



**Étude temporelle du lien entre la croissance larvaire et juvénile
et le recrutement du hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*)
dans le sud du golfe du Saint-Laurent**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© ETIENNE GERMAIN

Mars 2026

Composition du jury :

David Deslauriers, président du jury, Université du Québec à Rimouski

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

Jacob Burbank, codirecteur de recherche, Pêches et Océans Canada (Moncton, NB)

Olivier Morissette, examinateur externe, Université du Québec à Chicoutimi

Dépôt initial le 15 décembre 2025

Dépôt final le 3 mars 2026

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.

“Only when it is dark enough can
you see the stars.”

*Martin Luther King Jr., cité par
Kamala Harris lors de son discours de
concession, Novembre 2024*

REMERCIEMENTS

À tout le personnel et à la communauté étudiante de l'ISMER qui m'ont soutenu et aidé tout au long de mon projet. Je pense en particulier à Lucienne Chénard, qui a été d'une aide inestimable au laboratoire, et à Réjean Tremblay pour l'accès au microscope. Au personnel de Pêches et Océans Canada, qui m'ont accompagné et conseillé, incluant Mélanie Boudreau et Hélène Dionne, de l'Institut Maurice-Lamontagne et Sylvie Robichaud, du Centre des pêches du Golfe. À toutes les personnes qui ont participé aux relevés et à la conservation des échantillons d'otolithes de hareng depuis les années 1970. À toutes ces personnes qui ont contribué au développement de mes compétences en analyses d'otolithes, Akinori Takasuka et Shota Tanaka, de l'Université de Tokyo, et aux personnes qui ont contribué aux analyses statistiques, Alain Caron, de l'UQAR, et Safouane Khamassi.

À Dominique Robert et Jacob Burbank, une équipe de direction réactive et engagée, qui m'a offert support, flexibilité, d'innombrables opportunités dont je n'aurais pu que rêver et qui ont été des modèles hors pair et inspirants dans mon implantation dans le domaine de la recherche scientifique. Au jury de ce mémoire, pour leurs commentaires constructifs.

À toutes ces personnes que j'ai rencontrées à Rimouski et qui ont fait de cette ville ma deuxième maison. À ce studio de la rue Monseigneur-Langis, que j'ai occupé pendant plus de 5 ans et dont je garde des souvenirs inoubliables.

À ma famille, qui m'a toujours soutenu de façon inconditionnelle dans mes projets.

À toi, qui t'es découvert, qui as grandi à travers les expériences internationales et professionnelles et qui t'apprêtes à poursuivre son parcours au doctorat.

Merci !

AVANT-PROPOS

Ce projet a été développé pour répondre aux enjeux actuels de gestion du hareng de l'Atlantique dans le sud du golfe du Saint-Laurent, par le ministère des Pêches et Océans Canada (MPO). Le projet a été financé par des fonds de recherche scientifique compétitifs du MPO. Dominique Robert a été supporté par le programme des Chaires de recherche du Canada et le programme de subventions à la Découverte du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG). Cette recherche est une contribution aux programmes de Ressources Aquatiques Québec (RAQ) et de la *Early Life History Section* de l'*American Fisheries Society* (ELHS-AFS).

RÉSUMÉ

La relation entre la survie jusqu'au recrutement et la croissance précoce est complexe et variable. Une croissance plus rapide durant les premières étapes de la vie devrait améliorer la survie en réduisant la vulnérabilité aux prédateurs et au stress environnemental. Cependant, la dynamique de croissance en début de vie est souvent mal comprise chez les petits poissons pélagiques. Dans cette étude, nous examinons le lien entre la croissance et le recrutement en analysant les classes d'âge du hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*) reproducteur de printemps dans le sud du golfe du Saint-Laurent (sGSL) à deux échelles temporelles: (1) la croissance cumulative durant la première année de vie et (2) la croissance journalière durant les 43 premiers jours après l'éclosion. Nous avons analysé les otolithes d'individus d'un an provenant d'une archive historique couvrant la période 1987-2010, d'où 381 otolithes répartis sur 12 classes d'âge ont été analysés pour la mesure du rayon à leur premier annulus. Parmi ceux-ci, un sous-ensemble de 210 otolithes provenant des 7 classes d'âge les plus contrastées a été sélectionné pour une analyse détaillée des incréments de croissance journaliers, offrant ainsi une couverture temporelle étendue. La croissance cumulative de la première année n'a présenté aucune relation claire avec la force du recrutement. En revanche, les trajectoires individuelles de croissance journalière différaient entre les classes d'âge: les individus issus de fortes classes d'âge (1991, 2004, 2006) présentaient une croissance moyenne plus rapide au début de la vie relativement aux individus issus de faibles classes d'âge (1987, 1992, 1998, 2010), avec des différences détectables dès les incréments 2-23. De plus, les fortes classes d'âge affichaient une autocorrélation maximale de la croissance plus tôt dans le développement (incrément 7) que les faibles classes d'âge (incrément 13). Ces résultats soulignent le rôle crucial de la croissance précoce dans le succès de recrutement, suggérant que la croissance durant la période larvaire influence directement la survie pendant la période initiale de forte vulnérabilité, et indirectement à travers des périodes subséquentes faisant office de goulots d'étranglement taille-dépendants, avant l'atteinte de l'âge d'un an.

Mots clés: anneaux de croissance, *Clupea harengus*, histoire de vie précoce, larves de poissons, otolithe, petits poissons pélagiques, recrutement

ABSTRACT

The relationship between survival to recruitment and early growth is complex and variable. Faster growth during early life is expected to enhance survival by reducing vulnerability to predators and environmental stress, yet early-life growth patterns are often poorly understood in small pelagic fish. Here we investigate the link between growth and recruitment by examining southern Gulf of St. Lawrence (sGSL) spring-spawning Atlantic herring (*Clupea harengus*) year classes at two temporal scales: (1) cumulative growth over the first year of life and (2) daily growth during the first 43 days post-hatch. We analyzed age-1 otoliths from a historical archive spanning 1987-2010, from which 381 otoliths over 12 year classes were analyzed for otolith radius at their first annulus. From these, a subset of 210 otoliths from the 7 most contrasted year classes was selected for detailed daily growth increment analysis, providing broad temporal coverage. Cumulative first-year growth showed no clear relationship with recruitment strength. In contrast, individual daily growth trajectories differed among year classes: strong year classes (1991, 2004, 2006) exhibited faster early-life growth than weak year classes (1987, 1992, 1998, 2010), with differences detectable as early as increments 2-23. Moreover, strong year classes displayed maximum growth autocorrelation earlier in development (increment 7) than weak year classes (increment 13). These results underscore the critical role of early-life growth in shaping year-class success, suggesting that growth during the larval period influences survival directly during the early period of high vulnerability and indirectly through subsequent size-dependent bottlenecks prior to age one.

Keywords: *Clupea harengus*, early-life history, fish larvae, growth rings, otolith, recruitment, small pelagic fish

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
AVANT-PROPOS.....	xi
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT.....	xv
TABLE DES MATIÈRES.....	xvii
LISTE DES TABLEAUX.....	xx
LISTE DES FIGURES.....	xxii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xxv
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	2
1. LES RESSOURCES HALIEUTIQUES MARINES.....	2
1.1 État des pêcheries marines de l'Atlantique Nord-Ouest.....	2
1.2 Les petits poissons pélagiques.....	3
2. LE GOLFE DU SAINT-LAURENT.....	4
2.1 Bathymétrie.....	4
2.2 Masses d'eau et dynamiques océanographiques.....	5
2.3 Productivité halieutique.....	6
2.4 Les changements climatiques dans le golfe du Saint-Laurent.....	7
3. LE RECRUTEMENT DES POISSONS MARINS.....	8
3.1 Le paradigme croissance-survie.....	9
4. BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DU HARENG DE L'ATLANTIQUE.....	10
4.1 Ordre, famille et apparence.....	10
4.2 Distribution.....	12
4.3 Importance écologique.....	12
4.4 Importance culturelle et économique.....	13
4.5 Cycle de vie, croissance et recrutement.....	13

4.6	Les deux stocks du sud du golfe du Saint-Laurent	15
5.	LES OTOLITHES.....	17
5.1	Boîte noire de la croissance individuelle	17
6.	PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS	18
	CHAPITRE 1 : Là où il y a de la croissance, il y a de l'espoir: une croissance rapide en début de vie est liée à un fort recrutement chez le hareng de l'Atlantique dans le sud du golfe du Saint-Laurent	20
1.1	INTRODUCTION.....	20
1.2	MATERIALS AND METHODS	22
1.2.1	Otolith collection	22
1.2.2	Year-class selection	24
1.2.3	Otolith preparation	25
1.2.4	Growth analysis	28
1.2.5	Herring characteristics	29
1.2.6	Statistical analysis.....	29
1.3	RESULTS.....	30
1.3.1	Cumulative growth over the first year	30
1.3.2	Growth achieved during the larval period	31
1.3.3	Growth autocorrelation	35
1.4	DISCUSSION.....	36
1.4.1	Revealing the link between early growth at the year-class strength.....	36
1.4.2	Early growth characteristics and survival bottlenecks.....	38
1.4.3	Potential environmental drivers of Atlantic herring larval growth and recruitment variability	40
	CONCLUSION GÉNÉRALE	45
	ANNEXE I Nombre d'otolithes d'individus d'un an disponibles dans la collection complète et sélection des classes d'âge pour analyses de croissance	50
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	52

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Number of otoliths from one-year old individuals available in the collection for selected year classes and number of otoliths selected for growth analysis.	26
--	----

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Carte du golfe du Saint-Laurent, Canada. Représentation comprenant les divisions de l'Organisation des pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO). Le nord du golfe du Saint-Laurent comprend les divisions 4S, 4R et 3Pn de l'OPANO et le sud du golfe du Saint-Laurent, les divisions 4T et 4Vn. © Figure tirée de Therriault (1991)..... 5
- Figure 2.** Hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*), collecté dans le sud du golfe du Saint-Laurent en septembre 2024 lors d'un relevé multi-espèces au chalut de fond de Pêches et Océans Canada, à bord du CCGS Capt. Jacques Cartier. © Etienne Germain 11
- Figure 3.** Facteurs biotiques et abiotiques ayant un impact sur le recrutement du hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*) pour chaque stade précoce de vie. Les facteurs présentés en vert affectent positivement les stades de vie visés, alors que les facteurs présentés en rouge les affectent négativement. Les relations inter-facteurs ne sont pas présentées pour éviter une surcharge de la figure. SSB: *spawning stock biomass*, DO: *dissolved oxygen*, Temp: *temperature* © Figure tirée de Burbank et al. (2022). 15
- Figure 4.** Zones de gestion des pêches au hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*) dans le sud du golfe du Saint-Laurent (divisions 4T et 4Vn de l'OPANO). © Figure tirée de MPO (2022b)..... 16
- Figure 5.** Map of the Gulf of St. Lawrence, Canada, with location of samples selected for daily growth analysis. Round shaped symbols represent year classes of weak recruitment and triangles represent year classes of strong recruitment. 23
- Figure 6.** Recruitment rate estimates based on age 2 recruits for spring-spawning Atlantic herring in NAFO divisions 4TVn. Vertical lines indicate 95% confidence intervals. Green arrows represent selection of strong recruiting year classes and red arrows represent selection of weak recruiting year classes for daily growth analysis. © Adapted from DFO (2022). 25
- Figure 7.** (a) A pair of herring sagittal otoliths from the collection photographed in its acrylic tray, where the first annulus is clearly visible, marking a year of growth. This pair of otoliths has been assigned to an individual from the spring-spawning component by the technicians in Moncton, NB, Canada. (b) An axis of measure for daily increment analysis obtained after the polishing technique was employed..... 27

Figure 8. First annulus distance from the nucleus for all 12 year classes considered, and for all year classes of strong recruitment and all year classes of weak recruitment pooled together. Year classes of strong recruitment are represented in green and year classes of weak recruitment in red.31

Figure 9. (a) Mean otolith radius and (b) increment widths for all 7 year classes in the first 40 increments (age 3-43 days). Strong recruitment year classes are shown as open symbols (and written in green in legend) and weak recruitment year classes are shown as closed symbols (and written in red in legend). Only multiples of 5 are represented, with an offset for visibility and vertical lines represent standard error.32

Figure 10. Results for Tukey’s HSD using Bonferroni correction. Periods in yellow indicate where significant differences have been found ($p < 0.05/40 = 0.00125$). Strong year classes are represented in green and weak year classes in red.33

Figure 11. (a) Mean otolith radius and (b) increment widths for all individuals issued from year classes of strong recruitment (1991, 2004, 2006; green) and year classes of weak recruitment (1987, 1992, 1998, 2010; red) in the first 40 increments. The shaded area represents standard error.34

Figure 12. Otolith increment widths autocorrelation for (a) all year classes, (b) year classes of weak recruitment (1987, 1992, 1998, 2010) and (c) year classes of strong recruitment (1991, 2004, 2006). On the x-axis, the increment number, which is proportional to age in days post-hatch, and on the y-axis, the forward lag, which corresponds to the number of increment widths in the future that were correlated to the original increment number.35

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

AZMP	Atlantic Zone Monitoring Program
BSR	Biomasses du stock reproducteur
CCGS	Canadian Coast Guard Ship
CIF	Couche intermédiaire froide
DFO	Department of Fisheries and Oceans
FAO	Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture / Food and Agriculture Organization of the United Nations
GSL	Golfe du Saint-Laurent / Gulf of St. Lawrence
GSP	Paradigme croissance-survie / Growth-survival paradigm
MPO	Pêches et Océans Canada
NAFO	North Atlantic Fisheries Organization
nGSL	Nord du golfe du Saint-Laurent / Northern Gulf of St. Lawrence
OPANO	Organisation des pêches de l'Atlantique Nord-Ouest
PMZA	Programme de monitoring de la zone Atlantique
sGSL	Sud du golfe du Saint-Laurent / Southern Gulf of St. Lawrence
SST	Sea surface temperature
TAC	Taux autorisé des captures

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. LES RESSOURCES HALIEUTIQUES MARINES

1.1 État des pêcheries marines de l'Atlantique Nord-Ouest

La croissance de la population mondiale a entraîné une augmentation des besoins en ressources alimentaires à l'échelle globale. Cette augmentation des besoins se reflète dans la production de protéine animale aquatique, qui a connu une augmentation annuelle moyenne de 3,2 % sur la période 1950-2022 (FAO, 2024). En conséquence, la proportion des stocks halieutiques exploités de manière non durable à l'échelle mondiale a augmenté, passant de 10 % en 1974, à 37,7 % en 2021 (FAO, 2024).

En Atlantique Nord-Ouest (zone 21 de la FAO), la productivité annuelle moyenne d'animaux aquatiques pour la période 2017-2021 était de 1,7 million de tonnes, poursuivant une tendance globale à la baisse depuis le pic atteint à la fin des années 1960, où la production annuelle moyenne était de 4,6 millions de tonnes (FAO, 2024). Plusieurs stocks de l'Atlantique Nord-Ouest ont connu des déclinés dans les années 1990, dont le célèbre cas de la morue franche (*Gadus morhua*), ainsi que d'autres espèces comme le merlu argenté (*Merluccius bilinearis*), la merluche blanche (*Urophycis tenuis*), l'aiglefin (*Melanogrammus aeglefinus*), probablement en lien avec les changements qu'a connu l'écosystème durant cette période (FAO, 2024). Les stocks de ces trois dernières espèces ne se sont pas bien rétablis en Atlantique Nord-Ouest malgré une pression de pêche faible, leur exploitation chutant de 2,1 millions de tonnes en 1965 à 0,1 million de tonnes vers la fin des années 1990, un déclin qui se poursuit encore aujourd'hui, avec une diminution des débarquements de 30 % entre 2019 et 2024 (FAO, 2024). Il est également possible que les faibles abondances des stocks de morue, de plie canadienne (*Hippoglossoides platessoides*), de plie rouge (*Pseudopleuronectes americanus*) et de limande à queue jaune (*Limanda ferruginea*) aient été causées par des changements écosystémiques (FAO, 2024). Dans les dernières décennies,

les trois espèces pélagiques suivantes se classent au sommet des espèces les plus exploitées en Atlantique Nord-Ouest : le hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*), le capelan (*Mallotus villosus*) et le maquereau bleu (*Scomber scombrus*) (DFO, 1998; MPO, 2013).

1.2 Les petits poissons pélagiques

Parmi les catégories d'animaux aquatiques les plus productives au niveau halieutique, l'apport principal des captures marines globales vient en très grande partie des petits poissons pélagiques, suivi par les gadiformes puis les thons et les espèces apparentées (FAO, 2024). Les poissons pélagiques sont des espèces qui, par définition, vivent dans la colonne d'eau, bien au-dessus du fond (Scott et Scott, 1988).

En conséquence, les petites espèces pélagiques marines font face à de grandes pressions de pêche. Un exemple célèbre est l'anchois du Pérou (*Engraulis ringens*), le stock de poissons le plus pêché à l'échelle de la planète depuis 2010, avec 4,9 millions de tonnes capturées en 2022, suivi par le goberge d'Alaska (*Gadus chalcogrammus*) et le thon listao (*Katsuwonus pelamis*) (FAO, 2024). Le hareng de l'Atlantique représentait pour sa part la 4^e espèce de poissons marins la plus pêchée à l'échelle de la planète, avec plus de 1,6 million de tonnes récoltées en 2022 (FAO, 2024).

