	-	-	0.2	-	-
<i>Pontophilus norvegicus</i>	-	0.1	-	-	0.4	-	-	0.5	-	-	*	-	-	*	-

Euphausiacea

Unidentifiable Euphausiacea	*	-	-	0.3	-	-	0.5	0.5	-	*	*	-	0.1	*	-
<i>Meganctiphanes norvegica</i>	-	*	0.3	-	0.4	1.4	-	0.5	1.5	-	*	0.01	-	*	1.1
<i>Thysanoessa</i> sp.	*	-	-	0.3	-	-	0.2	-	-	*	-	-	*	-	-

Mysida

Unidentifiable Mysida	*	*	*	0.2	0.4	1.8	0.2	0.5	1.0	*	*	*	0.1	*	*
<i>Boreomysis arctica</i>	1.3	2.2	0.2	11.9	28.5	1.4	12.6	11.2	1.0	0.01	*	*	2.5	1.4	0.1
<i>Boreomysis</i> sp.	*	1.0	0.6	0.2	2.7	5.4	0.2	5.3	3.6	*	*	0.01	*	0.6	2.0
<i>Boreomysis tridens</i>	*	-	-	0.6	-	-	1.4	-	-	*	-	-	*	-	-
<i>Mysis oculata</i>	*	-	*	0.3	-	0.5	0.7	-	0.5	*	-	*	0.1	-	*
<i>Mysis</i> sp.	-	*	-	-	0.4	-	-	0.5	-	-	*	-	-	0.1	-
<i>Pseudomma</i> sp.	-	*	-	-	0.4	-	-	0.5	-	-	*	-	-	*	-

Natantia

Unidentifiable Natantia	-	10.4	1.6	-	3.4	4.5	-	16.5	10.8	-	0.02	0.03	-	7.7	6.7
-------------------------	---	------	-----	---	-----	-----	---	------	------	---	------	------	---	-----	-----

BRYOZOA

Unidentifiable Bryozoa	-	*	-	-	0.4	-	-	0.5	-	-	*	-	-	*	-
------------------------	---	---	---	---	-----	---	---	-----	---	---	---	---	---	---	---

CNIDARIA

Anthozoa

Actiniaria

Hormathiidae	-	0.2	-	-	0.4	-	-	0.5	-	-	*	-	-	*	-
--------------	---	-----	---	---	-----	---	---	-----	---	---	---	---	---	---	---

ECHINODERMATA

Asteroidea**Spinulosida***Henricia* sp.

- * - - 0.4 - - 0.5 - - * - - *

Echinoidea

Unidentifiable Echinoidea

- * - - - - - 0.5 - - * - - *

Holothuroidea

Unidentifiable Holothuroidea

- * - - - - - 0.5 - - * - - 0.1 -

Ophiuroidea

Unidentifiable Ophiuroidea

- 0.1 - - - - - 0.5 - - * - - 0.1 -

Amphilepidida*Ophiopholis aculeata*

* - - 0.2 - - 0.5 - - * - - *

Ophiurida*Ophiura* sp.

- 0.1 - - 0.4 - - 0.5 - - * - - 0.1 -

FORAMINIFERA*Rhabdammina* sp.

- * - - - - - 0.5 - - * - - 0.4 -

MOLLUSCA**Cephalopoda**

Unidentifiable Cephalopoda

0.6 0.2 0.1 0.2 0.4 0.5 3.3 1.0 1.0 0.01 * * 2.2 0.5 0.3

Decabrachia

Unidentifiable Decabrachia

0.2 1.3 - 0.2 1.1 - 0.2 2.4 - * 0.02 - 0.1 5.1 -

Octobrachia

Unidentifiable Incirrata

0.1 - - 0.3 - - 0.2 - - * - - 0.3 - -

Oegopsida

<i>Gonatus fabricii</i>	-	-	6.2	-	-	0.5	-	-	0.5	-	-	0.01	-	-	1.6
<i>Gonatus</i> sp.	-	2.6	0.2	-	2.3	0.9	-	2.4	1.0	-	0.01	*	-	3.9	0.8

PORIFERA

Unidentifiable Porifera	-	0.2	-	-	-	-	-	1.9	-	-	*	-	-	*	-
-------------------------	---	-----	---	---	---	---	---	-----	---	---	---	---	---	---	---

PISCES

Unidentifiable Pisces	14.4	18.8	8.4	1.9	0.8	2.3	21.2	37.9	17.9	0.06	0.04	0.04	15.2	12.9	7.0
-----------------------	------	------	-----	-----	-----	-----	------	------	------	------	------	------	------	------	-----

Gadiformes**Gadidae**

Unidentifiable Gadidae	5.9	4.7	-	2.1	3.8	-	4.0	7.8	1.0	0.02	0.02	-	4.7	6.0	-
<i>Arctogadus glacialis</i>	0.5	-	-	0.2	-	-	0.2	-	-	*	-	-	0.2	-	-
<i>Boreogadus saida</i>	3.7	7.4	20.2	1.0	4.9	6.8	2.3	8.3	7.7	0.02	0.03	0.10	4.3	9.8	19.6

Macrouridae

<i>Macrourus berglax</i>	6.4	-	-	0.2	-	-	0.2	-	-	*	-	-	0.4	-	-
--------------------------	-----	---	---	-----	---	---	-----	---	---	---	---	---	-----	---	---

Myctophiformes**Myctophidae**

Unidentifiable Myctophidae	-	0.4	-	-	0.4	-	-	0.5	-	-	*	-	-	*	-
<i>Benthosema glaciale</i>	0.1	0.3	-	0.2	0.4	-	0.7	0.5	-	*	*	-	*	0.3	-

Perciformes**Stichaeidae**

<i>Leptoclinus maculatus</i>	-	0.4	-	-	0.4	-	-	0.5	-	-	*	-	-	0.6	-
<i>Lumpenus lamprettaeformis</i>	0.2	-	-	0.3	-	-	0.5	-	-	*	-	-	0.2	-	-
<i>Lumpenus</i> sp.	0.4	-	-	-	-	-	0.2	-	-	*	-	-	0.4	-	-

Zoarcidae																
<i>Lycodes</i> sp.	0.1	-	-	0.2	-	-	0.2	-	-	*	-	-	0.2	-	-	
Pleuronectiformes																
Unidentifiable Pleuronectiformes	-	1.9	-	-	0.4	-	-	0.5	-	-	*	-	-	0.6	-	
Pleuronectidae																
Unidentifiable Pleuronectidae	0.4	-	-	0.2	-	-	0.2	-	-	*	-	-	0.1	-	-	
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	14.6	3.0	-	1.0	0.8	-	1.4	1.0	-	0.01	*	-	1.8	0.6	-	
Scorpaeniformes																
Cottidae																
Unidentifiable Cottidae	6.7	0.2	-	1.1	0.4	-	1.9	0.5	*	0.01	*	-	2.6	0.6	-	
<i>Myoxocephalus</i> sp.	0.2	-	-	0.2	-	-	0.2	-	-	*	-	-	0.4	-	-	
<i>Triglops nybelini</i>	-	2.4	-	-	1.9	-	-	2.4	-	-	0.01	-	-	3.1	-	
<i>Triglops</i> sp	-	1.2	-	-	1.1	-	-	1.5	-	-	*	-	-	1.0	-	
Liparidae																
Unidentifiable Liparidae	-	1.4	0.8	-	1.9	0.9	-	3.4	1.0	-	0.01	*	-	2.4	0.5	
<i>Liparis fabricii</i>	4.7	3.7	6.5	2.3	3.8	5.4	3.7	4.9	4.6	0.02	0.01	0.02	3.8	3.5	4.4	
Sebastidae																
<i>Sebastes</i> sp.	-	-	18.4	-	-	7.7	-	1.0	10.3	-	-	0.04	-	-	7.9	
PRIAPULIDA																
Unidentifiable Priapulidae	*	-	-	0.2	-	-	0.2	-	-	*	-	-	*	-	-	
UNIDENTIFIABLE MATERIAL																
	5.3	6.1	12.0	0.3	-	-	24.9	13.6	-	0.02	0.01	-	5.9	4.8	-	

* < 0.1, PFI: * < 0.01

2.4.3 Effect of Greenland halibut size on diet

From a general standpoint, <20 cm Greenland halibut mainly fed on *Themisto* spp., with a 56 % contribution to the diet. Specimens from 20-59.9 cm mainly fed on fish and shrimp, suggesting that a diet shift occurs between the <20 cm and 20-29.9 size classes (Figure 5). Arctic cod was the most important prey for 20-29.9 cm fish (22 %), from where it decreased to a complete disappearance at 50-59.9 cm. Northern shrimp was predominant at 30-39.9 cm (20 %) and 40-49.9 cm (18 %) size classes. Striped shrimp also appeared to be a major prey for 20-59.9 cm Greenland halibut, and especially for 40-59.9 cm specimens where its contribution peaked at 12 %. In addition, a significant contribution of redfish (8 %) was observed for 30-39.9 cm fish, which represents the near exclusive size class that fed on that prey. Despite the modest contribution of cephalopods in the general diet, it had a notable presence in the feeding of 20-49.9 cm Greenland halibut. *Boreomysis* spp. had a noteworthy increase in the feeding of large specimens with a peaking contribution at 4 % for 50-59.9 cm fish. Cannibalism appeared in the diet of large Greenland halibut and was especially prevalent for the largest specimens. Indeed, ≥ 60 cm specimens showed a clear dominance of fish in their diet as shrimp decreased considerably, suggesting a second diet shift at these lengths.