En plus de répondre aux demandes alimentaires de nombreuses communautés côtières, les petits poissons pélagiques, comme l'anchois du Pérou, mais aussi les harengs, sont fréquemment utilisés dans la production de produits dérivés comme les farines et les huiles de poisson (FAO, 2024). Les farines de poisson, obtenues par broyage et séchage de poissons entiers ou non, sont ensuite utilisées pour nourrir les poissons d'élevage, étant donné leur riche teneur en acides gras polyinsaturés oméga-3 à longue chaîne (acide eicosapentaénoïque, EPA et acide docosahexaénoïque, DHA) (FAO, 2024). Les huiles sont également reconnues pour les mêmes propriétés et utilisées comme suppléments en pharmaceutique, pour la santé humaine ; elles sont obtenues par pressage de poissons cuits et centrifugation de l'extrait (FAO, 2024).

Les petites espèces pélagiques, en plus de soutenir d'importantes pêcheries, constituent un véritable garde-manger pour plusieurs espèces prédatrices, soutenant le développement de la biomasse de plusieurs poissons piscivores, oiseaux marins et mammifères marins, incluant les phoques et les cétacés (DFO, 1998; FAO, 2024). Spécifiquement, les petits pélagiques (clupéidés, petits scombroïdes et groupes apparentés) ont été reconnus comme une partie importante de l'alimentation de plus d'une septantaine d'espèces de mammifères marins à travers le monde, dont les groupes représentés incluaient les baleines, les dauphins, les loutres, les marsouins, les otaries et les phoques (Pauly et al., 1998).

2. LE GOLFE DU SAINT-LAURENT

Le golfe du Saint-Laurent (GSL) est une mer semi-intérieure reliée à l'océan Atlantique Nord-Ouest via le détroit de Cabot, au sud-est, et le détroit de Belle-Isle, au nord-est (Figure 1). D'une superficie de plus de 226 000 km² et d'un volume de plus de 34 500 km³ (Therriault, 1991), il comporte deux zones principales distinctes au niveau de la gestion, séparées d'un chenal profond: le nord du golfe du Saint-Laurent (nGSL), occupant une superficie de 152 000 km² et le sud du golfe du Saint-Laurent (sGSL), qui occupe une superficie de 83 000 km² (McQuinn et al., 2012). Il est bordé par 5 provinces canadiennes : l'Île-du-Prince-Édouard, le Nouveau-Brunswick, la Nouvelle-Écosse, le Québec, Terre-Neuve-et-Labrador.

2.1 Bathymétrie

La bathymétrie du nGSL est caractérisée par la présence de trois chenaux : le chenal Laurentien, un chenal profond qui s'étend jusqu'à l'estuaire du Saint-Laurent, atteignant des profondeurs maximales > 540 m, le chenal Esquiman et le chenal d'Anticosti, deux chenaux moins profonds (Galbraith et al., 2025). Le sGSL, quant à lui, constitue un grand plateau peu profond, < 100 m (McQuinn et al., 2012).

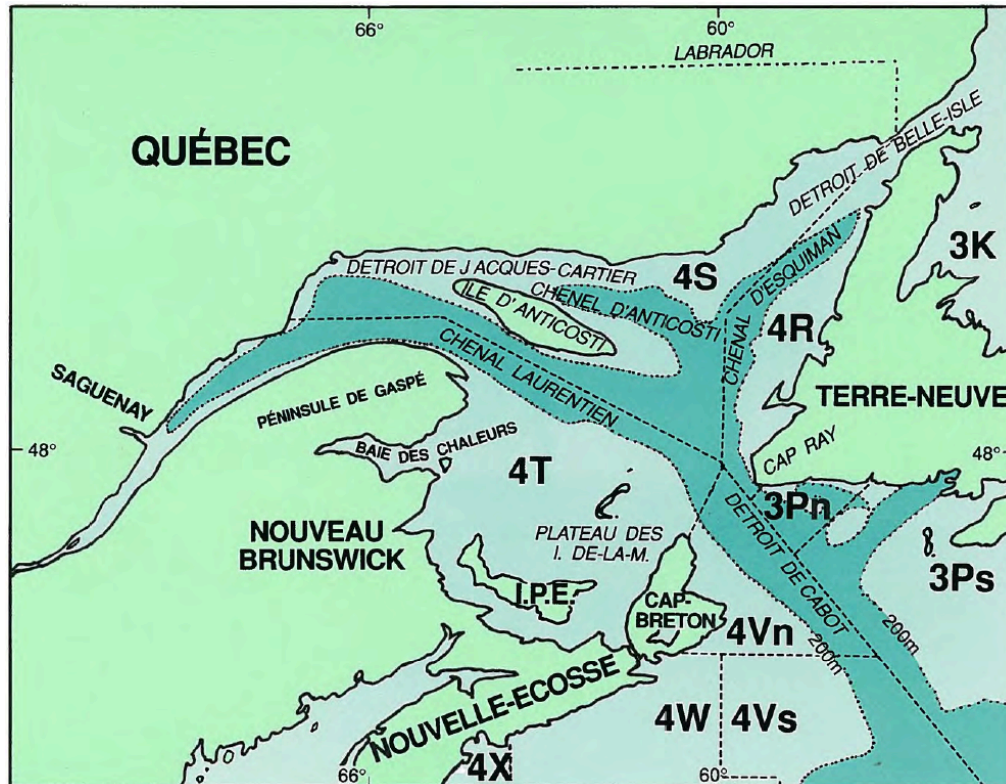


Figure 1. Carte du golfe du Saint-Laurent, Canada. Représentation comprenant les divisions de l'Organisation des pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO). Le nord du golfe du Saint-Laurent comprend les divisions 4S, 4R et 3Pn de l'OPANO et le sud du golfe du Saint-Laurent, les divisions 4T et 4Vn. © Figure tirée de Therriault (1991).

2.2 Masses d'eau et dynamiques océanographiques

Le GSL présente une stratification estivale forte, qui se divise en trois masses d'eau: la couche de surface, la couche intermédiaire froide (CIF) et la couche d'eau profonde (Galbraith et al., 2025). Les températures de la couche de surface tendent à atteindre leur maximum au début-milieu août (Galbraith et al., 2012), puis un refroidissement progressif s'amorce et le brassage forcé par les vents durant l'automne crée une couche de mélange qui finit par englober la CIF (Galbraith et al., 2025).

En hiver, la couche de surface s'épaissit en partie en raison du refroidissement, de la diminution du débit des rivières, du rejet de saumure associé à la formation de la glace, mais surtout en raison du brassage causé par les vents avant la formation de la glace (Galbraith,

2006). Elle atteint une profondeur moyenne de 75 m, mais peut dépasser 150 m à certains endroits (Galbraith, 2006). Au printemps, le réchauffement de surface, la fonte de la glace et l'apport des eaux continentales produisent une couche de surface moins saline et plus chaude, ce qui isole les eaux froides de l'hiver précédent et crée alors la CIF estivale. Cette couche persistera jusqu'à l'hiver suivant, en se réchauffant et en s'épaississant progressivement durant l'été (Gilbert et Pettigrew 1997; Cyr et al. 2011), puis plus rapidement à l'automne à mesure que le mélange vertical s'intensifie.

Les eaux profondes du GSL (> 150 m), quant à elles, sont alimentées par deux courants en provenance de l'Atlantique: le courant du Labrador provenant de l'Arctique, riche en oxygène et froid, et le Gulf Stream, plus chaud et pauvre en oxygène, provenant du golfe du Mexique (Gilbert et al., 2005; 2007; Galbraith et al., 2025).

2.3 Productivité halieutique

Le GSL, par ses conditions océanographiques et sa bathymétrie, constitue un environnement unique, qui permet le développement d'une grande biodiversité ainsi que l'établissement d'une structure trophique complexe et productive (Dunbar, 1979; Dickie et Trites, 1983; Chadwick et Sinclair, 1991). Ainsi, dans les années 1980, on estimait que plus de 25 % des débarquements commerciaux totaux de poissons en termes de poids au Canada provenaient du GSL (Dickie et Trites, 1983). Globalement, le GSL abrite une diversité d'organismes d'intérêt commercial et écologique, allant des crustacés, p. ex. le homard américain (*Homarus americanus*), le crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*), la crevette nordique (*Pandalus borealis*), le krill (*Meganyctyphanes norvegica*, *Thysanoessa raschii*), aux oiseaux marins, p. ex. l'eider à duvet (*Somateria mollissima*), le fou de bassan (*Morus bassanus*), le râle jaune (*Coturnicops noveboracensis*), aux mammifères marins, p. ex. le rorqual commun (*Balaenoptera physalus*), le petit rorqual (*Balaenoptera acutorostrata*), le phoque gris (*Halichoerus grypus*), à la zostère marine (*Zostera marina*), aux poissons démersaux, p. ex. la plie canadienne, la morue de l'Atlantique, le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*), la plie rouge, le sébaste (*Sebastes* spp.), aux poissons

pélagiques, p. ex. le thon rouge (*Thunnus thynnus*), le hareng de l'Atlantique, le capelan et le maquereau bleu (DFO, 1998; MPO, 2013).

Plus particulièrement, le sGSL a été reconnu comme présentant plusieurs zones importantes pour l'écologie et la biologie des petits poissons pélagiques, que ce soit pour les fonctions d'alimentation, de reproduction, de pouponnière, de migration ou de refuges saisonniers (McQuinn et al., 2012). Ces zones importantes ont été identifiées pour au moins l'une de ces cinq fonctions pour le hareng de l'Atlantique, le capelan, le maquereau bleu, le stromatée à fossettes (*Peprilus triacanthus*), l'aiguillat commun (*Squalus acanthias*), le gaspareau (*Alosa pseudoharengus*), l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) et le merlu argenté (*Merluccius bilinearis*) (McQuinn et al., 2012). Les estuaires côtiers et baies peu profondes se distinguent comme des zones importantes biologiquement et écologiquement pour les petits poissons pélagiques dans le sGSL, par la diversité des espèces qui utilisent ces habitats, et par les importantes fonctions écologiques qui y sont réalisées; elles incluent la baie des Chaleurs, la vallée de Shédiac et la région de Northumberland-Baie St-George (McQuinn et al., 2012).

2.4 Les changements climatiques dans le golfe du Saint-Laurent

Le GSL est suivi par le gouvernement canadien grâce au programme de monitoring de la zone Atlantique (PMZA), un programme mis en œuvre en 1998 visant à recueillir, analyser et suivre les données physico-chimiques et biologiques, notamment en réponse aux changements climatiques (Therriault, 1998).

Depuis les dernières décennies, un réchauffement de la colonne d'eau a été observé dans le GSL, tant en surface qu'en profondeur (Galbraith et al., 2025). Les températures moyennes à 150 m, à 200 m, à 250 m et à 300 m ont atteint des valeurs maximales en 2022 sur la série temporelle du dernier siècle, une tendance qui restait très haute en date du dernier rapport de 2024 (Galbraith et al., 2025). Plus spécifiquement, depuis 2010, une dizaine d'hivers ont établi des records minimaux de glace dans le GSL, atteignant un nouveau minimum à l'hiver 2024, qui constituant le 6^e hiver presque entièrement exempt de glace

dans le GSL depuis 1873 (Galbraith et al., 2025). Ces observations sont cohérentes avec les résultats de Turcotte (2022), qui ont mis en lumière un changement de régime de température dans le GSL, entre le début des années 1980 et aujourd'hui, qui est passé d'un régime plus froid sur la période de 1978-1991, à un régime de températures plus chaudes sur la période 1992-2017 (Turcotte, 2022).

Des taux d'hypoxie plus élevés, frôlant même les taux d'anoxie, ont été rapportés dans les eaux profondes à la tête du chenal Laurentien, dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent, passant d'environ $65 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ en oxygène dissous en 1984 à $35 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ en 2020 (Jutras et al., 2023). La zone hypoxique a également augmenté en superficie, d'abord estimée à 1300 km^2 en 1993 concentrée dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent, puis s'étendant dans l'Ouest du GSL sur plus de 9400 km^2 en 2021 (Jutras et al., 2023). Des contributions plus importantes des eaux chaudes et faibles en oxygène du Gulf Stream ont été rapportées dans le chenal Laurentien, contribuant maintenant pour presque 100 % des apports, au détriment des apports du courant du Labrador, qui convoyait autrefois des eaux froides riches en oxygène dans le système (Jutras et al., 2023).

3. LE RECRUTEMENT DES POISSONS MARINS

Le recrutement halieutique, défini comme l'arrivée des jeunes individus dans la phase exploitable de la population, est un processus complexe et variable qui fait intervenir plusieurs facteurs biotiques et abiotiques, comme les facteurs démographiques (structure d'âge et poids à l'âge; Brunel, 2010), la prédation (Tsou et Collie, 2001; Richardson et al., 2011), la qualité et la disponibilité des substrats de fraie (Kanstinger et al., 2018) et les conditions d'hivernage (Slater et al., 2007; Peres et al., 2022). Les courants et les événements de tempête peuvent quant à eux influencer la dispersion, la croissance et la survie des œufs et des larves chez les espèces marines (Lee et Williams, 1999; Houde, 2008; Moll et al., 2017). Dans cette perspective, la variabilité interannuelle de la mortalité dépendante de la croissance a été identifiée comme l'une des principales sources déterminant la force des classes d'âge chez les poissons, soulignant ainsi le rôle des taux de croissance rapides dans

la survie en début de vie et dans le recrutement des poissons marins (Houde, 1987; Anderson, 1988).

3.1 Le paradigme croissance-survie

En 1914, Johan Hjort présentait le concept de la '*critical period*', stipulant que les taux de survie durant les jeunes stades ne sont pas constants, mais qu'ils connaissent une chute drastique lorsque les larves épuisent leurs ressources vitellines et doivent commencer à s'alimenter de proies exogènes (Hjort, 1914). Durant cette période critique, il est estimé que généralement plus de 99 % des individus meurent (Hjort, 1914). Les jeunes larves, ayant des capacités de nage et de chasse limitées, sont également soumises aux conditions visqueuses du milieu, qui induisent l'échec de la majorité de leurs attaques alimentaires par succion (China et Holzman, 2014; Holzman et al., 2015; China et al., 2017). Les conditions hydrodynamiques peuvent également influencer le recrutement, en transportant les jeunes stades vulnérables vers des endroits non favorables, que ce soit pour leur alimentation, leur croissance ou leur survie (Iles et Sinclair, 1982; Sinclair, 1988; Houde, 2008).

Ces travaux ont établi les bases de ce qu'on connaît aujourd'hui comme le paradigme croissance-survie ('*Growth-Survival Paradigm*', ci-après GSP). Dans cette veine, David Henry Cushing a été le premier à reconnaître la relation étroite entre la croissance et la mortalité et son rôle déterminant dans le recrutement des poissons marins (Cushing, 1975), qui a ensuite été appuyé par d'autres recherches (Anderson, 1988; Houde, 1987). Des considérations environnementales ont également été ajoutées à ce paradigme, comme la production de plancton, dont la synchronisation avec les jeunes larves de poissons est très importante pour leur survie, ce qui a mené à l'hypothèse du '*match/mismatch*' (Cushing, 1990).

Trois mécanismes ont ensuite été proposés pour supporter l'importance de la croissance rapide en début de vie pour la survie des poissons: (1) le mécanisme '*bigger is better*', qui stipule que les individus plus grands ont une mortalité plus faible en raison de leur vitesse de nage accrue, leur permettant d'échapper aux prédateurs et de capturer plus efficacement des

proies (Miller et al., 1988); (2) le mécanisme de ‘*stage-duration*’, qui stipule que la croissance rapide réduit la durée durant laquelle les poissons vont demeurer dans les stades plus vulnérables aux facteurs physiques et biologiques, en particulier la prédation (Chambers et Leggett, 1987; Houde, 1987; 1989); (3) le mécanisme de ‘*growth-selective predation*’, qui stipule que les individus à croissance rapide possèdent une condition physiologique supérieure à leurs conspécifiques de petite taille à un même âge (Takasuka et al., 2003; 2007).

Bien que le GSP ait été supporté par de nombreuses études, les travaux récents de Robert et al. (2023), ont montré que la croissance rapide en début de vie n’est pas toujours nécessaire, ni même avantageuse, pour optimiser la survie larvaire. Des cas d’absence de sélection pour les individus à croissance rapide, de sélection mixte et de sélection contre les individus à croissance rapide ont aussi été rapportés depuis l’établissement du GSP (p. ex. Takasuka et al., 2004; Takasuka et al., 2017). D’autres facteurs peuvent intervenir dans le succès du recrutement et agir contre la sélection des individus à croissance rapide; par exemple le risque de prédation et les besoins énergétiques peuvent augmenter avec la taille ou l’activité des larves (Schultz et Conover, 1999; Munch et Conover, 2003; Kristiansen et al., 2009; Shropshire et al., 2022). Enfin, Robert et al. (2023) rappellent que l’interprétation du GSP dépend aussi de la variabilité, et non seulement de la moyenne, des taux de croissance au sein d’une cohorte, ainsi que du choix du stade auquel on considère la survie comme acquise pour être considéré comme recrue, ce qui peut influencer la force apparente du lien entre la croissance et la survie.

4. BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DU HARENG DE L’ATLANTIQUE

4.1 Ordre, famille et apparence

De son nom latin *Clupea harengus*, le hareng de l’Atlantique fût nommé par le naturaliste suédois Carl Linnaeus (1758). *Clupea harengus* comprend deux sous-espèces: le hareng de l’Atlantique *Clupea harengus harengus* et le hareng de la Baltique *Clupea harengus membras* (Aneer, 1985; Scott et Scott, 1988).