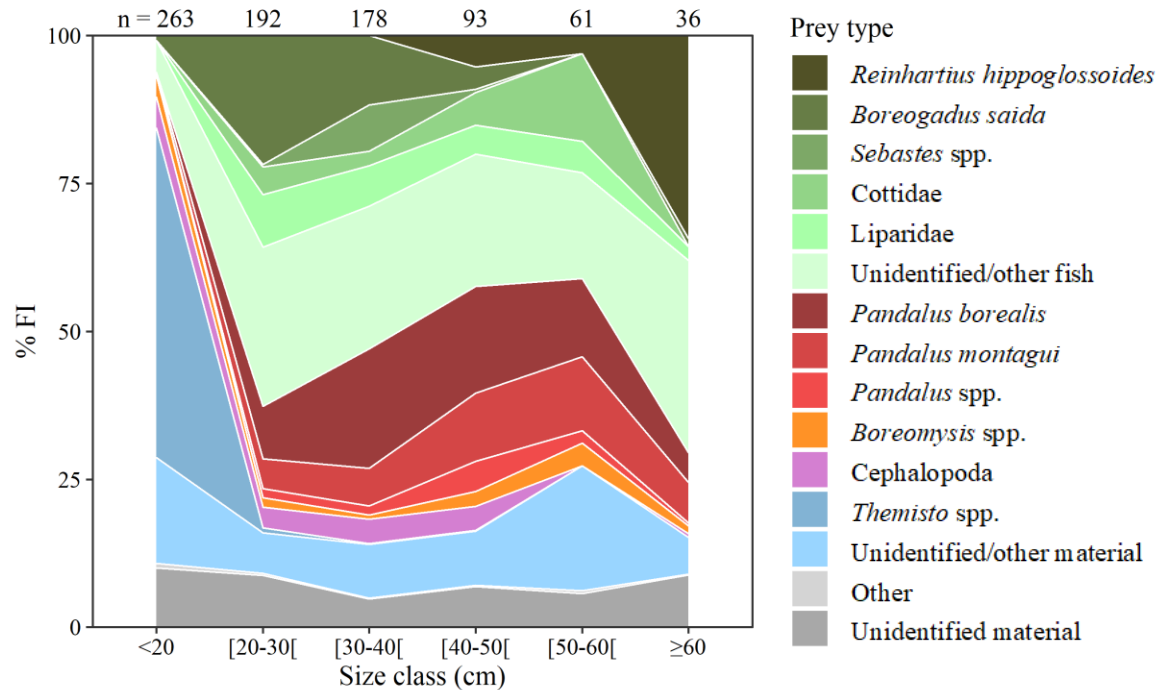


Figure 5. Contribution of the thirteen prey categories to Greenland halibut diet, expressed as partial fullness index (PFI) as a function of 10 cm size class. n = number of stomachs containing prey analysed for each size class.

2.4.4 Yearly variation of diet

In 2018, *Themisto* spp. was largely dominant in the diet of <20 cm Greenland halibut (67 %) (Figure 6). However, that contribution decreased from 2018 to 2020, as “Unidentified/other arthropod” increased. Year 2019 was characterized by a significantly higher presence of cephalopods in the diet than 2018 and 2020. Between <20 cm and 20-29.9 cm size classes, Greenland halibut from all years shifted from arthropods dominated to shrimp/fish-dominated diets. In the 20-39.9 cm lengths, a clear trend was observed from 2018 to 2020, as shrimp, and especially northern shrimp, drastically declined while fish contribution increased. In 2020, the 20-29.9 cm size class was dominated by Arctic cod with a massive contribution of 47 %, while redfish dominated the diet of the 30-39.9 cm size class with a contribution of 38 %. Moreover, redfish only appeared in diets in 2020. Specimens of ≥40 cm showed similar feeding patterns between 2018 and 2019. As it was noted in the general diet, main prey types were distributed between shrimp and

fish with increasing cannibalism for the larger specimens. In 2020, no specimens of more than 48.5 cm were analysed, which likely resulted in the absence of observed cannibalism that year. Compared to the two previous years, there was still a considerable contribution of Arctic cod to the diet for 2020. Interestingly, striped shrimp contribution increased ten-fold from 2019 (4 %) to 2020 (38 %) for 40-49.9 cm Greenland halibut. On the other hand, the contribution of northern shrimp decreased by half during the same timespan.

2.4.5 Spatial variation of diet

While *Themisto* spp. was a central prey for <20 cm halibut in all three zones, it was more prevalent in the EAZ fish diet, with a 66 % contribution (Figure 6). Along with *Themisto* spp., *Boreomysis* spp. was a highly contributing prey genus to the diet in the WAZ, which was a unique feature to this zone. In SFA 4, striped shrimp already had a significant contribution for <20 cm halibut. The diet shift from arthropods to fish and shrimp was not as clear in SFA 4 than in the two other zones. The diets of 20-59.9 cm specimens were distinctive among the three zones. EAZ was characterized by a fish dominated diet, had a significant contribution of northern shrimp, and a notable presence of cephalopods. On the other hand, northern shrimp nearly disappeared from the diet in the WAZ, where Greenland halibut fed primarily on fish, especially Arctic cod. In contrast, the diet in SFA 4 was dominated by *Pandalus* spp. shrimps and arthropods with an outstanding 78 % contribution of northern shrimp for 50-59.9 cm specimens. Redfish made the most of its important contribution among fish prey in SFA 4. Most of the cannibalism was observed in the WAZ at 40-49.9 cm and ≥ 60 cm size classes.