Il appartient à l'ordre des Clupéiformes, qui comprend la famille des Engraulidés (anchois) et des Clupéidés (harengs et sardines). En 2021, les clupéiformes comptaient pour 10 % de la production globale d'animaux aquatiques (FAO, 2024). Plus spécifiquement la famille des Clupéidés comprend environ 55 genres et 179 espèces (Scott et Scott, 1988); ils sont présents dans toutes les mers du monde, à l'exception de celles de l'Arctique et de l'Antarctique (Bigelow et al., 1963).

Le hareng de l'Atlantique est un petit poisson de forme allongée et cylindrique pouvant atteindre 43 cm de longueur et un poids de 0,68 kg (Scott et Scott, 1988; Figure 2), mais sa longueur moyenne se situe autour de 30 cm (Bigelow et al., 1963). Le hareng forme généralement de grands bancs et se distingue par sa couleur bleu verdâtre à bleu sur son dos et ses flancs, et son ventre argenté (Bigelow et al., 1963; Scott et Scott, 1988).



Figure 2. Hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*), collecté dans le sud du golfe du Saint-Laurent en septembre 2024 lors d'un relevé multi-espèces au chalut de fond de Pêches et Océans Canada, à bord du CCGS Capt. Jacques Cartier. © Etienne Germain

4.2 Distribution

Plus d'une vingtaine de stocks de hareng de l'Atlantique sont reconnus de part et d'autre de l'océan (Trochta et al., 2020). Une douzaine se situent en Atlantique Nord-Ouest et une douzaine en Atlantique Nord-Est (Trochta et al., 2020). En Atlantique Nord-Est, les stocks sont distribués surtout en Europe du Nord, au large de l'Islande, de l'Irlande, de l'Écosse, de la Norvège et de la Suède, incluant dans la mer du Nord et dans la mer Baltique (Trochta et al., 2020). En Atlantique Nord-Ouest, les stocks sont distribués de Terre-Neuve-et-Labrador, au Golfe du Maine (Trochta et al., 2020).

4.3 Importance écologique

Le hareng de l'Atlantique est une espèce fourragère importante pour les écosystèmes marins de l'Atlantique Nord-Ouest, c'est-à-dire qu'elle fournit une source d'alimentation pour plusieurs poissons, mammifères marins, oiseaux de mer et grands prédateurs pélagiques (Overholtz et al., 2000; Benoît et Rail, 2016). Dans le sGSL, les principaux prédateurs du hareng incluent le fou de bassan, le cormoran (*Phalacrocorax* sp.), le phoque gris, la merluche blanche, la morue franche et les cétacés (Benoît et Rail, 2016). Au milieu des années 1990, la consommation par les cétacés dans le sGSL, notamment le marsouin commun (*Phocoena phocoena*), le dauphin à flancs blancs (*Lagenorhynchus acutus*), le petit rorqual et le globicéphale noir (*Globicephala melas*) était estimée à seulement 37 % de la consommation totale du hareng par les prédateurs (Benoît et Rail, 2016). Un déclin de la consommation par la morue et la merluche blanche a également été observé dans les années 1990, une consommation qui a été compensée par l'augmentation de la consommation par le phoque gris, le fou de bassan et le thon rouge (Benoît et Rail, 2016). En 2013, la mortalité naturelle par les prédateurs autres que les cétacés était estimée être presque égale aux débarquements par la pêche, renforçant l'importance écologique de cette espèce dans l'écosystème du GSL (Benoît et Rail, 2016). Les œufs de hareng ont également été reconnus comme des sources alimentaires de plusieurs espèces dans le sGSL, comme la plie rouge, la

morue franche, l'aiglefin, l'éperlan arc-en-ciel, etc. (Pottle et al., 1981, Scott et Scott, 1988).

4.4 Importance culturelle et économique

En plus de son importance écologique, le hareng de l'Atlantique a une grande importance culturelle et économique. Cette espèce génère à elle seule des revenus de plus de 72 millions de dollars en 2019 pour les provinces canadiennes atlantiques (MPO, 2019). Elle représente la ressource pélagique la plus pêchée dans le GSL, loin devant le maquereau bleu et le capelan (DFO, 1998). En 2021, les débarquements commerciaux de hareng étaient de 68 656 tonnes pour le Canada Atlantique, en faisant l'une des ressources marines les plus récoltées et le poisson le plus exploité, comportant à lui seul 67 % des débarquements de poissons pélagiques du pays (MPO, 2022a). Parmi ces débarquements, 11 237 tonnes étaient récoltées dans le sGSL (MPO, 2022b), soit les divisions 4T et 4Vn de l'OPANO, représentant 16 % de l'ensemble des débarquements de hareng du Canada atlantique. La contribution du sGSL était autrefois beaucoup plus importante, par exemple, à son maximum d'exploitation pour la période 1978-2021, les débarquements atteignaient 93 471 tonnes en 1995, soit plus de 48 % des captures totales de hareng du Canada atlantique (MPO, 1995).

Traditionnellement, le hareng du sGSL est vendu sous forme de filets et fumé (MPO, 2022), les fumoirs représentant un savoir-faire artisanal passé de génération en génération, contribuant ainsi au patrimoine historique et culturel des premières nations et des communautés acadiennes, mais plus globalement, de l'Est du Canada. Finalement, ce poisson est utilisé comme appât de pêche dans des pêcheries très lucratives en Atlantique Nord-Ouest, comme celle du crabe des neiges et du homard américain; il peut représenter plus de 70 % des appâts utilisés pour cette dernière pêcherie (Grabowski et al., 2010).

4.5 Cycle de vie, croissance et recrutement

La reproduction du hareng de l'Atlantique au Canada s'effectue près des côtes, entre avril et novembre selon les stocks (Scott et Scott, 1988). Les femelles peuvent pondre un nombre d'œufs variant entre 23 000 et 261 000 (Messieh, 1976). Les œufs du hareng sont

généralement ronds, possèdent un diamètre de 1,0-1,5 mm, sont plus denses que l'eau de mer et sont adhérents (Bigelow et al., 1963).

L'éclosion se produit lorsque les larves atteignent 4-10 mm (Fahay, 1983), soit après environ 30 jours à 5°C, 11 jours à 10°C, ou 10 jours à 15°C (Jean, 1956 ; Scott et Scott, 1988). Les larves fraîchement écloses, pélagiques, ont une apparence transparente et mince, et absorbent leurs réserves vitellines en quelques jours, lorsqu'elles atteignent 8-10 mm (Bigelow et al., 1963). La croissance est très variable durant la période larvaire et affectée par plusieurs facteurs, incluant la température, l'accès à la nourriture et la taille de la population, des éléments qui peuvent varier entre les stocks (Scott et Scott, 1988). Lorsque les larves atteignent environ 31-60 mm, elles se transforment en stade juvénile (Bigelow et al., 1963). À l'âge d'un an, les juvéniles mesurent en moyenne 98 mm (Bigelow et al., 1963). Ils entrent alors dans une phase d'engraissement, qui durera jusqu'à ce que les individus atteignent la maturité sexuelle, à la suite de laquelle les poissons se reproduiront chaque année jusqu'à leur mort (Bigelow et al., 1963). Le hareng de l'Atlantique atteint la maturité sexuelle autour de 3-4 ans (Scott et Scott, 1988), lorsque les individus mesurent environ 235 mm (Bigelow et al., 1963 ; Scott et Scott, 1988). La longévité du hareng de l'Atlantique peut atteindre 20 ans dans de rares cas, mais la croissance après 12 ans est extrêmement faible (Bigelow et al., 1963).

Les plus récentes évaluations de stocks pour le hareng de l'Atlantique du sGSL basent leur indice de recrutement sur l'abondance des individus de deux ans récoltés à une certaine année, qui permet ensuite d'inférer le taux de recrutement des individus nés deux ans auparavant (DFO, 2024 ; Maynard et al., 2024). Le recrutement du hareng de l'Atlantique est un mécanisme complexe et multifactoriel qui fait intervenir différents facteurs abiotiques et biotiques et qui agissent sur différents stades de vie des individus (Figure 3). La faible production de recrues a été identifiée comme un enjeu majeur dans le renouvellement des populations, contribuant à plusieurs effondrements de stocks au cours des dernières décennies (Dickey-Collas et al., 2010; Nash et al., 2009; Trochta et al., 2020). Parmi les facteurs les plus communément reconnus comme affectant le recrutement du hareng de

l'Atlantique, on retrouve la température, la disponibilité en ressources alimentaires et la prédation (Burbank et al., 2022).

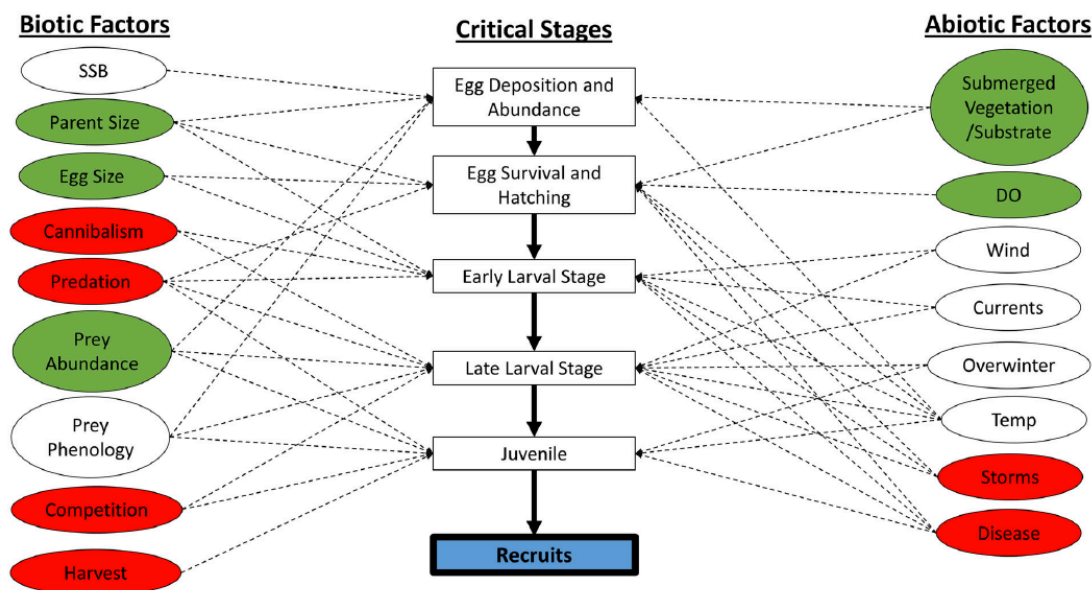


Figure 3. Facteurs biotiques et abiotiques ayant un impact sur le recrutement du hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*) pour chaque stade précoce de vie. Les facteurs présentés en vert affectent positivement les stades de vie visés, alors que les facteurs présentés en rouge les affectent négativement. Les relations inter-facteurs ne sont pas présentées pour éviter une surcharge de la figure. SSB: *spawning stock biomass*, DO: *dissolved oxygen*, Temp: *temperature* © Figure tirée de Burbank et al. (2022).

4.6 Les deux stocks du sud du golfe du Saint-Laurent

Dans le sGSL, deux stocks de harengs distincts au niveau de la gestion coexistent, différenciés par leur saison de reproduction, qui s'effectue soit au printemps, soit à l'automne (MPO, 2022). La fraie de printemps s'effectue surtout autour d'avril-mai, à des profondeurs de moins de 10 m (MPO, 2022), soit plus près des côtes (Scott et Scott, 1988). Les œufs se fixent généralement sur la végétation, à des profondeurs faibles de 1,4-3,0 m, en particulier sur les espèces d'algues *Phyllophorus* sp., *Fucus* sp. et *Chondrus crispus* (Pottle et al., 1981). La fraie d'automne, pour sa part, se produit plus au large (Scott et Scott, 1988), autour d'août-octobre, à des profondeurs de 5 à 20 m (MPO, 2022).

Bien que les reproducteurs de printemps et d'automne ne sont pas capturés uniquement durant leurs saisons de fraie correspondante, impliquant que les deux stocks coexistent spatialement (MPO, 2022), des travaux ont montré que les deux types de reproducteurs étaient distincts au niveau génétique (Lamichhaney et al., 2017).

Le sGSL est divisé en 9 zones de pêche (Figure 4), pour lesquelles il y a présentement une gestion (DFO, 2024). La majorité de l'exploitation s'effectue par une flotte de pêche au filet maillant (engins fixes), représentant entre 73 % et 99 % des engins utilisés depuis 1981, et le reste s'effectue à la senne coulissante (engins mobiles), historiquement concentrée dans la division 4Vn (MPO, 2022).

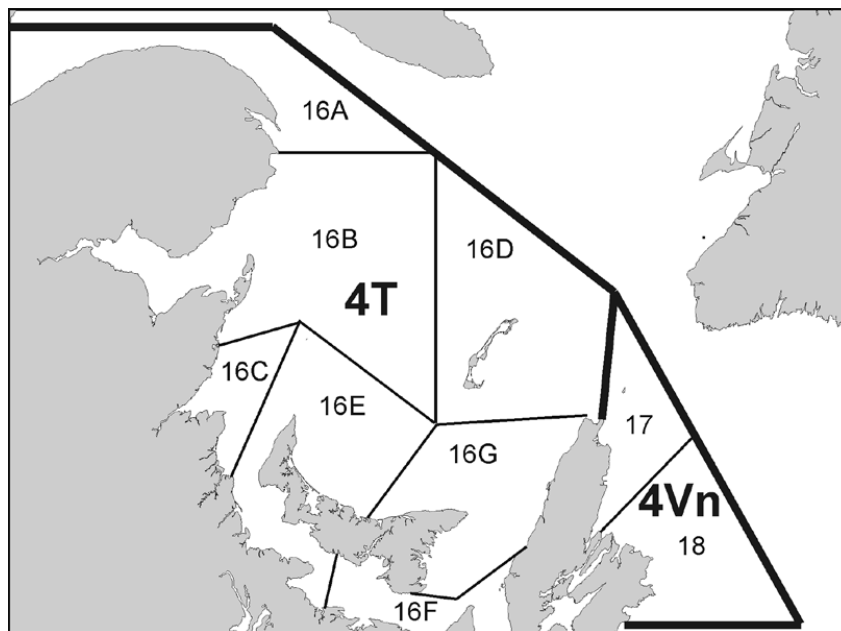


Figure 4. Zones de gestion des pêches au hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*) dans le sud du golfe du Saint-Laurent (divisions 4T et 4Vn de l'OPANO). © Figure tirée de MPO (2022b).

Le hareng de l'Atlantique est connu pour ses importantes fluctuations en abondance sur des périodes décennales (Trochta et al., 2020). Les deux stocks de hareng du sGSL sont suivi par le MPO depuis la fin des années 1970 (p. ex. DFO, 2024). Selon le cadre de gestion actuellement en place pour l'approche de précaution des pêches, la biomasse du stock reproducteur (BSR), représentant la productivité du stock, est évaluée et mise en relation

avec l'exploitation du stock, ce qui donne lieu à trois zones : la zone saine, la zone de prudence et la zone critique (MPO, 2006). Depuis 1993, le recrutement du hareng de printemps dans le sGSL est resté relativement bas, contribuant avec la surpêche à un effondrement de la biomasse du stock vers la fin des années 1990, et le stock se situe en zone critique depuis 2002 (DFO, 2024). En moyenne, le recrutement annuel de ce stock est passé de 476 millions de poissons sur la période 1978-1991, à 275 millions de poissons sur la période 1992-2017, une diminution de 42 % (Turcotte et al., 2022). Malgré la fermeture de la pêche commerciale au hareng de printemps en 2022, la BSR du hareng reproducteur de printemps est restée en zone critique en 2023 (DFO, 2024), ce qui est cohérent avec le temps de rétablissement des stocks de hareng, qui est d'en moyenne 11 ans (Trochta et al., 2020). Le hareng d'automne, pour sa part, se situe dans la zone de prudence depuis 2017 (MPO, 2022).

5. LES OTOLITHES

Les otolithes sont des structures de carbonate de calcium situées au sein de l'oreille interne des poissons téléostéens (Secor et al., 1992). Les otolithes sont présents en paires, et chaque individu en possède trois : les sagittae, lapilli et asterisci, qui jouent un rôle dans l'équilibre et l'audition des poissons (Secor et al., 1992). La morphologie et la taille des otolithes peuvent varier grandement entre espèces, et les plus faciles à extraire sont généralement les sagittae, étant donné leur plus grande taille chez plusieurs groupes, ce qui favorise leur utilisation (Secor et al., 1992).

5.1 Boîte noire de la croissance individuelle

Au niveau de leur microstructure, les otolithes présentent des anneaux de croissance journaliers, appelés incréments, et des anneaux de croissance annuels, appelés annuli (Campana, 2001). La déposition d'incrément journaliers a été validée pour un vaste éventail d'espèces, incluant le hareng du Pacifique (McGurk, 1987). Les annuli, pour leur part, sont largement utilisés pour la lecture d'âge des poissons dans les évaluations de stocks dont le

hareng du sGSL, une méthode qui s'est avérée plus efficace que la lecture d'âge par les écailles suite aux développements des protocoles dans les années 1980 (Messieh et al. 1989).

La macrostructure des otolithes peut également être utilisée pour différencier différents stocks au sein d'une même espèce, comme pour le hareng, où des différences de morphologie existent entre les otolithes des harengs de printemps et d'automne (Messieh et al., 1989). La largeur de chaque anneau de croissance peut également être utilisée pour inférer la croissance somatique quotidienne des individus (Jones, 1992). La microstructure des otolithes permet aussi de rétrocalculer la croissance des individus efficacement au cours de leur vie (Campana, 1990).