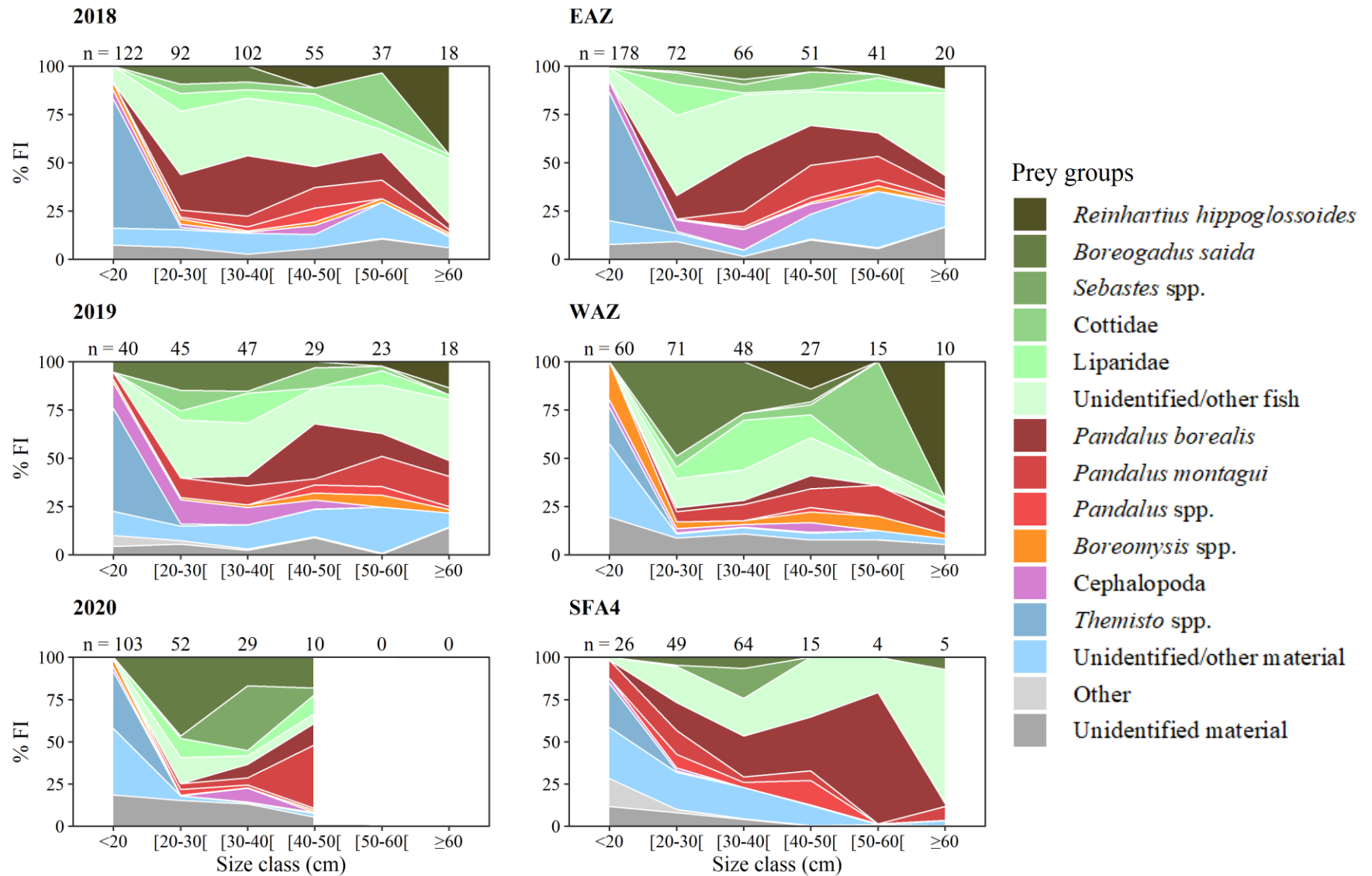


Figure 6. Contribution of the thirteen prey categories to Greenland halibut diet, expressed as partial fullness index (PFI) as a function of 10 cm size class, by year (left) and zone (right). n = number of stomachs containing prey analysed for each size class

2.4.6 Multivariate analysis

Forward-selection permutation tests (1000 permutations) tested the significance ($p < 0.05$) of every explanatory variable, which all of them were significant and consequently retained in the analysis. Latitude and longitude had a VIF of 6.1 and 6 respectively. As such, the two variables were removed to minimize multicollinearity (Gareth et al. 2013). Therefore, the final model included 5 variables and 8 dietary taxa.

The CCA results revealed a significant relationship between dietary data and explanatory variables ($p = 0.001$, $F = 17.05$). The model explained 25.1 % of the total variation. The first two canonical axes explained 74.3 % of the variance in the species data. Forward selection of the variables included in the CCA revealed that the Zone variable explained most variation in diet composition (10.5 %), followed by predator length (8.2 %), year (2.8 %), depth (1.9 %) and temperature (1.7 %), all of which were significant (Table 4). A permutation test confirmed that each of these variables significantly affected the variation in species data ($p < 0.001$).

Table 4. Results of the canonical correspondence analysis of Greenland halibut diet data showing chi square values of explanatory variables and significance levels of their effect (values in parentheses represent the percentage of total inertia).

Variable	Chi square	P-values
Zone	0.6785 (10.5%)	<0.001
Length	0.5254 (8.2%)	<0.001
Year	0.1788 (2.8%)	<0.001
Depth	0.1200 (1.9%)	<0.001
Temperature	0.1117 (1.7%)	<0.001
Total inertia	6.443 (100%)	
Constrained	1.614 (25.1%)	
Unconstrained	4.828 (74.9%)	

CCA results showed an ontogenetic shift in the Greenland halibut diet from smaller prey items (e.g., *Themisto* sp.) to larger prey items such as fish (e.g., Arctic cod, redfish and Greenland halibut) and shrimp (e.g., northern shrimp and striped shrimp), as indicated by the position of these taxa in relation to the vector representing predator length (Figure 7). The position of prey taxa in relation

to zone centroids also revealed where the predation on a given prey was most likely. For example, Arctic cod was highly associated with the WAZ, whereas striped shrimp was associated with the SFA 4 and cephalopods with the EAZ. Years occupied a relatively central position in the ordination space suggesting that they are not strongly associated with any specific prey items. CCA results revealed that Greenland halibut found at different water temperatures fed on different prey. For example, redfish and Arctic cod were associated with warmer and colder water temperatures, respectively. Prey taxa such as *Boreomysis* spp., cephalopods and *Themisto* spp. were strongly associated with depth. The depth vector also appeared to go along the predator length vector, which is expected for Greenland halibut as they migrate to deeper waters as they grow. That being, predation on smaller prey was generally observed at shallow depths and predation on larger prey at greater depths.

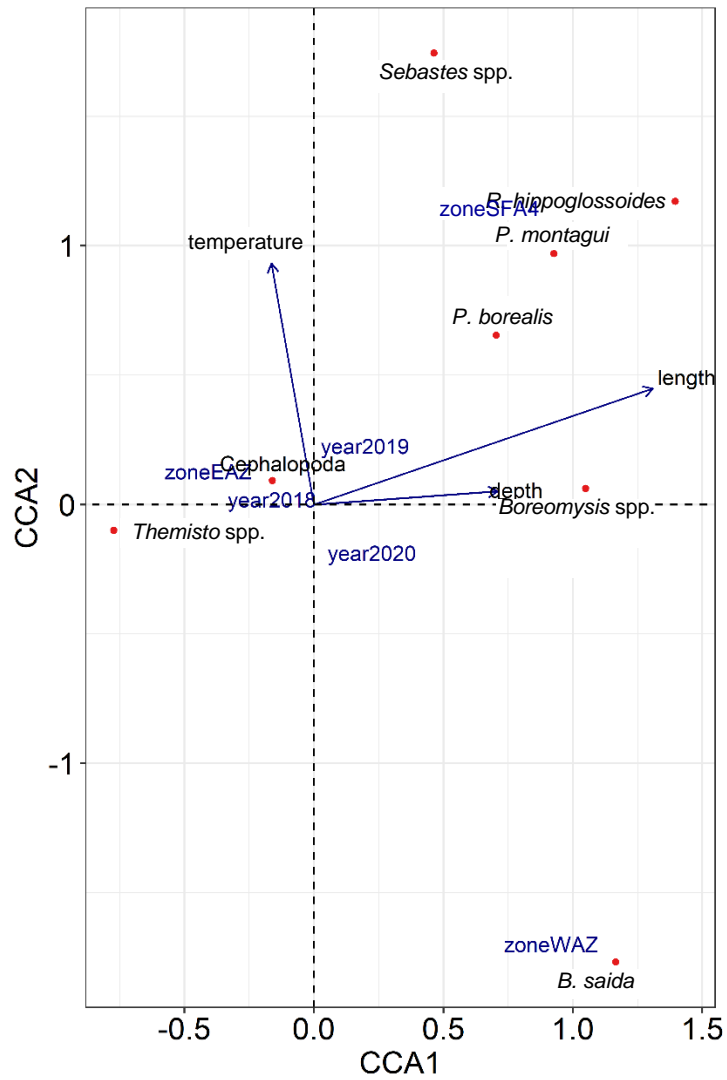


Figure 7. Canonical correspondence analysis ordination for diet data of Greenland halibut. Prey groups are plotted as red dots, indicating their optimal distribution in the ordination space. Continuous explanatory variables are represented by vectors (arrows), pointing towards the increase in gradient. Centroids for the categorical variable are represented in blue text.

2.5 DISCUSSION

2.5.1 Effects of size on Greenland halibut diet

Analysis of Greenland halibut diet composition revealed a clear pattern of ontogenetic dietary shifts. Generally, small Greenland halibut (<20 cm) fed on small crustaceans (i.e., amphipods), then quickly transitioned (<20 cm to 20-29.9 cm) to a diet based on fish and shrimp (i.e., Arctic cod, redfish, and *Pandalus* shrimp), while larger specimens (≥ 60 cm) preyed mainly upon fish. Ontogenetic dietary shifts have been commonly observed and documented in fish species (Sánchez-Hernández et al. 2019) including Greenland halibut (Orr and Bowering 1997; Vollen et al. 2004; Dwyer et al. 2010). These changes are attributed to a combination of factors, which include predation risks (Reñones et al. 2002; Kimirei et al. 2013), prey availability (Kimirei et al. 2013; Sánchez-Hernández and Cobo 2018), habitat use (Hammar et al. 2018), morphological constraints (Sánchez-Hernández et al. 2012) and swimming ability (Sánchez-Hernández and Cobo 2018). Small Greenland halibut (<20 cm) have a limited mobility, a small mouth gape and face high risks of predation. Thus, they typically inhabit shallower depths where they feed on smaller prey while avoiding large groundfish predators, including conspecifics (Dwyer et al. 2010; Wheeland and Morgan 2020). As they grow in size (≥ 20 cm), they acquire better swimming abilities and lower their risk of predation, allowing them to reach new habitats, which are usually represented by waters ranging from 400 m to 600 m depths in the case of medium-sized Greenland halibut (Wheeland and Morgan 2020). As our results showed, this allows them to feed on newly available prey such as small pelagic fish and shrimp, which are abundant in these environments (Bowering and Lilly 1992; Siferd 2014; Geoffroy et al. 2016), thus inducing a diet shift. Many studies also observed a prevalence of large groundfish (i.e., redfish, Greenland halibut, Atlantic cod, other Gadiforms) in the diet of ≥ 60 cm specimens, highlighting a second diet shift at these lengths (Yang and Livingston 1988; Bowering and Lilly 1992; Rodriguez-Marin et al. 1995; Vollen et al. 2004; Dwyer et al. 2010). As pointed by Vollen et al. (2004), a fish dominated diet for large specimens of non-specialist fish like the Greenland halibut is advantageous due to the greater energy content associated with fish compared to crustaceans. Moreover, larger specimens are usually found at greater depths (≥ 800