Les protocoles en place actuellement pour déterminer l'âge du hareng dans le GSL reposent sur des expertises régionales en place depuis plusieurs décennies. Ces méthodes ont été prouvées robustes, n'ayant pas dérivé au fil du temps (entre lecteurs) ni entre laboratoires, que ce soit à l'Institut Maurice-Lamontagne, où l'on évalue le hareng du nGSL ou au Centre des pêches du Golfe, où l'on évalue le hareng du sGSL (Miller et al., 2011). Les résultats ont montré une concordance adéquate entre les lectures, avec des coefficients de variation inférieurs à 5 %, ce qui est considéré acceptable (Campana 2001).

6. PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS

Au cours des dernières décennies, le hareng de l'Atlantique reproducteur de printemps du sGSL a connu une baisse marquée de son recrutement et un déclin important de son stock, ce qui a des impacts importants aux niveaux écologique et économique, étant donné son importance au sein de l'écosystème et pour les communautés côtières.

Bien que de nombreux travaux ont démontré l'importance du succès des premiers stades de vie des poissons marins pour le recrutement (p. ex. les travaux qui ont mené à l'établissement du GSP: Hjort, 1914; Cushing, 1975; Houde, 1987; Anderson, 1988), les connaissances restent limitées quant à la dynamique de croissance et de survie des jeunes stades de hareng dans le sGSL, limitant ainsi notre compréhension des facteurs contribuant

au déclin de cette population. La majorité des études antérieures comparables, non seulement sur le hareng, étaient limitées en termes de nombre de cohortes, et les conclusions sur les liens entre la croissance et la survie étaient souvent basées sur moins de 4 cohortes, limitant ainsi la prise en compte de facteurs temporeux et représentant ainsi un maillon faible de ces études.

Ainsi, l'objectif principal de cette étude visait à étudier la dynamique de croissance au cours de la première année de vie du hareng de l'Atlantique reproducteur de printemps dans le sGSL, pour ensuite tester la relation entre celle-ci et le recrutement observé au sein du stock. En utilisant une des plus longues séries temporelles d'échantillons d'otolithes disponibles au Canada (voir annexe I), nous avons pu sélectionner 12 classes d'âge très contrastées dans leurs taux de recrutement sur la période 1987-2010, afin d'analyser le premier annulus visible. Une sous-sélection de 7 de ces cohortes a ensuite fait l'objet d'une analyse des 40 premiers incréments journaliers visibles. Cette méthodologie permettait de répondre à deux sous-objectifs : (1) étudier la dynamique de croissance cumulative au terme de la première année de vie, et (2) étudier les trajectoires individuelles de croissance journalière au cours des ~43 premiers jours de vie, soit durant la période larvaire.

L'hypothèse principale de ce projet était que les années de fort recrutement seraient associées à de plus forts taux de croissance, qui se refléteraient dans la croissance journalière et dans la croissance cumulative au bout de la première année de vie sur l'otolithe des individus. Cette hypothèse est compatible avec les prédictions du GSP (Chambers et Leggett, 1987; Miller et al., 1988; Houde, 1987; 1989; Takasuka et al., 2003; 2007).

CHAPITRE 1: LÀ OÙ IL Y A DE LA CROISSANCE, IL Y A DE L'ESPOIR: UNE CROISSANCE RAPIDE EN DÉBUT DE VIE EST LIÉE À UN FORT RECRUTEMENT CHEZ LE HARENG DE L'ATLANTIQUE DANS LE SUD DU GOLFE DU SAINT-LAURENT

**WHERE THERE IS GROWTH, THERE IS HOPE: FAST GROWTH DURING EARLY LIFE IS LINKED
TO STRONG RECRUITMENT FOR ATLANTIC HERRING IN THE SOUTHERN GULF OF ST.
LAWRENCE**

1.1 INTRODUCTION

Recruitment of marine fishes, defined as the number of individuals from a given annual year class that survive to the size at which they become vulnerable to the fishery, is a complex process largely driven by multiple biotic variables such as prey and predator abundance, and abiotic factors such as ocean currents and water temperature (Cushing 1990, Szuwalski et al. 2015, Muhling et al. 2018). The effects of these factors on recruitment are particularly important during the first year of life, a period characterized by extremely high mortality rates (Houde 1987, Anderson 1988, Cushing 1990). The existing body of knowledge indicates that overall survival success through this vulnerable period is linked to growth rate, which depends on the complex interactions among biological and physical variables (Houde 2008).

The relationship between survival to recruitment and early growth is complex and variable, but high survival rate is generally linked to fast growth, which is often referred to as the “Growth-Survival Paradigm” (GSP; Robert et al. 2023). The survival advantage conferred by fast growth is attributed to three independent, but complementary mechanisms: (1) the “bigger is better” mechanism (Miller et al. 1988) states that larger individuals at a given age are less vulnerable to predators due to superior swimming abilities; (2) the “stage

duration” mechanism stipulates that fast-growing larvae reaching metamorphosis at an earlier age experience lower cumulative mortality by shortening the duration of the vulnerable larval stage (e.g., Chambers & Leggett 1987, Houde 1987, 1989); and (3) the “growth-selective predation” mechanism predicts higher survival of faster-growing individuals compared to their slower-growing conspecifics at a given body size, due to their presumed superior condition and enhanced ability to evade predators (Takasuka et al. 2003, 2007).

Atlantic herring (*Clupea harengus*) is a small pelagic fish that supports some of the most culturally and commercially important fisheries throughout the North Atlantic (Grabowski et al. 2010, DFO 2024). As a forage fish, Atlantic herring also plays a key ecological role in North Atlantic ecosystems as it transfers energy from lower trophic levels to vertebrate predators such as piscivorous fishes, seabirds, and marine mammals (Cury et al. 2000, Overholtz & Link 2006). Given its commercial and ecological importance, Atlantic herring has received substantial scientific attention since the early 20th century (e.g., Hjort 1914, 1926, Hardy 1924, 1936, Savage 1937, Manteufel 1941), especially because it exhibits boom-and-bust dynamics, resulting in large fluctuations in abundance over decadal timescales (Trochta et al. 2020).

In Atlantic Canada, recruitment strength is on a declining trend, with five Atlantic herring stocks producing three or fewer strong recruitment events over the past 30 years, an insufficient production to rebuild stock biomass (Trochta et al. 2020, DFO 2022). One of the most negatively impacted stocks is the southern gulf of St. Lawrence (sGSL) spring-spawning stock, which has been below its Limit Reference Point (LRP) since the early 2000s, a situation resulting in a commercial fishery closure since 2022 (DFO 2024, Turcotte & McDermid 2024). Recruitment failure in this stock has been linked to a change in surface water temperature in the sGSL, shifting from a colder to a warmer regime in the early 1990s (Brosset et al. 2018, Burbank et al. 2022, Turcotte 2022). Warmer temperatures are thought to induce shifts in the availability of certain preferred prey of larval and juvenile herring, such as the copepod *Calanus* sp., which emerges earlier and develops faster under warmer

conditions, resulting in a temporal mismatch hampering early-life survival (Brosset et al. 2018).

Despite the growing evidence that young sGSL spring-spawning herring are food limited, it remains unknown whether the presumed suboptimal feeding impacts recruitment through reduced growth performance as per the predictions of the GSP. To address this knowledge gap, the present study leverages a historic otolith collection to examine the early growth trajectory of one-year-old sGSL spring-spawning herring from year classes that experienced weak or strong recruitment to better understand the link between growth dynamics and resulting recruitment. Based on the measure of otolith daily increments, we test the hypothesis that strong sGSL herring recruitment events are associated with faster larval and juvenile growth during the corresponding year class.

1.2 MATERIALS AND METHODS

1.2.1 Otolith collection

The otoliths used in this project come from one of the longest time series of Atlantic herring otolith samples available in Canada, housed at the Gulf Fisheries Centre in Moncton, NB, Canada. These otoliths were collected during various herring-specific or multispecies scientific surveys conducted by Fisheries and Oceans Canada (DFO) over the past 50+ years in the sGSL, specifically in North Atlantic Fisheries Organization (NAFO) Divisions 4TVn (Figure 5). The herring specific survey is a fishery-independent acoustic survey that was initiated in 1984 and occurred annually in November before 1990 and in mid-September-October after 1990 predominantly in the Baie des Chaleurs region. The survey utilized a pelagic trawl to capture herring with the primary goal of measuring length-frequency distribution and performing biological sampling of individuals, including otoliths (LeBlanc & Dale 1996, LeBlanc et al. 2015). The annual research vessel multispecies survey is a stratified random bottom trawl survey that runs annually in September since 1971 and covers the entire sGSL. Fish are captured, identified to species level and a subset of each species is

retained for biological sampling at each station (Hurlbut & Clay 1990). For each Atlantic herring collected for biological sampling during surveys, fish were measured for length and frozen for further processing. In the laboratory, fish were thawed and various measures were taken, including fish length, weight, sex, gonad weight and maturity stage. Moreover, following standard protocols, technicians of the Gulf Fisheries Centre Herring team extracted, cleaned, and mounted the pair of sagittal otoliths on black acrylic trays using Cytoseal 60[®] mounting medium laced with Toluene. Spawning component, spring or fall, was then assigned by experienced technicians based on the morphology of the otoliths, and age was estimated with the visible annuli count (Penttila & Dery 1988, Miller et al. 2011).

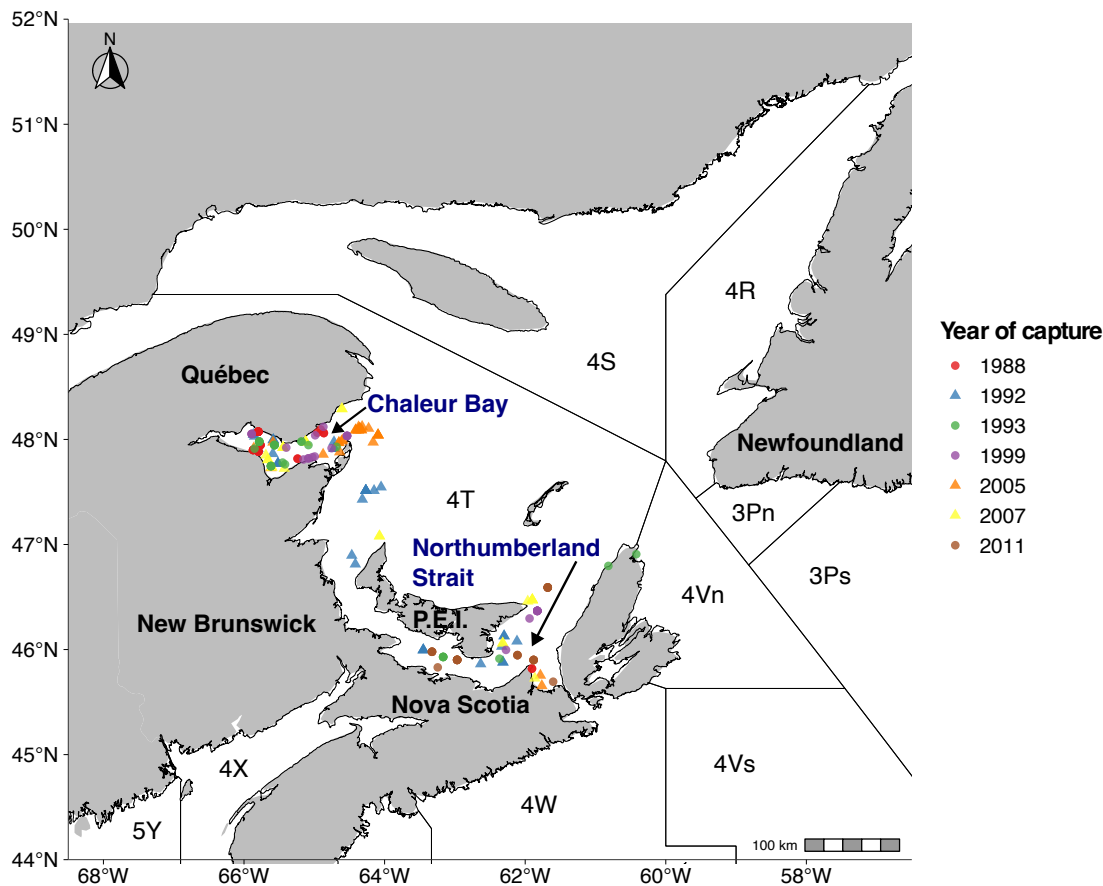


Figure 5. Map of the Gulf of St. Lawrence, Canada, with location of samples selected for daily growth analysis. Round shaped symbols represent year classes of weak recruitment and triangles represent year classes of strong recruitment.

1.2.2 Year-class selection

Data were filtered so that only individuals assigned to the spring component and estimated to be 1 year of age, meaning only one annulus was visible, were selected for this project (Table A1). The collection was then inspected to assess otolith conservation status. This exercise revealed that year classes prior to 1987 could not be considered due to poor preservation, while year classes after 2011 were characterized by insufficient sample numbers (Table A1). Using DFO's stock assessment data on recruitment rate estimates (DFO 2022) and sample availability, we selected 12 year classes (Figure 6, Table 1), for which we analyzed one-year-old fish otoliths that were collected the following year, 5 of relatively strong recruitment (1988, 1991, 2004, 2005 and 2006) and 7 of weak recruitment (1987, 1990, 1992, 1994, 1998, 1999 and 2010), to compare otolith growth achieved over the first year of life (distance from core to first annulus). From these 12 year classes, the 7 presenting the largest recruitment contrast were selected to extract daily growth analysis (Figure 6). These year classes comprised 3 annual cohorts of strong recruitment (1991, 2004 and 2006) and 4 of weak recruitment (1987, 1992, 1998 and 2010). This subsample was selected in a way that the contrast in recruitment strength is maximized while maintaining a broad temporal coverage over the study period (1987-2010). It also reflects a practical compromise between temporal representativeness, availability and preservation state of archived otoliths, and the substantial time required for daily increment measurements. Rather than aiming for an exhaustive coverage of all year classes, we focused on those for which both recruitment estimates and otolith material were robust enough to allow reliable reconstruction of early-life growth trajectories.

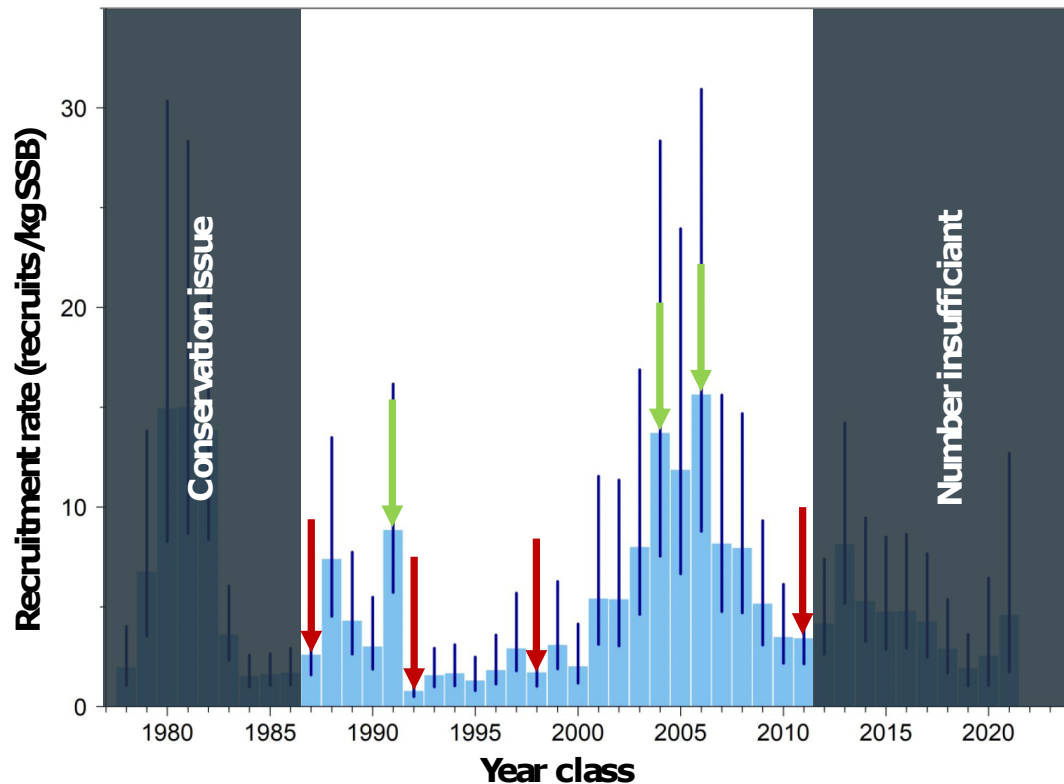


Figure 6. Recruitment rate estimates based on age 2 recruits for spring-spawning Atlantic herring in NAFO divisions 4TVn. Vertical lines indicate 95% confidence intervals. Green arrows represent selection of strong recruiting year classes and red arrows represent selection of weak recruiting year classes for daily growth analysis. © Adapted from DFO (2022).

1.2.3 Otolith preparation

For each year class, a minimum of 30 pairs of sagittal otoliths were randomly selected among the filtered data for analysis. The otoliths were photographed using a FLEXACAM C1 12MP mounted on a Leica® M165C stereo microscope with reflected light under 16× magnification, then the pictures were enhanced using the ImageJ® software (Figure 7a) by increasing contrast and sharpness in zones where changes in brightness and texture occur in the otoliths, to have a better resolution of the annulus. Pictures were then uploaded into ICES’s SmartDots application (ICES SmartDots 2025).