m, Peklova et al. 2012; Wheeland and Morgan 2020), where large groundfish are available. In this study, Greenland halibut were the main prey species for the largest (≥ 60 cm) specimens, indicating a high occurrence of cannibalism. Observations supporting an increase of cannibalism with predator size were previously made in the Flemish Pass by Rodriguez-Marin et al. (1995) and in the Davis Strait by Orr and Bowering (1997).

2.5.2 Spatial and temporal variations in the Greenland halibut diet

In this study, northern shrimp was the most important prey species for Greenland halibut captured in the Davis Strait (EAZ) and on the northern Labrador shelf (SFA 4). Many studies also described it as a key prey for this predator (Bowering and Lilly 1992; Pedersen and Riget 1993b; Orr and Bowering 1997; Hovde et al. 2002; Vollen et al. 2004; Gauthier et al. 2020). In the Labrador Sea and Davis Strait, the influence of Atlantic currents maintains bottom water temperatures above 1°C, which creates an optimal environment for northern shrimp (Hudon 1990). This species is mainly found between 1 and 3°C waters and 300-400m depths (Siferd 2014). Most Greenland halibut caught in the EAZ and SFA4 were found at similar temperatures and depths (

Table 2), which suggest that they shared the same habitat, making northern shrimp a widely available prey. Over a 25-year period, Dwyer et al. (2010) found a strong match between *Pandalus* spp. shrimp abundances from trawl surveys and their relative contribution to the diet of Greenland halibut in the Northwest Atlantic. These findings illustrate well the link between the two species, but also the opportunistic nature of Greenland halibut as it adjusts its feeding according to prey abundance. This trend becomes clearer as we compare northern shrimp and striped shrimp biomasses in the Labrador Sea. From 2018 to 2020, northern shrimp mean fishable biomass was five times higher than that of striped shrimp in the EAZ and 1.3 times higher in SFA 4 (DFO 2021b). This trend was reflected in the Greenland halibut diet as striped shrimp had a significantly lower contribution compared to northern shrimp during this period. In contrast, striped shrimp were more predominant in the diet of Greenland halibut caught in the WAZ. This phenomenon can be attributed to the segregation of the two shrimp species observed between the Labrador Sea and Hudson Strait waters (Hudon 1990; Siferd 2014). Arctic and subarctic waters meet at the mouth of Hudson Strait

and spread over Ungava Bay and western Hudson Strait. The influx of cold Arctic waters has a greater influence west of the Hudson Strait entrance (Hudon 1990), where the WAZ is located. Hence, it creates a more suitable environment for striped shrimp, a cold water species that is generally found in colder temperatures (-1 to 2°C) than northern shrimp (DFO 2018). These habitat preferences also match recorded temperatures from the survey, which were colder in the WAZ compared to the EAZ and SFA4 (

Table 2). From 2018 to 2020, striped shrimp biomass has been on average 2.8 times higher than northern shrimp in the WAZ, which can explain its higher contribution to the diet of Greenland halibut in this zone. Therefore, environmental conditions can influence shrimp distribution and consequently its frequency in the diet of Greenland halibut. Determining the oceanographic features associated with management units appears to be crucial as it can help explain the distribution of potential prey and the community structure on which Greenland halibut feed.

Although there is a link between the abundance of shrimp in the environment of Greenland halibut and the contribution of these prey to its diet, the predator functional response must be considered when investigating diet trends related to community structure (Dwyer et al. 2010). It implies that changes observed in predator diet composition reflect the relative changes in availability among prey groups rather than their absolute changes in abundance (Koen-Alonso 2007). In all three assessment zones, we observed a similar total biomass of *Pandalus* shrimp over the three years. However, there was a significantly stronger dominance of fish in the diet of Greenland halibut caught in the WAZ (Figure 6). In this case, the low contribution of shrimp could be attributed to the high availability of fish in the zone, which Greenland halibut could be actively targeting over shrimp, due to their presumed higher energetic content (Elliott and Gaston 2008). Other studies also reported the selectivity of fish prey over invertebrates in Greenland halibut feeding behaviour (Pedersen and Riget 1993b; Vollen et al. 2004; Solmundsson 2007). Vollen et al. (2004) studied specimens from the Svalbard area and found that fish caught in localities with high presence of northern shrimp were mainly feeding on Arctic cod and Atlantic cod. Small pelagic fish have been described to contain some of the highest energy densities as they mature at small lengths and require high lipid concentrations for buoyancy in the water column (Anthony et al.

2000; Elliott and Gaston 2008). In Arctic waters, this directly applies to Arctic cod, which was defined as one of the most energy-rich prey species in many ecosystems (Cairns 1984; Weslawski et al. 1994; Elliott and Gaston 2008; Harter et al. 2013). In the present study, Arctic cod was a major prey for predators caught in the WAZ (Figure 6). The relatively high contribution of this prey to the diet of Greenland halibut compared with its relative abundance in the environment suggests a preference for this fish in this zone. In 2017, the biomass of Arctic cod was estimated at about 20,000 tons (DFO 2020a), compared to about 55,000 tons of fishable *Pandalus* shrimp in the same year (DFO 2021b). Moreover, the percentage of empty stomachs in the WAZ was low (Table 1), indicating high feeding intensity (Vollen et al. 2004), likely attributable to the presence of attractive prey in the zone such as the high-energy content Arctic cod. Like many studies documented (Logerwell et al. 2011; Astthorsson 2012; Majewski et al. 2016), our results showed that Arctic cod presence in the diet was also strongly associated with cold waters (Figure 7), as found in Hudson Strait. In addition, catches from the NSRF survey target bottom-dwelling Arctic cod and, as this species is widely distributed throughout the water column, these numbers are undoubtedly underestimating the total biomass in the system (Walkusz et al. 2019). Many studies confirmed the contribution of pelagic sources in the diet of Greenland halibut (Solmundsson 2007; Vollen and Albert 2008; Dennard et al. 2009; Giraldo et al. 2018). Thus, the pelagic portion of the Arctic cod population, for which the biomass remains unknown, could be significant for Greenland halibut in the WAZ.

Although our results indicated that sampling year was not one of the most influential variables on the diet, there was a change in the feeding behaviour of Greenland halibut from 2019 to 2020. As there was nearly no redfish in the diet in 2018 and 2019, it became the main prey for 30-39.9 cm fish in 2020, particularly in SFA 4 (Figure 6). Redfish was often documented as a major prey for Greenland halibut (Chumakov and Podrazhanskaya 1986; Bowering and Lilly 1992; Pedersen and Riget 1993a; Vollen and Albert 2008; Gauthier et al. 2020). Some studies noted a presence of larger specimens of redfish (>20 cm) in the diet which were consumed at great depths (>500 m) by large Greenland halibut (>60 cm) (Chumakov and Podrazhanskaya 1986; Vollen and Albert 2008; Gauthier et al. 2020). In the present study, the length of redfish ingested by Greenland halibut ranged from 8.5 cm to 9.8 cm. None of them were found in stomachs of fish caught at more than 380 m

depth, and no Greenland halibut larger than 48.5 cm were caught in 2020, which could explain the lack of bigger redfish specimens in the diet. In 2020, DFO surveys and fishing vessels operating on the Labrador shelf reported a very high abundance of small redfish in the zone which could be an indicator of a recent strong recruitment event, similar to that recently observed in the Gulf of St. Lawrence (Burns et al. 2020). The size of redfish ingested by Greenland halibut corresponds to fish of age 1+ (Saborido-Rey et al. 2004; Senay et al. 2021), and the narrow length range suggests that they were from the same cohort, presumably from 2019. As Dwyer et al. (2010) observed for Newfoundland-Labrador specimens, newly available prey appear to be well reflected in the Greenland halibut diet.

2.5.3 Greenland halibut trophic ecology in a changing environment

Our results showed that *Pandalus* spp. shrimp were important prey in the diet. However, much evidence supported the fact that they were not selected by Greenland halibut among the whole prey spectrum. In the future, this trend could be accentuated as water temperatures rise in the Arctic, and environmental conditions become less favorable for shrimp species (Ouellet et al. 2017; Le Corre et al. 2021). Ocean warming can reduce thermal habitat for shrimp and alter the phenological match between egg hatching and the spring phytoplankton bloom, which makes this species very sensitive to climate-associated changes (Greene et al. 2009; Koeller et al. 2009). In the northwest Atlantic, these changes were seen in the community structure by the mid-late 2000s, as fish functional groups began to show increases in biomass and crustaceans started to decline (DFO 2014). Recently, there has been a significant warming trend in the Arctic marine ecosystems, including the Labrador Sea (DFO 2020b). Thus, it will certainly have an impact on the ecosystems in the EAZ, WAZ and SFA 4. On the other hand, these new environmental conditions are expected to create more suitable habitat for groundfish (e.g., Greenland halibut). Studies showed that Greenland halibut can migrate in relation to water temperature (Morgan et al. 2013; Wheeland and Morgan 2020). A northward shift of the abundance centroid of the species is thus expected as temperature rises, which will possibly increase the predation pressure on its prey, including *Pandalus* spp. shrimp (Lilly et al. 2000; Link et al. 2009). Unfavorable environmental conditions coupled with increased predation

pressure, notably by Greenland halibut, could be contributing to a potential decline of the shrimp resource in the future.

On the other hand, warming water temperature in the Labrador Sea could also create favorable conditions for the colonisation of new species in the environment (Carscadden et al. 2013). In Cumberland sound, capelin is the most important prey for Greenland halibut (Dennard et al. 2009). Its presence was noted in the region since the early 2000s. This new occurrence was directly associated with rising temperatures in the area, as capelin distribution is known to be greatly influenced by climate change (Yurkowski et al. 2018). Huse and Ellingsen (2008) also suggested that capelin can establish new spawning areas in response to predicted climate change scenarios. More recently, Carscadden et al. (2013) observed temperature-related shifts in the distribution of the northwest and northeast-central Atlantic populations in Newfoundland, Labrador, and Iceland waters. Capelin is already a major prey for Greenland halibut present in Newfoundland and Labrador waters, where the two species overlap (Chumakov and Podrazhanskaya 1986; Bowering and Lilly 1992; Dwyer et al. 2010). Therefore, a northward migration of the species could significantly increase its presence in the Labrador Sea, and hence, in the diet of Greenland halibut. Ulrich and Tallman (2021) observed a similar shift in Arctic char's (*Salvelinus alpinus*) diet, another opportunistic predator, as capelin invaded the Cumberland sound waters. In response to this newly available prey, Arctic char shifted their diet from invertebrate-based to fish-based, which resulted in a better overall condition of the population. In scenarios where more-temperate fish species such as capelin would undertake northward migrations and colonize Arctic waters, Greenland halibut would presumably be targeting these high-lipid prey, which would potentially contribute to better growth rates, body conditions, and reproduction (Dwyer et al. 2010; Yurkowski et al. 2018; Ulrich and Tallman 2021), while inducing a predation release on other prey such as *Pandalus* spp. shrimp. Our results reflected this behaviour as Greenland halibut were intensely feeding on redfish in 2020. In SFA 4, where the increase of redfish in the diet was the most predominant, there was a three-fold decrease of Greenland halibut predation on *Pandalus* spp. shrimps (data not shown), while the stocks remained stable (DFO 2021b).

Greenland halibut diet was significantly influenced by zone, temperature, depth, year, and predator length. Although the major proportion in the variance of prey data remained unexplained, the spatial and ontogenetic components appeared as the most important variables affecting the diet. The diet of Greenland halibut was distinct among zones, especially when oceanographic conditions were different, which potentially influenced community structure and prey availability. In zones with high abundance of fish species such as Arctic cod and redfish, selection towards these high-energy prey was observed. The expected future increase of temperate fish species in the Arctic as a response to climate change could be favourable for Greenland halibut condition, and release predation pressure on invertebrate species such as *Pandalus* spp. shrimps. Changes in the growth and condition of Greenland halibut in these regions could have significant economic and cultural implications. Pursuing the ongoing monitoring of the energetic content of Greenland halibut in relation to their diet would be helpful to understand the selectivity process outcomes for this species and predict future stock conditions in response to the changing environment.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude avait pour but d’approfondir nos connaissances sur l’écologie trophique du flétan du Groenland, espèce qui soutient d’importantes pêcheries dans l’Atlantique nord-ouest et dans l’Est de l’Arctique canadien. Pour ce faire, près de 1200 spécimens en provenance des régions du plateau du Labrador, des détroits d’Hudson et de Davis ont été étudiés afin de caractériser le régime alimentaire du flétan du Groenland et d’évaluer l’influence de facteurs biologiques et environnementaux sur celui-ci.

Ces travaux ont permis de mettre en évidence l’influence de la taille du prédateur sur le régime alimentaire. Comme plusieurs études l’ont démontré (Yang et Livingston 1988; Bowering et Lilly 1992; Rodriguez-Marin et al. 1995; Orr et Bowering 1997; Vollen et al. 2004; Dwyer et al. 2010), des changements alimentaires ontogéniques s’opèrent à des tailles d’environ 20 cm et 60 cm, passant d’un régime principalement composé d’amphipodes, vers une alimentation de crevettes et poissons, pour finalement s’établir en tant que piscivore aux tailles supérieures. Ces changements sont principalement liés à une meilleure capacité de prédation avec l’augmentation de la taille, ce qui permet au flétan du Groenland de se nourrir de proies plus grosses et plus riches en lipides, comme les poissons. Nos résultats ont également démontré que les flétans avaient une alimentation distincte en fonction des zones de captures. L’abondance relative des proies dans les différentes zones était bien reflétée dans l’alimentation, suggérant un comportement alimentaire opportuniste chez cette espèce. Cette tendance était particulièrement visible pour les crevettes du genre *Pandalus*, espèces ayant une distribution fortement influencée par la température de l’eau. Cela étant, la variabilité des conditions océanographiques entre les zones apparaît comme étant déterminante pour l’alimentation du flétan du Groenland, par son influence sur la composition spécifique des communautés dans l’environnement.

Lorsque qu’abondant dans l’environnement, le poisson était sélectionné comme proie par le flétan du Groenland. Ce phénomène était prédominant dans la région du détroit d’Hudson, où l’importance de la morue arctique était disproportionnellement élevée dans l’alimentation par rapport au reste des proies présentes dans l’environnement. Comme d’autres études l’ont démontré

(Cairns 1984; Weslawski et al. 1994; Elliott et Gaston 2008; Harter et al. 2013), la morue arctique est une proie riche en lipides procurant un avantage énergétique significatif comparativement aux crustacées, ce qui pourrait expliquer la sélection de celles-ci par le flétan. Cependant, des relevés pélagiques et benthiques combinés sont nécessaires pour établir la biomasse totale de cette proie dans l'environnement, tel que recommandé par Walkusz et al. (2013). Il est donc difficile à l'heure actuelle de bien évaluer l'importance de la sélectivité de cette proie par le flétan. Néanmoins, nos résultats mettent en lumière le potentiel avantage énergétique qu'ont les spécimens présents dans le détroit d'Hudson comparativement aux zones où les espèces de poissons proies sont moins abondantes.

Dans le même ordre d'idées, l'augmentation anticipée de la biomasse d'espèces de poissons proies en mer du Labrador, causée par le réchauffement des masses d'eau, pourrait avoir un impact considérable sur l'alimentation du flétan du Groenland. Des espèces comme le capelan auraient potentiellement la capacité de coloniser ces écosystèmes marins arctiques et devenir des proies majeures pour le flétan. Une diminution de la pression de prédation sur la crevette pourrait alors s'opérer, tout en permettant une meilleure condition corporelle des prédateurs. À partir des résultats de cette étude, des travaux mettant en relation le contenu énergétique du flétan du Groenland et de ses proies pourraient être réalisés afin de mieux comprendre les mécanismes de sélectivité et d'avantages énergétiques. Déterminer la condition générale des spécimens dans les différentes zones d'exploitation et faire le lien avec leur alimentation permettrait de mieux comprendre la dynamique des stocks et fournirait de meilleurs outils aux gestionnaires pour appliquer des mesures adaptées aux différentes réalités.