Table 1. Number of otoliths from one-year old individuals available in the collection for selected year classes and number of otoliths selected for growth analysis.

Year class	Number available	Number analyzed for one year growth	Number analyzed for larval growth	Fresh fish length range (mm)
1987	169	37	30	145-228
1988	315	30	-	
1990	236	29	-	
1991	251	44	35	150-231
1992	218	30	29	127-226
1994	270	29	-	
1998	100	33	32	147-216
1999	129	30	-	
2004	88	32	30	160-223
2005	91	29	-	
2006	82	30	27	140-216
2010	28	28	27	127-210
TOTAL		381	210	127-231

The otoliths selected for daily-growth analysis were then removed from the acrylic trays using acetone 100 % to dissolve the resin and mounted individually on microscope slides using CrystalBond™ thermoplastic glue, following Secor et al. (1992). The inner (proximal) convex surface was placed face up for polishing, but the outer (distal) concave surface was also tested and gave poorer results for daily increment reading. Although Fox et al. (2003) did not observe any difference in readings between both otoliths from a given pair, we systematically prioritized the right otolith, except in cases where right otoliths were absent from the trays or broken during extraction, in which case the left otolith was analyzed (10 % of all samples). The otoliths were respectively grinded and polished using 1200 µm and 12 µm grit 3M® abrasive films, following the method described by Secor et al. (1992).

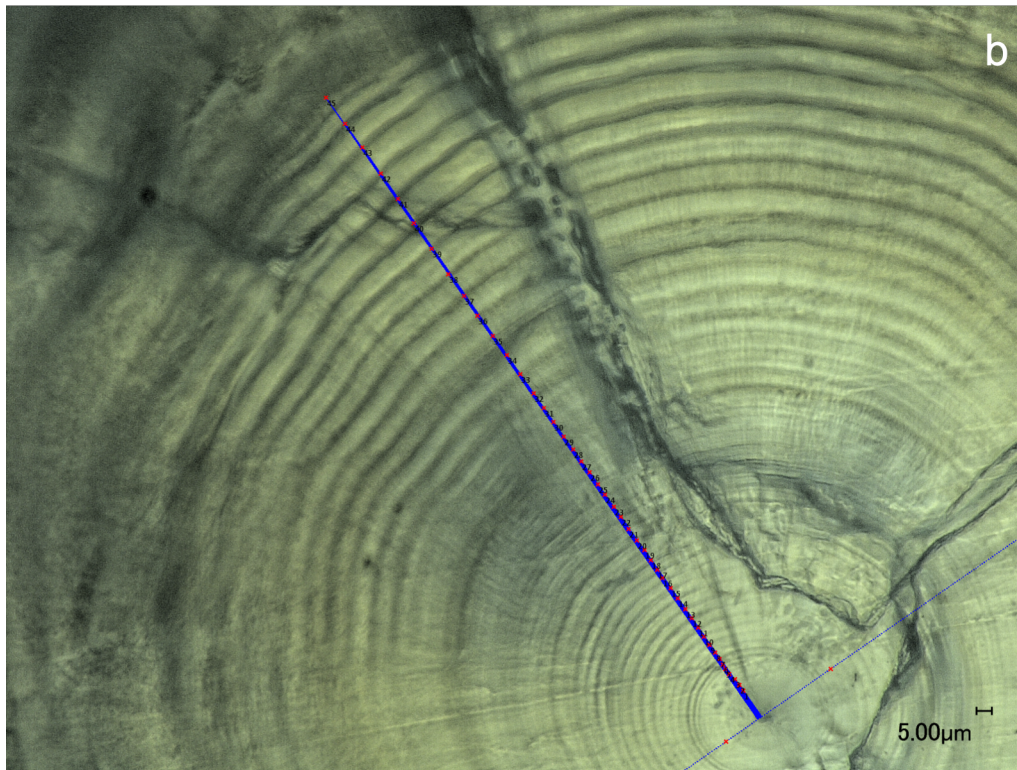
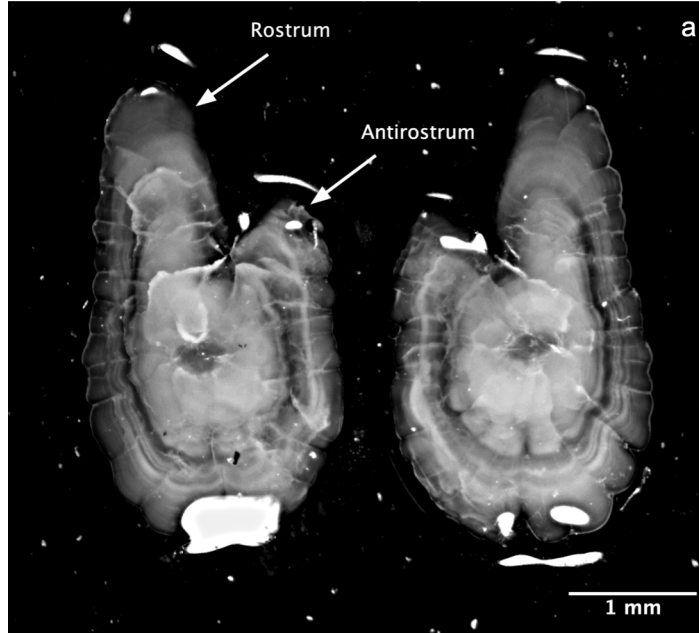


Figure 7. (a) A pair of herring sagittal otoliths from the collection photographed in its acrylic tray, where the first annulus is clearly visible, marking a year of growth. This pair of otoliths has been assigned to an individual from the spring-spawning component by the technicians in Moncton, NB, Canada. (b) An axis of measure for daily increment analysis obtained after the polishing technique was employed.

1.2.4 Growth analysis

Given potential similarities in growth patterns of otoliths between slow-growing spring spawners and fall spawners (Mosegaard et al. 2001), a subset of otoliths ($n = 65$) was revised by a DFO otolith analyst for stock assignation confirmation. Following this process, seven individuals for which doubts in stock assignment remained were discarded. Growth over the first year was measured in the rostrum following the longest axis for each right otolith of the pair, as prescribed by several methods used for age determination found in the literature (Penttila & Dery 1988, Messieh et al. 1989, Brophy & Danilowicz 2003, Burke et al. 2008).

Distance from the core to each daily increment was measured using a Keyence[®] VHX-2000 digital microscope with a 1500 \times objective on a 250-2500 \times lens, coupled with an image analysis system (Figure 7b). Following Campana (1992), a primary axis was defined through the core of each otolith, and a secondary perpendicular axis was drawn in a longitudinal transect when possible, or in the direction where increments were clearest, maximizing the number of measurable increments. Given that otoliths are circular in herring larvae and only begins to elongate into an oval shape when larvae reach a size of around 25-30 mm (corresponding to an otolith radius of 140-240 μm) (Geffen 1982), reading axis selection is assumed to have negligible effects on the results when looking at the first few weeks of growth. Distance from the nucleus (otolith radius; in μm) was measured for a minimum of 40 increments for each otolith. The first increment, corresponding to the onset of exogenous feeding (Geffen 1982, Høie et al. 1999), is typically located at about 8 to 13 μm from the core in herring (Geffen 1982). All otoliths were read twice and in case of age variation $>10\%$ between the two readings ($n = 5$), only the second reading was considered (Chang 1982).

We assumed that the first increment was laid at the age of 3 days post hatch following findings suggesting the first increment is deposited before or at the time of first exogenous feeding (Folkvord et al. 1997, Høie et al. 1999, Fox et al. 2003), and that unpublished rearing experiments on sGSL herring indicated first-feeding at the age of 3 days (J. Burbank unpubl. data).

1.2.5 Herring characteristics

In total, 381 otoliths originating from individuals in 12 year classes were analysed for first-year growth (Table 1). From these samples, the first 40 daily growth increments were analysed on 210 otoliths from individuals originating from 7 of the most recruitment-contrasted year classes. All individuals that underwent daily growth analysis were collected in NAFO divisions 4TVn (Figure 5) from May to December and their total length ranged between 127 and 231 mm, with a mean value of 190 ± 20 mm. All individuals were identified as one-year-olds.

1.2.6 Statistical analysis

To assess differences in the distance to the first annulus among year classes, we performed a one-way analysis of variance (ANOVA), using year class as the fixed effect. Assumptions of normality and homogeneity of variance were verified by visual inspection of residuals and using the Shapiro-Wilk and Levene's tests, respectively. Grouping letters were assigned using the multcompView package in R version 4.4.2 (R Core Team 2024), indicating significantly different groups at $\alpha = 0.05$, using Tukey's HSD (Graves et al. 2024). These statistical analyses were performed using R version 4.4.2 (R Core Team 2024) and its ggplot2 package (Wickham 2016) for figure creation.

To assess differences in daily growth trajectories among year classes, we performed repeated-measures MANOVAs in JMP[®] Pro Version 18.0.0. (2023) by SAS Institute Inc., Cary, NC, USA, with the otolith radius being considered as the repeated measure, as described by Chambers & Miller (1995), and commonly used for this specific purpose (e.g., Meekan & Fortier 1996, Searcy & Sponaugle 2001, Robert et al. 2007, Takasuka et al. 2017, Vanalderweireldt et al. 2019, Khamassi et al. 2020, Takahashi et al. 2022, Peres et al. 2022). The individual fish ID was included as a random factor to account for the inherent variability among individual fish, as commonly done in repeated-measures studies of this nature. Wilk's lambda (λ) was used as the test statistic and a Tukey's Honest Significant Difference (HSD)

post-hoc test was conducted to reveal daily ages where year classes differed in growth rates with a significance level of $0.05/40 = 0.00125$, using the Bonferroni correction (Hand & Taylor 1987). We also compared mean growth trajectories by recruitment strength categories, weak or strong, using contrasts (Lehman et al. 2005).

To quantify the degree to which daily growth depended on past growth history, we calculated age-dependent growth autocorrelation from the increment-width series, following the approach of Pepin et al. (2014) and Tanaka et al. (2023). Autocorrelation matrices were calculated separately for all year classes pooled, for weak recruitment year classes, and for strong recruitment year classes, and then visualized as functions of increment number and forward lag (number of future increments) to identify the age window over which growth remained most strongly dependent on prior growth. All autocorrelation analyses and graph plotting were also performed in R (R Core Team 2024).

1.3 RESULTS

1.3.1 Cumulative growth over the first year

We found a significant overall effect of year class on distance of the first annulus from the nucleus (one-way ANOVA $F_{11, 369} = 1.95$, $p = 0.032$; Figure 8). However, Tukey's HSD post hoc comparisons did not identify any significant pairwise differences after correction for multiple testing. When pooled together, distance of the first annulus of individuals from strong year classes ranged from 0,558 mm to 1,544 mm (mean value of $1,136 \pm 0,158$ mm), and from 0,588 mm to 1,502 mm (mean value of $1,129 \pm 0,182$ mm) in weak year classes. There was no difference between the two year-class categories ($F_{1, 379} = 0.19$, $p = 0.666$; Figure 8).

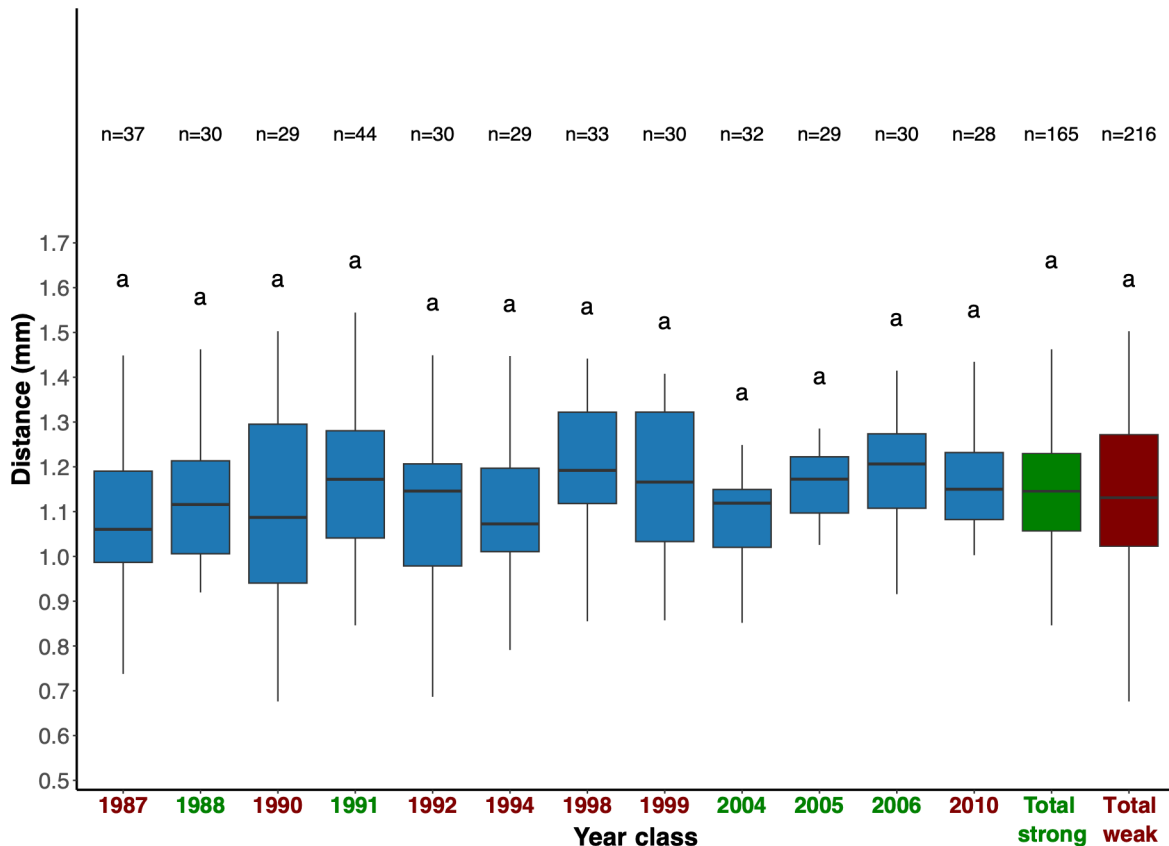


Figure 8. First annulus distance from the nucleus for all 12 year classes considered, and for all year classes of strong recruitment and all year classes of weak recruitment pooled together. Year classes of strong recruitment are represented in green and year classes of weak recruitment in red.

1.3.2 Growth achieved during the larval period

The first 40 daily increments were successfully analysed in all otoliths within the subset of 210 individuals. Average total otolith radius at the 40th increment was $157.22 \pm 50.91 \mu\text{m}$ from the nucleus and increment widths ranged from $1.18 \mu\text{m}$ to $13.75 \mu\text{m}$ over the 0-40 d period. For the 2010 year class, otolith radius average at the 40th increment was $110 \pm 17 \mu\text{m}$ and $192 \pm 49 \mu\text{m}$ for the 1991 year class, the two most contrasted year classes in term of early-life growth. For weak recruitment year classes, the first increment was at a mean distance of $10.09 \pm 1.15 \mu\text{m}$ from the core, and for strong recruitment year classes, the mean distance was $10.18 \pm 1.04 \mu\text{m}$.

Year classes displayed variable daily growth patterns, ranging from relatively slow to relatively fast (Figure 9). RM-MANOVA analysis revealed a significant effect for year classes (Wilk's lambda (λ) = 0.154, $F_{234, 989} = 1.56$, $p < 0.0001$). Fastest early growth was achieved in individuals from the strong year classes 1991 and 2004, followed by weak year classes 1987 and 1992 and strong year class 2006, where growth was intermediate, and weak year class 2010, where growth was the slowest.

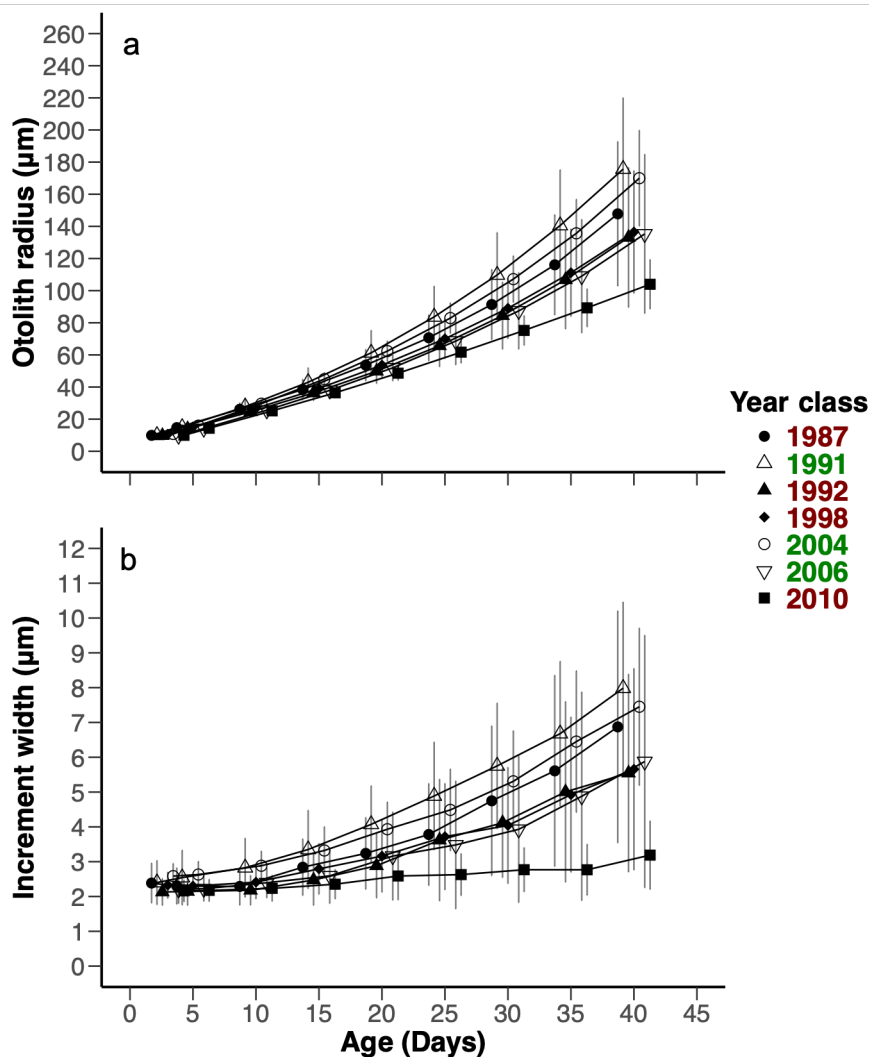


Figure 9. (a) Mean otolith radius and (b) increment widths for all 7 year classes in the first 40 increments (age 3-43 days). Strong recruitment year classes are shown as open symbols (and written in green in legend) and weak recruitment year classes are shown as closed symbols (and written in red in legend). Only multiples of 5 are represented, with an offset for visibility and vertical lines represent standard error.

Pairwise comparisons between strong and weak year classes via Post hoc Tukey’s HSD tests revealed substantial divergence that began as early as increment 2 (weak year class of 1992 vs. strong year class of 2004) or as late as increment 23 (strong year class of 1991 and weak year class of 1998; Figure 10). Out of 12 possible pairwise comparisons between strong and weak year classes, 7 of them showed at least some divergence, for which 3 of them were persistent. Pairwise comparisons among strong year classes revealed divergence between 2 of 3 pairs (at increment 2 for strong year classes of 2004 and 2006 and at increment 18 for strong year classes of 1991 and 2006), whereas pairwise comparisons among weak year classes revealed just 1 pair (1987 and 2010) that diverged at increment 38.

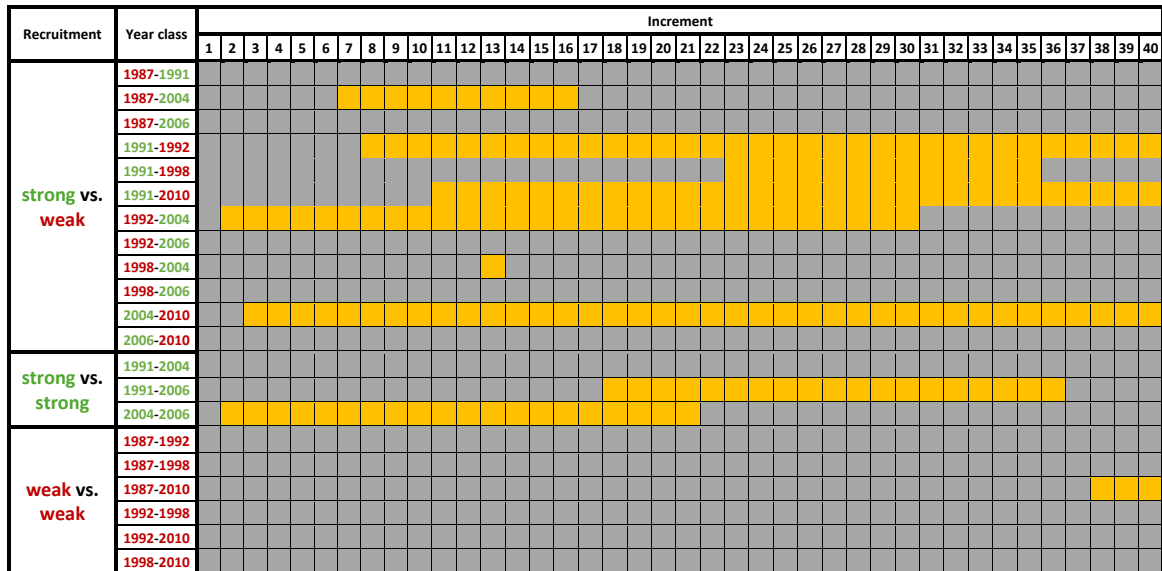


Figure 10. Results for Tukey’s HSD using Bonferroni correction. Periods in yellow indicate where significant differences have been found ($p < 0.05/40 = 0.00125$). Strong year classes are represented in green and weak year classes in red.

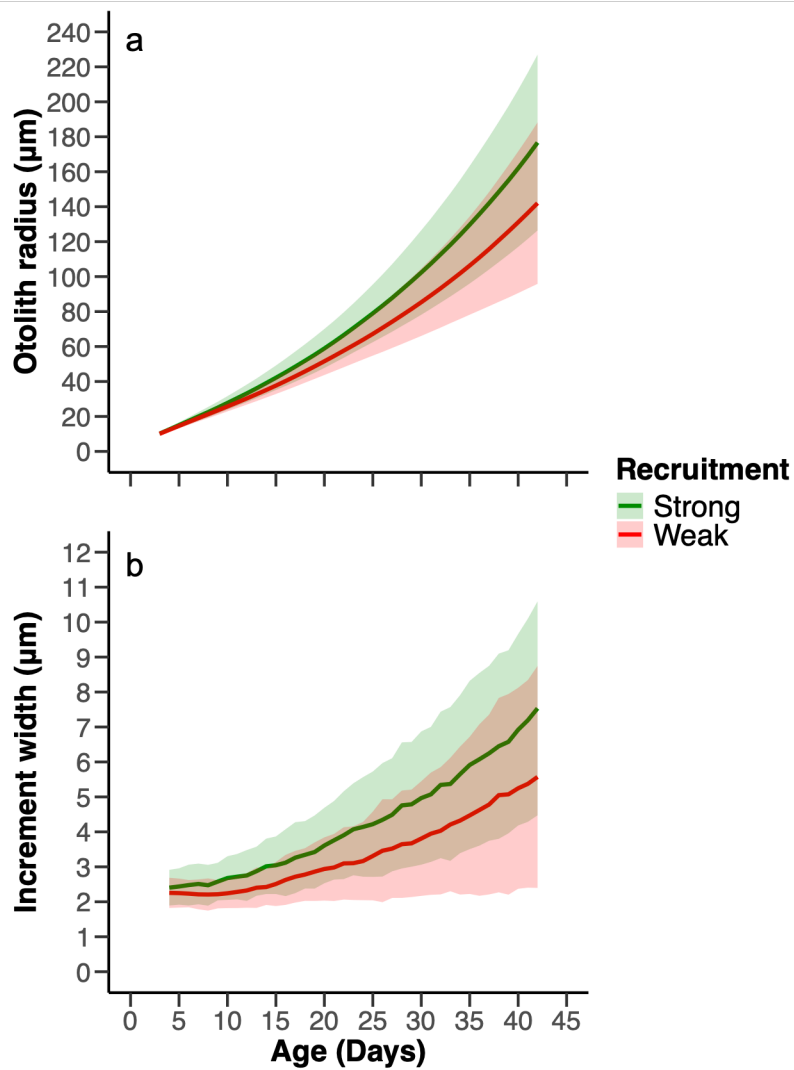


Figure 11. (a) Mean otolith radius and (b) increment widths for all individuals issued from year classes of strong recruitment (1991, 2004, 2006; green) and year classes of weak recruitment (1987, 1992, 1998, 2010; red) in the first 40 increments. The shaded area represents standard error.

When pooled together, individuals from weak year classes were characterized by slower growth trajectories compared to those from strong year classes ($F_{39, 165} = 2.44$, $p < 0.0001$; Figure 11). That overall difference was evident from increment 6.

1.3.3 Growth autocorrelation

Strong age-dependent autocorrelation was observed between daily increment widths in young larval herring (Figure 12). Day-to-day growth during the larval period analysed (ages 3-43 d) was variably influenced by the larva's growth history, with autocorrelation being strong ($r = 0.8-0.9$) from increments 8-20 and strongest ($r = 0.9-1.0$) for increments 20-40. Strong year classes displayed a maximum growth autocorrelation at increment 7, earlier in life than weak year classes, where peak autocorrelation occurred at increment 13.

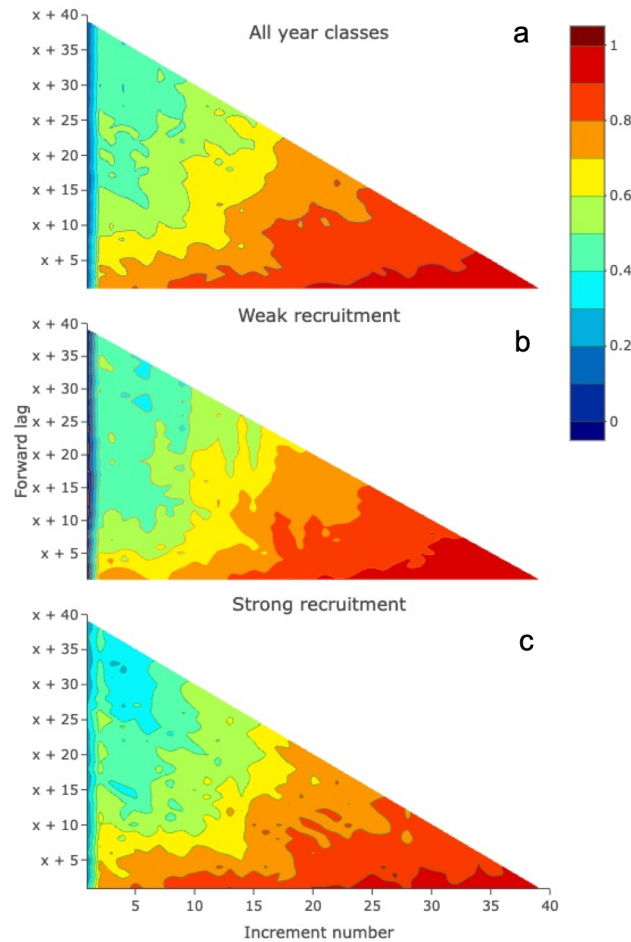


Figure 12. Otolith increment widths autocorrelation for (a) all year classes, (b) year classes of weak recruitment (1987, 1992, 1998, 2010) and (c) year classes of strong recruitment (1991, 2004, 2006). On the x-axis, the increment number, which is proportional to age in days post-hatch, and on the y-axis, the forward lag, which corresponds to the number of increment widths in the future that were correlated to the original increment number.

1.4 DISCUSSION

Using Atlantic herring as a small pelagic fish model species, the main objective of this study was to test the hypothesis that growth achieved during early life influences survival at the year-class level. Although our results did not show any significant relationship between cumulative growth realized over the first year of life and year-class strength, examination of the larval growth trajectory in a subset of year classes revealed that strong year classes were characterized by survivors experiencing an average faster larval growth relative to survivors from weak year classes. The positive link between fast larval growth and year class strength conforms with the main prediction of the GSP, which has been supported by multiple studies carried out in freshwater (e.g., Meekan et al. 1998, Post & Prankevicius 1987), estuarine (e.g., Rilling & Houde 1999, Sirois & Dodson 2000) and marine (e.g., Hare & Cowen 1997, Shoji & Tanaka 2006, Takasuka et al. 2017) fish species. While the vast majority of past studies were limited to less than 4 cohorts to draw conclusions on the links between growth and recruitment strength, the present study relied on 7 year classes of highly contrasted recruitment levels, adding robustness to our analysis.

1.4.1 Revealing the link between early growth at the year-class strength

Several important assumptions must be met when investigating the links between early-life growth characteristics and year-class strength over a decadal time series. A first condition is to rely on robust recruitment strength data. In the case of sGSL spring-spawning herring, year-class strength is derived from the statistical catch-at-age (SCA) population model (Turcotte et al. 2021) currently used for stock assessment purpose (Rolland et al. 2022, DFO 2024, Maynard et al. 2024). The model has recently been validated and recruitment levels estimated are considered robust (Turcotte et al. 2021, Burbank et al. 2023). A second condition is that otolith analysed for a given year class constitute a representative subsample for that cohort. Juvenile sGSL spring spawning herring remain resident in the sGSL area, with known nurseys near the ends of the Northumberland Strait, in the Chaleur Bay and Shediac valley (Dupuis et al. 1997), which are all well covered by the annual surveys from

which otoliths were obtained. Therefore, we are confident that our randomly selected samples are representative of the one-year-old juvenile population for all year classes considered.

In Atlantic herring, an additional potential source of bias is the spatial co-occurrence of spring-spawning and fall-spawning stocks, which implies a risk of contamination of fall-spawned individuals in the spring-spawning stock otolith collection. Spawning stock assignment and age for the individuals used in this study were determined in a consistent manner by highly experienced DFO technicians. Current protocols have been deemed suitable and otolith morphology has proven effective at separating spring and fall spawning stocks (Messieh et al. 1989). Protocols in place (as described in Penttila & Dery 1988) have also been tested in the Gulf of St. Lawrence region for quality control, assuring that interpretation methods did not drift over time among readers, or inter-institutes (Miller et al. 2011). Results revealed concordance between readings that were adequate, with coefficients of variation below 5 %, which is considered acceptable for herring (Campana 1990, 2001). In the present study, we eliminated from the analysis 7 otoliths that had an equivocal shape, to further limit the risk of fall-spawner contamination in our database.

Another potential issue that has been reported for some herring stocks is the difficulty to observe daily otolith increments in light microscopy. For example, Geffen (1982) reported observed increment deposition rates ranging from 0.34 to 0.92 increment d^{-1} in laboratory-reared Clyde spring-spawning herring, with rates approaching 1 ring d^{-1} only at somatic growth exceeding 0.40 mm d^{-1} . Fox et al. (2003) also reported that slow-growing individuals produced extremely narrow increments, resulting in the underestimation of true age even in marked larvae. In the present study, we used a Keyence digital microscope to decrease this risk by relying on higher resolution than that offered by light microscopy. Moreover, larval growth trajectory was derived from the otoliths of one-year-old survivors, which did not present evidence of slow growth episodes resulting from starvation conditions, and under which increment deposition rate could have become subdaily (Folkvord et al. 2000). The narrowest increment width recorded in our study was 1.18 μm , which falls well above the width threshold of 0.2 μm reported by Folkvord et al. (2000) for non-daily deposition, and

also above their reported threshold of 1.1 μm from which increments are systematically expected to be daily.

1.4.2 Early growth characteristics and survival bottlenecks

One of the main tenets of the GSP is that fast growth performance during the larval stage results in increased survival probability to an endpoint corresponding to the life stage when year-class strength is set (Houde 1987, Anderson 1988, Cushing 1990). The link between growth rate and survival probability is however non-linear and modulated by interannual variability in (1) the growth potential of individuals composing the original larval population, and (2) growth-selective mortality pressure experienced by the larval population through their development until the survival endpoint (Robert et al. 2023). In this context, strong year classes are expected to be associated to an average fast growth trajectory within the larval populations from which they emerged.

In the present study, when pooled together, individuals from the three strong year classes were characterized by an average faster observed growth trajectory during the first 43 days of life relative to individuals from the four weak year classes. When annual cohorts were compared individually, the three strong year classes included the two cohorts with the fastest growth trajectories, and one displaying average growth. The four weak year classes included the slowest-growing cohort, two cohorts characterized by average growth, and one fast-growing cohort. There was thus relatively high variability in the observed larval growth trajectories that resulted in either a strong or weak year class, even though our results revealed a clear trend of strong recruitment association with fast larval growth. As pointed out by Robert et al. (2007), the meaning of observed mean fast growth in survivors of a strong year class likely reflects optimal larval growth conditions (e.g., 1991 and 2004 year classes in the present study), while a similar observation in a weak year class (e.g., 1987 year class) would reflect strong growth-selective mortality, favoring the survival of those individuals from the upper tail of the growth-rate frequency distribution (e.g., Robert et al. 2007). An extremely slow growth trajectory (e.g., the 2010 year class) either indicates low initial growth

potential/conditions and/or strong growth-selective pressure against fast growers, which are situations implying high mortality resulting in a weak year class (Robert et al. 2023). Intermediate growth trajectories are the most difficult to interpret as they could represent either strong (e.g., 2006 year class) or weak (1992 and 1998 year classes) recruitment as different combinations in the ratio of growth potential/growth selective mortality can result in opposite survival outcomes under similar observed growth trajectories in survivors (Robert et al. 2023).

The hypothesis that strong year classes emerged from years when environmental conditions facilitated fast larval growth is supported by the observation of strong growth autocorrelation appearing earlier in life for individuals from these cohorts relative to those from weak year classes. The presence of strong growth autocorrelation early in life is interpreted as an important influence of initial growth rate, either fast or slow, in driving future growth rates through retroactive loops (Pepin et al. 2014). Strong early growth autocorrelation has been commonly observed in fast-growing pelagic species (e.g., scombrids, clupeids), which heavily rely on fast early growth to survive (Pepin et al. 2014, Tanaka et al. 2023). The growth trajectory of individuals from these fast-growing species would thus largely depend on initial feeding success fueling initial growth. Successful early foraging would lead to a fast growth trajectory and increased survival probabilities. In the present study, the stronger growth autocorrelation pattern observed in strong year classes relative to weak year classes of the same population could reflect a higher growth potential in emerging larvae, through a favourable abiotic and trophic environment (e.g., high prey availability), and/or a maternal effect (e.g., higher initial yolk reserves). High early growth potential would allow more individuals to set early on a fast-growth trajectory, leading to a higher probability of survival and formation of a strong year class.