Une des limites inhérentes de notre étude était la faible résolution temporelle du régime alimentaire par la méthode d'analyse de contenus stomacaux. Effectivement, cette méthode ne donne qu'un aperçu très ponctuel de l'alimentation, ce qui peut mener à des biais importants. Il est possible par exemple qu'un événement ponctuel de prédation intense sur une proie secondaire soit capturé par les analyses, ce qui surestimerait l'importance réelle de cette proie dans l'alimentation générale du flétan du Groenland. De plus, les différents taux de digestions des types de proies peuvent complexifier l'identification de certains taxons et par conséquent diminuer leur importance

apparente au sein du régime alimentaire. Avec un relevé limité à la période estivale, cette méthode ne permet pas d'évaluer les changements alimentaires saisonniers. L'analyse d'isotopes stables est une méthode complémentaire qui pourrait permettre d'augmenter la résolution temporelle, d'estimer la position trophique des différentes espèces de la communauté et fournir de l'information sur les flux d'énergie et la structure du réseau trophique. Au cours de la présente étude, un jeu de données de signatures isotopiques de flétans du Groenland et de ses proies a été mis sur pied. Pour faire suite à la présente étude, ces données pourront être mises à profit pour approfondir nos connaissances sur l'écologie trophique du flétan du Groenland en mer du Labrador.

L'augmentation anticipée de l'exploitation du flétan du Groenland dans l'Est de l'Arctique canadien aura des impacts socio-économiques marqués sur les communautés nordiques. La pérennité de cette ressource résidera dans la mise en place de stratégies d'exploitation durable. Cela passe par l'étude de la dynamique des populations de flétan du Groenland et de leurs divers traits de vie, incluant son écologie trophique. La gestion écosystémique des ressources halieutiques est mise de l'avant à l'échelle internationale. Étant considéré comme un indicateur de l'écosystème (Dwyer et al. 2010), faire l'acquisition de connaissances de base sur l'écologie trophique du flétan du Groenland permet non seulement de prévenir les gestionnaires de possibles changements dans la production, mais également d'évaluer plusieurs autres composantes au sein de l'écosystème, tels les changements climatiques et la distribution des espèces (Gaichas et al. 2010, Ulrich et Tallman 2021). Ces informations contribueront à l'implantation d'une gestion écosystémique de cette ressource, consistant à maintenir les relations au sein de l'écosystème marin de la mer du Labrador dans une perspective de gestion durable.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anthony, J.A., Roby, D.D., and Turco, K.R. 2000. Lipid content and energy density of forage fishes from the northern Gulf of Alaska. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **248**: 53–78.
- Astthorsson, O.S. 2012. Distribution, abundance, and biology of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin 1773), in Icelandic waters. ICES CM 2012/M:04. 18 pp.
- Bernier, B. et Chabot, D. 2013. 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. Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2012/140. viii + 85 p.
- Boje, J. 2002. Intermingling and seasonal migrations of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) populations determined from tagging studies. *Fish. Bull.* **100**: 414–422.
- Boje, J., and Hareide, N.R. 1993. Trial deepwater longline fishery in the Davis Strait, May–June 1992. NAFO SCR Doc. 93/53, Serial No. N2236: 6 p.
- Bowering, W.R., and Brodie, W.B. 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, 113-160.
- Bowering, W.R., and Lilly, G.R. 1992. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) off southern Labrador and northeastern Newfoundland (Northwest Atlantic) feed primarily on capelin (*Mallotus villosus*). *Netherlands J. Sea Res.* **29**: 211–222.
- Ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**: 1167–1179.
- Brander, K.T. 2003. Changes in fish distribution in the Eastern North Atlantic: are we seeing a coherent response to changing temperature? *ICES Mar. Sci. Symp.* **219**: 261–270.
- Bratney, J., Cadigan, N.G., Dwyer, K., Healey, B.P., Morgan, M.J., Murphy, E.F., Parsons, D.M., and Power, D. 2011. Assessment of the cod (*Gadus morhua*) stock in NAFO Divisions 2J+3KL in 2010. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2010/103. viii) + 108 p.

- Bundy, A. 2001. Fishing on ecosystems: The interplay of fishing and predation in Newfoundland-Labrador. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**: 1153–1167.
- Burns, C.M., Lauzon F., Plourde S., Sirois P., Robert D. 2020. Interannual variability of diet composition and prey preference of larval redfish (*Sebastes* spp.) in the Gulf of St. Lawrence. *J. Plankton Res.* **42**: 581-594.
- Cairns, D.K. 1984. The foraging ecology of the Black Guillemot (*Cepphus grylle*) [Thesis]. [Ottawa (ON)]: Carleton University.
- Carscadden, J.E., Frank, K.T., and Leggett, W.C. 2001. Ecosystem changes and the effects on capelin (*Mallotus villosus*), a major forage species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**: 73–85.
- Carscadden, J.E., Gjørseter, H., and Vilhjálmsson, H. 2013. A comparison of recent changes in distribution of capelin (*Mallotus villosus*) in the Barents Sea, around Iceland and in the Northwest Atlantic. *Prog. Oceanogr.* **114**: 64–83.
- Chumakov, A.K., and Podrazhanskaya, S.G. 1986. Feeding of Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic. *NAFO Sci. Council. Stud.* **10**: 47–52.
- Claireaux, G., Webber, D.M., Kerr, S.R., and Boutilier, R.G. 1995. Physiology and behaviour of free-swimming Atlantic cod (*Gadus morhua*) facing fluctuating temperature conditions. *J. Exp. Biol.* **198**: 49–60.
- Dawe, E.G., Bowering, W.R., and Joy, J.B. 1998. Predominance of squid (*Gonatus* spp.) in the diet of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) on the deep slope of the northeast Newfoundland continental shelf. *Fish. Res.* **36**: 267–273.
- de Groot, S.J. 1970. Some notes on an ambivalent behavior of the Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* (Walb.) Pisces: Pleuronectiformes. *J. Fish Biol.* **2**: 275-279.
- Dennard, S.T., McMeans, B.C., and Fisk, A.T. 2009. Preliminary assessment of Greenland halibut diet in Cumberland Sound using stable isotopes. *Polar Biol.* **32**: 941–945.
- DFO. 2014. Short-Term Stock Prospects for Cod, Crab and Shrimp in the Newfoundland and Labrador Region (Divisions 2J3KL). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Resp. 2014/049.

DFO. 2018. Integrated Fisheries Management Plan: Northern shrimp and striped shrimp – Shrimp fishing areas 0, 1, 4-7, the Eastern and Western Assessment Zones and North Atlantic Fisheries Organization (NAFO) Division 3M. 84 pp.

DFO. 2020a. Review of Arctic Cod (*Boreogadus saida*) bycatch in Canadian Arctic Shrimp Fisheries. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep. 2020/007.

DFO. 2020b. Stock status of redfish in NAFO SA 2 + Divs. 3K. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep. 2020/21.

DFO. 2021a. Seafisheries landed value by province, 2020 [online]. [Cited Friday, Novembre 4th 2022] <https://www.dfo-mpo.gc.ca/stats/commercial/land-debarq/sea-maritimes/s2020pv-eng.htm>

DFO. 2021b. Assessment of Northern Shrimp (*Pandalus borealis*) and Striped Shrimp (*Pandalus montagui*) in the Eastern and Western Assessment Zones, February 2021. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep. 2021/014.

DFO. 2021c. An Assessment of Northern Shrimp (*Pandalus borealis*) in Shrimp Fishing Areas 4–6 and of Striped Shrimp (*Pandalus montagui*) in Shrimp Fishing Area 4 in 2020. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep. 2021/049.

Drinkwater, K.F. 2002. A review of the role of climate variability in the decline of northern cod. Am. Fish. Soc. Symp. **32**: 113-130.

Duffy-Anderson, J.T., Blood, D.M., Cheng, W., Ciannelli, L., Matarese, A.C., Sohn, D., Vance, T.C., and Vestfals, C. 2013. Combining field observations and modeling approaches to examine Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) early life ecology in the southeastern Bering Sea. J. Sea Res. **75**: 96–109.

Dwyer, K.S., Buren, A., and Koen-Alonso, M. 2010. Greenland halibut diet in the Northwest Atlantic from 1978 to 2003 as an indicator of ecosystem change. J. Sea Res. **64**: 436–445.

Elliott, K.H., and Gaston, A.J. 2008. Mass–length relationships and energy content of fishes and invertebrates delivered to nestling Thick-billed Murres. Mar. Ornithol. **36**: 25–34.