An interesting result emerging from our study is that despite the positive link found between larval growth and year-class strength, which was particularly evident for the 1991 and 2004 year classes, this trend did not persist throughout the first year of life, as no significant interannual differences were observed in the width of the first growth annulus.

This suggests that independent of growth performance achieved during the larval stage, surviving individuals needed to reach a minimum size to survive to age 1. For example, the extremely slow larval growth trajectory observed in 2010 yielded a first annulus of average width, implying the presence of growth-survival trade-offs beyond the early larval stage.

Some post-larval life events, such as the metamorphosis or settlement stages, are often associated with wide changes in growth trajectory and growth-dependent mortality pressure (e.g., Gagliano et al. 2007, Geffen et al. 2007). Atlantic herring is a boreal species which must survive their first winter as young-of-the-year juveniles. Overwintering is a period often characterized by high size-dependent mortality for young-of-the-year juveniles (Sogard 1997, Hurst 2007). For example, a recent study on the St. Lawrence River striped bass (*Morone saxatilis*) has revealed that young-of-the-year juveniles which could not reach a pre-wintering size threshold generally did not survive winter (Peres et al. 2022). A similar pre-wintering size threshold could apply to sGSL spring-spawning herring, which would then favour the survival of individuals that were able to compensate for a slow larval growth with faster growth during post-larval stages. Even though we cannot test this hypothesis directly because daily increment measurements were limited to the age of 43 days, overwintering constraints could explain why size at age 1 is relatively homogenous despite wide interannual variability in early larval growth trajectories. Even if the exact mechanisms acting beyond the larval stage to explain the similar size range reached by one-year-old surviving juveniles from the different year classes is unclear, our results point to a critical role of early-life growth, which would drive survival rate directly during the vulnerable larval stage, as well as indirectly through one or several further size-based survival bottlenecks occurring before individuals reach the one-year-old mark.

1.4.3 Potential environmental drivers of Atlantic herring larval growth and recruitment variability

Herring recruitment likely results from the combined influence of several biotic and abiotic factors (Burbank et al. 2022). Variables influencing larval growth and survival may include demographic factors (age structure and weight-at-age of spawners; Brunel 2010), as

well as physical and biological ecosystem variables (Burbank et al. 2023) such as predation (Tsou & Collie 2001, Richardson et al. 2011), spawning substrate quality and availability (Kanstinger et al. 2018), or dispersion through currents and storm events (Lee & Williams 1999, Houde 2008, Moll et al. 2017). Overwintering conditions may also influence survival and recruitment in marine pelagic fishes (Slater et al. 2007). However, prey abundance and phenology, as well as temperature, are likely to be the most important sources of early-life growth and survival variability (Cushing 1990, Burbank et al. 2022).

Given that herring larvae and young-of-the-year juveniles primarily depend on the surface layer of the water column, sea surface temperature (SST) regime has been pointed out as particularly important to drive recruitment (Lazzari et al. 1997, Brunel & Dickey-Collas 2010). SST in the sGSL have been increasing, shifting from a colder state to a warmer state in the early 1990s (Turcotte 2022). More specifically, this shift occurred in 1993 in the Chaleur Bay, with mean SST increasing rapidly from 10.0°C to 11.2°C, and in 1994 in the Northumberland Strait, with mean SST shifting from 11.7°C to 12.7°C (Turcotte 2022). These two regions are known to be important spawning and nursery areas for the stock, which is reflected by the fact that capture of one-year-old individuals available to our study was concentrated primarily in these sectors (Figure 5). Concurring with the regional shift in SST, recruitment of spring spawning herring shifted from a high recruitment regime yielding on average 476 million recruits over the period 1978-1991 to a low recruitment regime resulting in an average 275 million recruits over the period 1992-2017 (Turcotte 2022).

While this temperature shift may have affected larval and juvenile growth through a direct effect on metabolism, it has also been linked to major changes in zooplankton dynamics in the sGSL. Under the warm temperature regime, the zooplankton community is generally characterized by lower abundance of cold-water, lipid-rich copepods like *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus*, and higher numbers of smaller warm-water copepods species, which has been linked to reduced herring recruitment (Brosset et al. 2018). Although diet composition of larval spring spawning herring in the sGSL remains unknown, these two large copepod species, along with *Calanus finmarchicus*, have been identified as main diet

items for late-stage larvae in Newfoundland herring (Wilson et al. 2018) as well as adult herring in the sGSL (Darbyson et al. 2003). This information thus points towards a possible important role of temperature in impacting recruitment through a food web effect.

Changes in zooplankton communities have been linked to reduced recruitment success in other Atlantic herring stocks, including in the Northeast US Continental Shelf (Perretti et al. 2017), the North Sea (Alvarez-Fernandez et al. 2015), and the Western Baltic Sea (Livdāne et al. 2025), supporting the importance of preferred prey abundance during early-life stages in regulating survival (Robert et al. 2014). Overall, changes in the trophic environment available to larval and juvenile sGSL spring-spawning herring in warmer years may have led to poorer nutritional quality of prey available, resulting in slower early growth and a higher risk of recruitment failure, although we could not explicitly test this hypothesis because detailed environmental data available do not cover the entire time series. Until the late 1990s, temperature and zooplankton data for the sGSL are spatially and temporally disparate, derived from heterogeneous surveys with limited consistency in sampling design, timing, and taxonomic resolution. The Atlantic Zone Monitoring Program (AZMP) was implemented in 1998 (Therriault et al. 1998), which standardized sampling procedures for biophysical data and the taxonomical composition of lower trophic levels. Detailed data are thus only available for a portion of the lower herring recruitment regime.

It is important to note that two of the strong year classes considered in the present study occurred under the current warm-water and low-recruitment regime, one of which (2004) was associated with particularly fast larval growth. This indicates that under the current suboptimal regime, even though early survival and subsequent recruitment are lower on average, the probability of strong year-class production is not null, making it important to refine our knowledge of environmental drivers of feeding, growth, and survival to facilitate the prediction of year-class strength. To gain a better understanding of larval survival dynamics, future research will need to focus directly on the larval and young-of-the-year juvenile stages to determine diet composition, prey preference, and how the environment modulates preferred prey availability and growth dynamics during the first growth season.

Comparing the early growth trajectory of larval and young-of-the-year juveniles to that of one-year-old individuals would also help validate our hypothesis that in addition to the early larval stage, overwintering mortality constitutes a second important size-based survival bottleneck that contributes to shape year-class strength.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Pour le hareng de l'Atlantique reproducteur de printemps du sGSL, les dernières décennies ont été marquées par une baisse marquée du recrutement et par un déclin important du stock (DFO, 2024). La fermeture de la pêche commerciale pour ce stock, après deux décennies passées dans la zone critique soulève des préoccupations écologiques majeures, étant donné le rôle central que l'espèce occupe dans le réseau trophique du sGSL, où elle assure une partie essentielle du transfert d'énergie entre le zooplancton et les prédateurs supérieurs, incluant les mammifères marins, les poissons piscivores et les oiseaux marins. Cet arrêt de la pêche provoque également des préoccupations socio-économiques, le hareng jouant un rôle central dans les revenus économiques liés à la pêche de 4 provinces canadiennes : l'Île-du-Prince-Édouard, le Nouveau-Brunswick, la Nouvelle-Écosse et le Québec.

Dans un contexte de bouleversements écosystémiques et de pressions multiples: surpêche (FAO, 2024), réchauffement (Galbraith et al., 2025), hypoxie (Jutras et al., 2023), modification du régime trophique (Brosset et al. 2018, Turcotte, 2022), etc., mieux comprendre le recrutement du hareng de printemps dans le sGSL s'inscrit au cœur des préoccupations scientifiques et de gestion actuelles pour assurer la pérennité du stock. Ainsi, le rôle de la croissance au cours des jeunes stades de vie dans le succès du recrutement de cette espèce apparaissait comme un concept fondamental à étudier, et pour lequel très peu d'information était disponible pour le stock du sGSL, malgré l'accès à l'une des plus longues séries temporelles d'échantillons d'otolithes au Canada, comportant des échantillons sur les 50+ dernières années.

Une question centrale a guidé ce mémoire: Quelle est la dynamique de la croissance du hareng de printemps du sGSL durant sa première année de vie, et dans quelle mesure celle-ci contribue-t-elle à établir la force du recrutement du stock ? Cette question s'inscrit dans le cadre du GSP, qui stipule que la croissance rapide des individus durant les jeunes stades de

vie favorise une survie accrue des recrues, ce qui devrait influencer le recrutement des poissons marins (Hjort, 1914; Cushing, 1975; Houde, 1987; Anderson, 1988).

Ainsi, l'objectif principal de ce projet de maîtrise était d'étudier la dynamique de croissance au cours de la première année de vie du hareng de printemps du sGSL et de mettre cette dernière en relation avec les variations du taux de recrutement qu'a connu le stock. Pour ce faire, nous avons d'abord sélectionné des classes d'âge sur la période 1987-2010 issues d'événements de très fort recrutement pour analyser les dynamiques de croissance individuelles, et les comparer à des individus issus d'événements de très faible recrutement. Nous avons d'abord examiné la croissance cumulative au cours de la première année de vie à partir des otolithes de 381 individus issus de 12 cohortes contrastées. Parmi ces individus, 210 otolithes issus des 7 cohortes les plus contrastées ont ensuite été préparés pour examiner la croissance journalière au cours des premières semaines de vie.

Les résultats obtenus permettent de nuancer l'idée selon laquelle une année de fort recrutement émergerait nécessairement d'une croissance supérieure sur l'ensemble de la première année. La croissance cumulative sur la première année estimée au premier annulus visible n'a montré aucune relation avec la force du recrutement, les classes d'âge issues de fort recrutement ne présentant pas de différences significatives dans leur rayon au premier annulus par rapport aux classes d'âge de faible recrutement. En revanche, les trajectoires de croissance larvaire ont montré des dynamiques marquées entre les classes d'âge, les classes d'âge correspondant aux événements de fort recrutement présentant une croissance moyenne plus forte au début de la vie par rapport à ceux issus d'événements de faible recrutement, un signal pouvant apparaître après seulement quelques incréments. Ces résultats renforcent l'idée d'un goulot d'étranglement qui agit en début de vie chez le hareng du sGSL.

L'analyse de l'autocorrélation de la croissance a aussi renforcé l'idée d'une fenêtre critique en début de vie chez le hareng du sGSL, les classes d'âge fortes présentent une autocorrélation maximale plus tôt dans leurs trajectoires de croissance larvaire que les classes d'âge faibles. Ces résultats suggèrent que les individus issus de fortes classes d'âge se stabilisent plus rapidement sur des trajectoires de croissance favorables (Pepin et al., 2014).

Les résultats de ce mémoire montrent globalement qu'au-delà de la croissance cumulative à un an, la croissance acquise durant les premières semaines de vie des individus (rapidité et stabilité des trajectoires; Pepin et al., 2014) joue un rôle déterminant dans la probabilité de survie des individus et ultimement, dans la force des classes d'âge. Ce travail apporte ainsi un appui solide au GSP pour le stock de hareng de printemps dans le sGSL, montrant que la croissance en début de vie semble agir directement, en réduisant la vulnérabilité des larves aux conditions biotiques et abiotiques difficiles durant une période de mortalité intense, et indirectement, en conditionnant la probabilité de traverser les fenêtres critiques imposées avant l'âge d'un an.

Au-delà de ses contributions spécifiques au hareng de printemps du sGSL, ce mémoire illustre l'importance des collections d'échantillons historiques pour offrir des outils analytiques robustes pour mieux comprendre les variations des stocks halieutiques sur des échelles décennales.

Cependant, il est important de rappeler que l'interprétation des trajectoires de croissance repose sur la prémisse d'une déposition quotidienne des incréments au sein de l'otolithe, d'où l'importance de faire preuve de prudence dans l'interprétation des résultats. L'utilisation d'individus de plus d'un an implique que les résultats sont obtenus sur des survivants, qui ont traversé l'ensemble des fenêtres critiques de mortalité qu'impose la première année. Les trajectoires de croissance représentent alors celles des survivants et ne permettent donc pas d'avoir une vision globale des processus de croissance de l'ensemble de la population, qui inclut ceux des individus éliminés de la population en bas âge. Il est également à rappeler que la variabilité de la croissance joue un rôle important dans l'interprétation que l'on peut faire des résultats, et que cette variabilité, explicable en partie par différentes considérations environnementales, peut aussi exercer une influence sur le succès du recrutement d'un stock halieutique.

Ces limitations ouvrent la porte à de nombreuses perspectives, qui viseraient à collecter des échantillons de différents stades de vie du hareng de printemps du sGSL. Des études du régime alimentaire et de la condition (indices biochimiques) des stades larvaires et des

juvéniles pourraient être mises en place pour inclure des considérations trophiques à la compréhension des mécanismes qui régissent la croissance et la survie du hareng de printemps dans le sGSL. Des échantillons de larves avant hivernage et de juvéniles après hivernage seraient aussi pertinents pour étudier la mortalité sélective de la croissance imposée au cours de l'hiver, comme les travaux de Peres et al. (2022) ont démontré pour le bar rayé.

L'absence de travaux de modélisation pour ce stock incluant les mécanismes qui régissent la dérive et la rétention des jeunes stades dans la sGSL (température, courants) restreignent actuellement la possibilité de tester l'influence des facteurs hydrodynamiques sur le succès du recrutement du stock. Des travaux de modélisation, inspirés de Lett et al. (2008) pourraient ainsi être envisagés pour combler ces lacunes. De plus, des travaux complémentaires à cette proposition de modélisation pourraient être envisagés sur la croissance, afin d'évaluer si la croissance peut être meilleure selon l'endroit où dérivent les jeunes stades de vie.

Ainsi, ces perspectives pourraient offrir des manières concrètes de poursuivre les efforts déployés pour mieux comprendre les facteurs qui régissent le recrutement du hareng de printemps du sGSL. La croissance étant le résultat de plusieurs facteurs qui interagissent, une meilleure connaissance des mécanismes qui régissent l'écologie des jeunes stades ne serait que bénéfique pour les différents acteurs du milieu. Ces limites ouvrent ainsi des perspectives de recherche riches et concrètes, surtout dans un cadre de bouleversements écosystémiques, dans le Saint-Laurent (Galbraith et al., 2025), mais aussi dans d'autres systèmes de l'Atlantique Nord.

ANNEXE I

NOMBRE D'OTOLITHES D'INDIVIDUS D'UN AN DISPONIBLES DANS LA COLLECTION COMPLÈTE ET SÉLECTION DES CLASSES D'ÂGE POUR ANALYSES DE CROISSANCE

Classe d'âge	Nombre disponible	Nombre analysé pour la croissance d'un an	Nombre analysé pour la croissance larvaire	Longueurs totales (mm)
1978	78	-	-	
1979	38	-	-	
1980	21	-	-	
1981	32	-	-	
1982	0	-	-	
1983	1	-	-	
1984	0	-	-	
1985	0	-	-	
1986	0	-	-	
1987	169	37	30	145-228
1988	315	30	-	
1989	631	-	-	
1990	236	29	-	
1991	251	44	35	150-231
1992	218	30	29	127-226
1993	252	-	-	
1994	270	29	-	
1995	127	-	-	
1996	276	-	-	
1997	244	-	-	
1998	100	33	32	147-216
1999	129	30	-	
2000	415	-	-	
2001	219	-	-	
2002	195	-	-	
2003	72	-	-	
2004	88	32	30	160-223
2005	91	29	-	
2006	82	30	27	140-216
2007	33	-	-	
2008	11	-	-	
2009	11	-	-	
2010	28	28	27	127-210
2011	0	-	-	
2012	0	-	-	
2013	6	-	-	
2014	2	-	-	
2015	0	-	-	
2016	1	-	-	
2017	0	-	-	
2018	0	-	-	
2019	1	-	-	
2020	0	-	-	
2021	0	-	-	
TOTAL		381	210	127-231

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alvarez-Fernandez, S., Licandro, P., Van Damme, C. J. G., & Hufnagl, M. (2015). Effect of zooplankton on fish larval abundance and distribution: A long-term study on North Sea herring (*Clupea harengus*). *ICES Journal of Marine Science*, 72(9), 2569–2577. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv140>.
- Anderson, J. T. (1988). A review of size dependant survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 8, 55-66. <https://doi.org/10.2960/j.v8.a6>.
- Aneer, G. (1985). Some speculations about the Baltic herring (*Clupea harengus membras*) in connection with the eutrophication of the Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 42 (Suppl. 1), 83-90.
- Benoît, H. P., & Rail, J.-F. (2016). Principal predators and consumption of juvenile and adult Atlantic Herring (*Clupea harengus*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Science Advisory Secretariat Research Documents*, 2016/065. viii + 42 p.
- Bigelow, H. B., Bradbury, M. G., Dymond, J. R., Greeley, J. R., Hildebrand, S. F., Mead, G. W., Miller, R. R., Rivas, L. R., Schroeder, W. L., Suttkus, R. D. & Vladykov, V. D. (1963). Fishes of the western North Atlantic. Part three. Yale University, New Haven.
- Brophy, D., & Danilowicz, B. S. (2003). The influence of pre-recruitment growth on subsequent growth and age at first spawning in Atlantic herring (*Clupea harengus* L.). *ICES Journal of Marine Science*, 60(5), 1103-1113. [https://doi.org/10.1016/s1054-3139\(03\)00122-x](https://doi.org/10.1016/s1054-3139(03)00122-x).
- Brosset, P., Doniol-Valcroze, T., Swain, D., Lehoux, Beveren, E., Mbaye, B., Émond, K., & Plourde, S. (2018). Environmental variability controls recruitment but with different drivers among spawning components in Gulf of St. Lawrence herring stocks. *Fisheries Oceanography*, 28. <https://doi.org/10.1111/fog.12272>.
- Brunel, T. (2010). Age-structure-dependent recruitment: a meta-analysis applied to Northeast Atlantic fish stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 67(9), 1921-1930. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq032>.
- Brunel, T., & Dickey-Collas, M. (2010). Effects of temperature and population density on von Bertalanffy growth parameters in Atlantic herring: A macro-ecological analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 405. <https://doi.org/10.3354/meps08491>.
- Burbank, J., DeJong, R. A., Turcotte, F., & Rolland, N. (2022). Understanding factors influencing Atlantic herring (*Clupea harengus*) recruitment: From egg deposition to juveniles. *Fisheries Oceanography*, 32(2), 147-159. <https://doi.org/10.1111/fog.12621>.