- FAO. 2022. *Reinhardtius hippoglossoides* Walbaum,1792. Fisheries and Aquaculture Division [online]. Rome. [Cited Friday, April 15th 2022]. <https://www.fao.org/fishery/en/aqspecies/2544>.
- Fleming, A.M. 1964. The inshore cod fishery with nylon gillnets. Fish. Res. Bd. Canada, Biol. Stn. Circ., St. John's, Nfld. **11**: 2–3.
- Frank, K.T., Carscadden, J.E., and Simon, J.E. 1996. Recent excursions of capelin (*Mallotus villosus*) to the Scotian Shelf and Flemish Cap during anomalous hydrographic conditions. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **53**: 1473–1486.
- Gaichas S.K., Aydin K.Y., and Francis R.C. 2010. Using food web model results to inform stock assessment estimates of mortality and production for ecosystem-based fisheries management. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **67**: 1490–1506
- James, G. M., Witten, D., Hastie, T., and Tibshirani, R. 2013. An Introduction to Statistical Learning: With Applications in R. New York: Springer.
- Gauthier, J., Marquis, M.-C., Bourdages, H., Ouellette-Plants, J., and Nozères, C. 2020. Gulf of St. Lawrence (4RST) Greenland Halibut Stock Status in 2018: Commercial Fishery and Research Survey Data. Can. Sci. Advis. Secr. Res. Doc. 2020/0160. v + 127 p.
- Geoffroy, M., Majewski, A., LeBlanc, M., Gauthier, S., Walkusz, W., Reist, J.D., and Fortier, L. 2016. Vertical segregation of age-0 and age-1+ polar cod (*Boreogadus saida*) over the annual cycle in the Canadian Beaufort Sea. Polar Biol. **39**: 1023–1037.
- Giraldo, C., Stasko, A., Walkusz, W., Majewski, A., Rosenberg, B., Power, M., Swanson, H., and Reist, J.D. 2018. Feeding of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Canadian Beaufort Sea. J. Mar. Syst. **183**: 32–41.
- Gomes, Manuel C., Haedrich, R.L., and Villagarcia, M.G. 1995. Spatial and temporal changes in the groundfish assemblages on the north-east Newfoundland/Labrador Shelf, north-west Atlantic, 1978–1991. Fish. Oceanogr. **4**: 85–101.
- Greene, C.H., Monger, B.C., and McGarry, L.P. 2009. Some like it cold. Science . **324**: 733–734.

- Haedrich, R.L., Merrett, N.R., and O’Dea, N.R. 2001. Can ecological knowledge catch up with deep-water fishing? A North Atlantic perspective. *Fish. Res.* **51**: 113–122.
- Hammar, J., Axenrot, T., Degerman, E., Asp, A., Bergstrand, E., Enderlein, O., Filipsson, O., and Kylberg, E. 2018. Smelt (*Osmerus eperlanus*): Glacial relict, planktivore, predator, competitor, and key prey for the endangered Arctic char in Lake Vättern, southern Sweden. *J. Great Lakes Res.* **44**: 126–139.
- Harter, B.B., Elliott, K.H., Divoky, G.J., and Davoren, G.K. 2013. Arctic cod (*Boreogadus saida*) as prey: Fish length-energetics relationships in the Beaufort sea and Hudson Bay. *Arctic* **66**: 191–196.
- Healey, B.P., and Stenson, G.B. 2000. Estimating Pup Production and Population Size of the Northwest Atlantic Harp Seal (*Phoca Groenlandica*). *Can. Stock Assess. Sec. Res Doc.* 2000/081.
- Hedges, K.J., MacPhee, S., Valtýsson, H.P., Johannesen, E., and Mecklenburg, C.W. 2017. Marine fishes. In *State of the Arctic Marine Biodiversity Report*. p. 197.
- Hovde, S.C., Albert, O.T., and Nilssen, E.M. 2002. Spatial, seasonal and ontogenetic variation in diet of Northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *ICES J. Mar. Sci.* **59**: 421–437.
- Hudon, C. 1990. Distribution of shrimp and fish by-catch assemblages in the Canadian eastern Arctic in relation to water circulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**: 1710–1723.
- Huse, G., and Ellingsen, I. 2008. Capelin migrations and climate change - A modelling analysis. *Clim. Change* **87**: 177–197.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* **17**: 411–429.
- Jorgensen, O.A. 1997. Pelagic occurrence of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum), in West Greenland waters. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* **21**: 39–50.

Jørgensen, O.A. 1998. Results of the joint Japan-Greenland trawl surveys at West Greenland 1987-95 on Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) and roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris*). NAFO (Northwest Atlantic Fisheries Organization) Sci. Coun. Stud. **31**: 21–56.

Kimirei, I.A., Nagelkerken, I., Trommelen, M., Blankers, P., van Hoytema, N., Hoeijmakers, D., Huijbers, C.M., Mgaya, Y.D., and Rypel, A.L. 2013. What drives ontogenetic niche shifts of fishes in coral reef ecosystems? *Ecosystems* **16**: 783–796.

Koeller, P., Fuentes-Yaco, C., Platt, T., Sathyendranath, S., Richards, A., Ouellet, P., Orr, D., Skúladóttir, U., Wieland, K., Savard, L., and Aschan, M. 2009. Basin-scale coherence in phenology of shrimps and phytoplankton in the North Atlantic Ocean. **324**: 791–793.

Koen-Alonso, M. 2007. A process-oriented approach to the multispecies functional response. From Energetics to Ecosystems. In Rooney, N., McCann, K.S., and Noakes D.L.G., editors. *The Dynamics and Structure of Ecological Systems*. 1st ed. Dordrecht: Springer. p. 1–36.

Lear, W.H. 1970. The biology and fishery of the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum)) in the Newfoundland area [Thesis]. [Saint John's (NL)]: Memorial University.

Le Corre, N., Pepin P., Han G., and Ma Z. 2021: Potential impact of climate change on northern shrimp habitats and connectivity on the Newfoundland and Labrador continental shelves. *Fish. Oceanogr.*, **30**: 331–347

Legendre, P., Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd edition. Amsterdam: Elsevier.

Lilly, G.R., Wieland, K., Rothschild, B.J., Sundby, S., Drinkwater, K., Brander, K., Ottersen, G., Carscadden, J.E., Stenson, G.B., Chouinard, G.A., Swain, D.P., Daan, N., Enberg, K., Hammill, M.O., Rosing-Asvid, A., Svedang, H., and Vasquez, A. 2008. Decline and recovery of Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks throughout the North Atlantic. *In Resiliency of gadid stocks to fishing and climate change*. Alaska Sea Grant College Program. pp. 39–66.

Lilly, G.R., Hop, H., Stansbury, D.E., and Bishop, C.A. 1994. Distribution and abundance of polar cod (*Boreogadus saida*) off southern Labrador and eastern Newfoundland. ICES CM 1994/O:6.

- Lilly, G.R., Parsons, D.G., and Kulka, D.W. 2000. Was the increase in shrimp biomass on the Northeast Newfoundland Shelf a consequence of a release in predation pressure from cod? *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* **27**: 45–61.
- Link, J.S., Bogstad, B., Sparholt, H., and Lilly, G.R. 2009. Trophic role of Atlantic cod in the ecosystem. *Fish Fish.* **10**: 58–87.
- Logerwell, E., Rand, K., and Weingartner, T.J. 2011. Oceanographic characteristics of the habitat of benthic fish and invertebrates in the Beaufort Sea. *Polar Biol.* **34**: 1783–1796.
- Majewski, A.R., Atchison, S., MacPhee, S., Eert, J., Niemi, A., Michel, C., and Reist, J.D. 2017. Marine fish community structure and habitat associations on the Canadian Beaufort shelf and slope. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* **121**: 169–182.
- Majewski, A.R., Walkusz, W., Lynn, B.R., Atchison, S., Eert, J., and Reist, J.D. 2016. Distribution and diet of demersal Arctic Cod, *Boreogadus saida*, in relation to habitat characteristics in the Canadian Beaufort Sea. *Polar Biol.* **39**: 1087–1098.
- McCann, K.S., Rasmussen, J.B., and Umbanhowar, J. 2005. The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecol. Lett.* **8**: 513–523.
- Mehl, S., and Sunnanå, K. 1991. Changes in growth of Northeast Arctic cod in relation to food consumption in 1984-1988. *ICES Mar. Sci. Symp.* **193**: 109–112.
- Morgan, M., Regular, P., and Ings, D. 2019. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in NAFO Subarea 2 and Divisions 3KLMNO: stock trends based on annual Canadian research vessel survey results and an update of the SAM style model. NAFO SCR Doc 19/036, Serial No. N6954: 33 p.
- Morgan, M.J., Garabana, D., Rideout, R.M., and Roma, E. 2013. Changes in distribution of Greenland halibut in a varying environment. **70**: 352–361.
- MPO. 2019. Évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2018. *Secr. can. Consult. sci. du MPO. Avis sci.* 2019/023.

- MPO. 2021a. Évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2020. Secr. can. Consult. sci. du MPO. Avis sci. 2021/017.
- MPO. 2021b. Évaluation de la crevette nordique (*Pandalus borealis*) dans les zones de pêche à la crevette 4 à 6 en 2019. Secr. can. de consult. sci. du MPO. Avis sci. 2021/010.
- MPO. 2022. Flétan du Groenland - Sous-secteur 0 de l'Organisation des pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO) [online]. [Cited Sautrday, October 22nd 2022] <https://www.dfo-mpo.gc.ca/fisheries-peches/ifmp-gmp/groundfish-poisson-fond/2019/halibut-fletan-fra.htm>
- NAFO. 2017. Greenland Halibut stock assessment & management strategy evaluation. NAFO SCR Doc. 17/15 Serial No. N6712: 26 p.
- NAFO. 2020. Greenland halibut in Subarea 0+1 (offshore). SC 28 May – 12 June 2020: 91–94.
- Oceans North Conservation Society, World Wildlife Canada, and Ducks Unlimited Canada. 2018. Canada's Arctic Marine Atlas. Ottawa (ON): Oceans North Conservation Society. Marine and anadromus fishes, Greenland halibut (Turbot); p. 56-57.
- Oksanen, A.J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P.R., Hara, R.B.O., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., and Szoecs, E. 2020. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7.
- Orr, D.C., and Bowering, W.R. 1997. A multivariate analysis of food and feeding trends among Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) sampled in Davis Strait, during 1986. ICES J. Mar. Sci. **54**: 819–829.
- Ouellet, P., Chabot, D., Calosi, P., Orr, D., and Galbraith, P. S. 2017. Regional variations in early life stages response to a temperature gradient in the northern shrimp *Pandalus borealis* and vulnerability of the populations to ocean warming. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **497**: 50–60
- Ouellette-Plante, J., Chabot, D., Nozères, C. et Bourdages, H. 2020. Régimes alimentaires de poissons démersaux provenant des relevés écosystémiques du NGCC Teleost dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent, août 2015-2017. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 3383: v + 124 p.

- Parsons, D.G., and Colbourne, E.B. 2000. Forecasting fishery performance for northern shrimp (*Pandalus borealis*) on the Labrador Shelf (NAFO Divisions 2HJ). *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* **27**: 11–20.
- Pedersen, S.A., and Riget, F. 1993a. Feeding habits of redfish (*Sebastes* spp.) and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in west greenland waters. *ICES J. Mar. Sci.* **50**: 445–459.
- Peklova, I., Hussey, N.E., Hedges, K.J., Treble, M.A., and Fisk, A.T. 2012. Depth and temperature preferences of the deepwater flatfish Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in an Arctic marine ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **467**: 193–205.
- Reñones, O., Polunin, N.V.C., and Goni, R. 2002. Size related dietary shifts of *Epinephelus marginatus* in a western Mediterranean littoral ecosystem: An isotope and stomach content analysis. *J. Fish Biol.* **61**: 122–137.
- Rodriguez-Marin, E., Punzon, A., and Paz, J. 1995. Feeding patterns of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in Flemish Pass (Northwest Atlantic). *NAFO Sci. Counc. Stud.* **23**: 43–54.
- Saborido-Rey, F., Garabana, D., and Cerviño, S. 2004. Age and growth of redfish (*Sebastes marinus*, *S. mentella*, and *S. fasciatus*) on the Flemish Cap (Northwest Atlantic). *ICES J. Mar. Sci.* **61**: 231–242.
- Sánchez-Hernández, J., and Cobo, F. 2018. Examining the link between dietary specialization and foraging modes of stream-dwelling brown trout *Salmo trutta*. *J. Fish Biol.* **93**: 143–146.
- Sánchez-Hernández, J., Nunn, A.D., Adams, C.E., and Amundsen, P.A. 2019. Causes and consequences of ontogenetic dietary shifts: a global synthesis using fish models. *Biol. Rev.* **94**: 539–554.
- Sánchez-Hernández, J., Servia, M.J., Vieira-Lanero, R., and Cobo, F. 2012. Ontogenetic dietary shifts in a predatory freshwater fish species: the brown trout as an example of a dynamic fish species. In Türker H., editor. *New Advances and Contributions to Fish Biology*. 1st ed. Rijeka: IntechOpen. p. 271-298.

- Senay, C., Ouellette-Plante, J., Bourdages, H., Bermingham, T., Gauthier, J., Parent, G., Chabot, D., and Duplisea, D. 2021. Unit 1 Redfish (*Sebastes mentella* and *S. fasciatus*) stock status in 2019 and updated information on population structure, biology, ecology, and current fishery closures. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2021/015. xi + 119 p.
- Siferd, T.D. 2014. An Assessment of Northern Shrimp and Striped Shrimp in the Eastern Assessment Zone and Western Assessment Zone (Shrimp Fishing Areas 2 and 3). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2014/028. vi + 63 p.
- Simpson, G.L. 2019. ggvegan; ggplot2-based plots for vegan. Package. R package version 0.1-0.
- Solmundsson, J. 2007. Trophic ecology of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) on the Icelandic continental shelf and slope. Mar. Biol. Res. **3**: 231–242.
- Sprout, P., Crann, B., Follett, W., and Taylor, T. 2016. Report of the Ministerial Advisory Panel: External review of the Department of Fisheries and Oceans' Last-In, First-Out policy (LIFO) for the Northern shrimp fishery, 55 p.
- Stefánsson, G., Skúladóttir, U., and Steinarsson, B.E. 1998. Aspects of the ecology of a Boreal system. ICES J. Mar. Sci. **55**: 859–862.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Treble, M.A., and Dwyer, K.S. 2008. Report of the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) age determination workshop. NAFO Sci. Coun. Stud. **41**: 1–96.
- Treble, M.A., and Nogueira, A. 2020. Assessment of the Greenland Halibut Stock Component in NAFO Subarea 0 + 1 (Offshore). NAFO SCR Doc. 20/038 Serial No. N7086: 31 p.
- Ulrich, K.L., and Tallman, R.F. 2021. The capelin invasion: Evidence for a trophic shift in Arctic char populations from the Cumberland Sound region, Nunavut, Canada. Arct. Sci. **7**: 413–435.
- Vollen, T., and Albert, O.T. 2008. Pelagic behavior of adult Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). Fish. Bull. **106**: 457–470.

- Vollen, T., Albert, O.T., and Nilssen, E.M. 2004. Diet composition and feeding behaviour of juvenile Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Svalbard area. *J. Sea Res.* **51**: 251–259.
- Walkusz, W., Atchison, S., Hedges, K., and Deslauriers, D. 2019. Assessment of potential impacts of bycatch mortality on the Arctic Cod (*Boreogadus saida*) populations from the Northern (*Pandalus borealis*) and Striped (*Pandalus montagui*) Shrimp fisheries in Shrimp Fishing Areas 1, 2, and 3. *Can. Sci. Advis. Secr. Res. Doc.* **73**: 1–8.
- Walkusz, W., Majewski, A., and Reist, J.D. 2013. Distribution and diet of the bottom dwelling Arctic cod in the Canadian Beaufort Sea. *J. Mar. Syst.* **127**: 65–75.
- Weslawski, J.M., Ryg, M., Smith, T.G., and Øritsland, N.A. 1994. Diet of ringed seals (*Phoca hispida*) in a Fjord of West Svalbard. *Arctic* **47**: 109–114.
- Wheeland, L.J., and Morgan, M.J. 2020. Age-specific shifts in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) distribution in response to changing ocean climate. *ICES J. Mar. Sci.* **77**: 230–240.
- Woll, A.K., and Gundersen, A.C. 2004. Diet composition and intra-specific competition of young Greenland halibut around southern Greenland. *J. Sea Res.* **51**: 243–249.
- Yang, M.S., and Livingston, P.A. 1988. Food habits and daily ration of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides*, in the eastern Bering Sea. *Fish. Bull.* **86**: 675–690.
- De Young, B., and Rose, G.A. 1993. On recruitment and distribution of Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**: 2729–2741.
- Yurkowski, D.J., Hussey, N.E., Ferguson, S.H., and Fisk, A.T. 2018. A temporal shift in trophic diversity among a predator assemblage in a warming Arctic. *R. Soc. Open Sci.* **5**.