- Burbank, J., Turcotte, F., Sylvain, F.-É., & Rolland, N. (2023). A statistical framework for identifying the relative importance of ecosystem processes and demographic factors on fish recruitment, with application to Atlantic herring (*Clupea harengus*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 80(10), 1616-1630. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2023-0081>.
- Burke, N., Brophy, D., & King, P. A. (2008). Otolith shape analysis: its application for discriminating between stocks of Irish Sea and Celtic Sea herring (*Clupea harengus*) in the Irish Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 65(9), 1670-1675. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn177>.
- Campana, S. (1992). Measurement and interpretation of the microstructure of fish otoliths. In: Stevenson, D. K., & Campana, S. E. [eds]. Otolith microstructure examination and analysis. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 117, 59-71
- Campana, S. E. (1990). How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(11), 2219-2227. <https://doi.org/10.1139/f90-246>
- Campana, S. E. (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology*, 59(2), 197-242. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00127.x>.
- Chadwick, M., & Sinclair, A. (1991). Fisheries production in the Gulf of St. Lawrence, p. 125-136. In: Therriault, J.C. [ed] The Gulf of St. Lawrence: small ocean or big estuary? *Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences*, 113.
- Chambers, R. C., & Leggett, W. C. (1987). Size and age at metamorphosis in marine fishes: An analysis of laboratory-reared Winter Flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) with a review of variation in other species. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44(11), 1936-1947. <https://doi.org/10.1139/f87-238>.
- Chambers, R., & Miller, T. (1995). Evaluating fish growth by means of otolith increment analysis: special properties of individual-level longitudinal data. In: Secor, D. H., Dean, J. M. & Campana, S. E., [eds]. Recent developments in fish otolith research. Columbia, sc, usa: University of South Carolina Press, p. 155-174.
- Chang, W. (1982). A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39, 1208-1210. <https://doi.org/10.1139/f82-158>.
- China, V., & Holzman, R. (2014). Hydrodynamic starvation in first-feeding larval fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 8083-8088. <https://doi.org/doi:10.1073/pnas.1323205111>.

- China, V., Levy, L., Liberzon, A., Elmaliach, T., & Holzman, R. (2017). Hydrodynamic regime determines the feeding success of larval fish through the modulation of strike kinematics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1853), 20170235. <https://doi.org/doi:10.1098/rspb.2017.0235>.
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R. J. M., Jarre, A., Quiñones, R. A., Shannon, L. J., & Verheye, H. M. (2000). Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3), 603-618. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0712>.
- Cushing, D. H. (1975). *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press, 200.
- Cushing, D. H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, 26, 249-293.
- Cyr, F., Bourgault, D. & Galbraith, P. S. (2011). Interior versus boundary mixing of a cold intermediate layer. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 116: C12029. <https://doi.org/10.1029/2011JC007359>.
- Darbyson, E., Swain, D. P., Chabot, D., & Castonguay, M. (2003). Diel variation in feeding rate and prey composition of herring and mackerel in the southern Gulf of St Lawrence. *Journal of Fish Biology*, 63(5), 1235-1257. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00247.x>.
- DFO. (1998). Gulf of St. Lawrence Marine Fisheries Overview. DFO Sciences, Stock Status Report G1-01, 13 p.
- DFO. (2022). Assessment of the southern Gulf of St. Lawrence (NAFO Division 4TVn) spring and fall spawner components of Atlantic Herring (*Clupea harengus*) with advice for the 2022 and 2023 fisheries. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Reports*, 2022/021.
- DFO. (2024). Southern Gulf of St. Lawrence (NAFO division 4TVn) spring spawning Atlantic Herring (*Clupea harengus*) stock assessment to 2023. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Reports*, 2024/029.
- Dickey-Collas, M., Nash, R. D. M., Brunel, T., Van Damme, C. J. G., Marshall, C. T., Payne, M. R., Corten, A., Geffen, A. J., Peck, M. A., Hatfield, E. M. C., Hintzen, N. T., Enberg, K., Kell, L. T., & Simmonds, E. J. (2010). Lessons learned from stock collapse and recovery of North Sea herring: A review. *ICES Journal of Marine Science*, 67(9), 1875–1886. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq033>.
- Dickie, L. M., & Trites, R. W. (1983). The Gulf of St. Lawrence, p. 403-425. In: Ketchum, B. H. [ed]. *Ecosystems of the world 26: Estuaries and enclosed seas*. Elsevier Scientific Publishing Company, New York, NY.
- Dunbar, M. J. (1979). Biological production in the Gulf of St. Lawrence. p. 151-171. In: Dunbar, M. J. [ed]. *Marine production mechanisms international biological program 20*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Dupuis, H. M. C., Courtenay, S. C., & Chadwick, E. M. P. (1997). Distribution of juvenile Atlantic herring in the southern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2141, 19 p.
- Fahay, M. P. (1983). Guide to the early stages of marine fishes occurring in the western North Atlantic Ocean, Cape Hatteras to the southern Scotian Shelf. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 4, 423 p.
- FAO. (2024). La Situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2024 - La transformation bleue en action. Rome. <https://doi.org/10.4060/cd0683fr>.
- Folkvord, A., Blom, G., Johannessen, A., & Moksness, E. (2000). Growth-dependent age estimation in herring (*Clupea harengus* L.) larvae. *Fisheries Research*, 46(1), 91-103. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00136-3](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00136-3).
- Folkvord, A., Rukan, K., Johannessen, A., & Moksness, E. (1997). Early life history of herring larvae in contrasting feeding environments determined by otolith microstructure analysis. *Journal of Fish Biology*, 51(sA), 250-263. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb06102.x>.
- Fox, C., Folkvord, A., & Geffen, A. (2003). Otolith micro-increment formation in herring *Clupea harengus* larvae in relation to growth rate. *Marine Ecology Progress Series*, 264, 83-94. <https://doi.org/10.3354/meps264083>.
- Gagliano, M., McCormick, M. I., & Meekan, M. G. (2007). Survival against the odds: ontogenetic changes in selective pressure mediate growth-mortality trade-offs in a marine fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1618), 1575-1582. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0242>.
- Galbraith P. S., Larouche, P., Chassé, J. & Petrie, B. (2012). Sea-surface temperature in relation to air temperature in the Gulf of St. Lawrence: interdecadal variability and long term trends. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, V77-80, 10-20.
- Galbraith, P. S. (2006). Winter water masses in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 111: C06022. <https://doi.org/10.1029/2005JC003159>.
- Galbraith, P. S., Chassé, J., Shaw, J.-L., Lefavre, D. & Bourassa, M.-N. (2025). Physical Oceanographic Conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2024. *Canadian Technical Report of Hydrography and Ocean Sciences*, 397: v + 95 p. <https://doi.org/10.60825/eznq-0815>.
- Geffen, A. J. (1982). Otolith ring deposition in relation to growth rate in herring (*Clupea harengus*) and turbot (*Scophthalmus maximus*) larvae. *Marine Biology*, 71(3), 317-326. <https://doi.org/10.1007/BF00397048>.
- Geffen, A. J., van der Veer, H. W., & Nash, R. D. M. (2007). The cost of metamorphosis in flatfishes. *Journal of Sea Research*, 58(1), 35-45. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.seares.2007.02.004>

- Gilbert, D. & Pettigrew, B. (1997). Interannual variability (1948-1994) of the CIL core temperature in the Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54 (Suppl. 1), 57-67.
- Gilbert, D., Chabot, D., & Archambault, P. (2007). Appauvrissement en oxygène dans les eaux profondes du Saint-Laurent marin: causes possibles et impacts écologiques. *Naturaliste Canadien*, 131, 67-75.
- Gilbert, D., Sundby, B., Gobeil, C., Mucci, A., & Tremblay, G.-H. (2005). A seventy-two-year record of diminishing deep-water oxygen in the St. Lawrence estuary: The northwest Atlantic connection. *Limnology and Oceanography*, 50(5), 1654-1666. <https://doi.org/https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.5.1654>.
- Grabowski, J. H., Clesceri, E. J., Baukus, A. J., Gaudette, J., Weber, M., & Yund, P. O. (2010). Use of herring bait to farm lobsters in the Gulf of Maine. *Plos One*, 5, e10188. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010188>
- Graves, S., Piepho, H., Dorai-Raj, LSwhfS. (2024). multcompView: Visualizations of Paired Comparisons. R package version 0.1-10, <https://github.com/lzelzer/multcompview>.
- Hand, D. J., Taylor, C. C. (1987). Multivariate analysis of variance and repeated measures: a practical approach for behavioural scientists. *Chapman & Hall*, Cambridge.
- Hardy, A. C. (1924). The herring in relation to its animate environment. Pt. I. The food and feeding habits of the herring with special reference to the east coast of England. *Fishery Investigation*, Ser 11, 7(3), 53 p.
- Hardy, A. C. (1936). The ecological relations between the herring and the plankton investigated with the plankton indicator. Part I. The object, plan and methods of the investigation. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, 21(1), 147-177.
- Hare, J. A., & Cowen, R. K. (1997). Size, growth, development, and survival of the planktonic larvae of *Pomatomus saltatrix* (Pisces: Pomatomidae). *Ecology*, 78(8), 2415-2431. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[2415:SGDASO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[2415:SGDASO]2.0.CO;2).
- Hjort, J. (1914). Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in light of biological research. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 20, 1-228.
- Hjort, J. (1926). Fluctuations in the year classes of important food fishes. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 1(1), 5-38. <https://doi.org/10.1093/icesjms/1.1.5>.
- Høie, H., Folkvord, A., & Johannessen, A. (1999). Maternal, paternal and temperature effects on otolith size of young herring (*Clupea harengus* L.) larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 234(2), 167-184. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00154-3](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00154-3).

- Holzman, R., China, V., Yaniv, S., & Zilka, M. (2015). Hydrodynamic constraints of suction feeding in low Reynolds numbers, and the critical period of larval fishes. *Integrative and Comparative Biology*, 55, 48-61. <https://doi.org/10.1093/icb/icc030>.
- Houde, E. (1987). Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium*, 2, 17-29.
- Houde, E. (2008). Emerging from Hjort's shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 41, 53-70. <https://doi.org/10.2960/J.v41.m634>.
- Houde, E. D. (1989). Subtleties and episodes in the early life of fishes. *Journal of Fish Biology*, 35(sA), 29-38. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03043.x>.
- Hurlbut, T., & Clay, D. (1990). Protocols for research vessel cruises within the Gulf region (demersal fish) (1970–1987). *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2082, 143 p.
- Hurst, T. P. (2007). Causes and consequences of winter mortality in fishes. *Journal of Fish Biology*, 71(2), 315-345. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01596.x>
- ICES SmartDots. (2025). ICES, Copenhagen, Denmark. <https://smartdots.ices.dk>.
- Iles, T. D., & Sinclair, M. (1982). Atlantic herring: Stock discreteness and abundance. *Science*, 215, 627-633. <https://doi.org/doi:10.1126/science.215.4533.627>.
- Jean, Y. (1956). A study of spring and fall spawning herring (*Clupea harengus* L.) at Grande-Rivière, Bay of Chaleur, Québec. *Department of Fisheries Québec Contribution*, 49: 76 p.
- Jones, C. M. (1992). Development and application of the otolith increment technique. In: Stevenson, D. K. & Campana, S. E. [eds]. Otolith microstructure examination and analysis. *Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences*, 117.
- Jutras, M., Mucci, A., Chaillou, G., Nesbitt, W. A., & Wallace, D. W. R. (2023). Temporal and spatial evolution of bottom-water hypoxia in the St Lawrence estuarine system. *Biogeosciences*, 20(4), 839-849. <https://doi.org/10.5194/bg-20-839-2023>.
- Kanstinger, P., Beher, J., Grenzdörffer, G., Hammer, C., Huebert, K., Stepputis, D., & Peck, M. (2018). What is left? Macrophyte meadows and Atlantic herring (*Clupea harengus*) spawning sites in the Greifswalder Bodden, Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 201, 72-81. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.03.004>.
- Khamassi, S., Coussau, L., Guillemette, M., & Robert, D. (2020). Evidence of post-larval growth-selective mortality in Atlantic mackerel revealed by the collection of young-of-the-year juveniles ingested by the northern gannet. *Marine Ecology Progress Series*, 650, 95-106. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v650/meps13382>.

- Kristiansen, T., Jørgensen, C., Lough, R. G., Vikebø, F., & Fiksen, Ø. (2009). Modeling rule-based behavior: habitat selection and the growth-survival trade-off in larval cod. *Behavioral Ecology*, 20(3), 490-500. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp023>.
- Lamichhaney, S., Fuentes-Pardo, A. P., Rafati, N., Ryman, N., McCracken, G. R., Bourne, C., Singh, R., Ruzzante, D. E., & Andersson, L. (2017). Parallel adaptive evolution of geographically distant herring populations on both sides of the North Atlantic Ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(17), E3452-E3461. <https://doi.org/doi:10.1073/pnas.1617728114>.
- Lazzari, M., Stevenson, D., & Ezzy, S. (1997). Physical environment and recruitment variability of Atlantic herring, *Clupea harengus*, in the Gulf of Maine. *Fishery Bulletin*, 95. [https://doi.org/10.1016/S0967-0653\(98\)80683-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0653(98)80683-2).
- LeBlanc, C. H., Mallet, A., Surette, T., & Swain, D. (2015). Assessment of the NAFO Division 4T southern Gulf of St. Lawrence Atlantic herring (*Clupea harengus*) stocks in 2013. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Documents*, 2015/025. vi + 142 p.
- LeBlanc, C., & Dale, J. (1996). Distribution and acoustic backscatter of herring in NAFO divisions 4T and 4Vn, Sept. 23 - Oct. 08, 1995. *DFO Atlantic Fisheries Research Documents*, 96/125. 28 p.
- Lee, T. N., & Williams, E. (1999). Mean distribution and seasonal variability of coastal currents and temperature in the Florida Keys with implications for larval recruitment. *Bulletin of Marine Science*, 64(1), 35-56.
- Lehman, A., O'Rourke, N., Hatcher, L., Stepanski, E. J. (2005). *JMP for Basic Univariate and Multivariate Statistics: A Step-by-Step Guide*. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Lett, C., Verley, P., Mullon, C., Parada, C., Brochier, T., Penven, P., & Blanke, B. (2008). A Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environmental Modelling & Software*, 23(9), 1210-1214. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2008.02.005>.
- Linnaeus, C. (1758). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio decima, reformata. Impensis Direct., Laurentii Salvii, Holmiae.
- Livdāne, L., Winkler, G., Otto, S., Kotterba, P., Finke, A., Moll, D., Fischbach, V., Zimmermann, C., & Polte, P. (2025). Recruitment failure in Western Baltic herring *Clupea harengus* as consequence of a drastic decline in zooplankton prey. *Marine Ecology Progress Series*, 764, 75-89. <https://doi.org/10.3354/meps14891>.
- Manteufel, B. P. (1941). Plankton and herring in the Barents Sea. *Trudy PINRO*, 7, 125.

- Maynard, L., Burbank, J., DeJong, R., Turcotte, F., McDermid, J., Sylvain, F.-E. & Rolland, N. (2024). Supporting material for stock assessment of NAFO division 4TVn southern Gulf of St. Lawrence Atlantic herring (*Clupea harengus*) in 2022-2023. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Documents*, 2024/058. xi + 147 p.
- McGurk, M. D. (1987). Ring deposition in the otoliths of larval pacific herring, *Clupea harengus pallasi*. *Fishery Bulletin US*, 82, 113–120.
- McQuinn, I. H., Bourassa, M-N., Tournois, C., Grégoire, F., & Baril, D. (2012). Ecologically and biologically significant areas in the estuary and Gulf of St. Lawrence: small pelagic fishes. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Documents*, 2012/087. iii + 76 p.
- Meekan, M. G., & Fortier, L. (1996). Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 137, 25-37.
- Meekan, M. G., Dodson, J. J., Good, S. P., & Ryan, D. (1998). Otolith and fish size relationships, measurement error, and size-selective mortality during the early life of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(7), 1663-1673. <https://doi.org/10.1139/f98-047>.
- Messieh, S. N. (1976). Fecundity studies on Atlantic herring from the southern Gulf of St. Lawrence and along the Nova Scotia coast. *Transactions of the American Fisheries Society*, 105, 384-394.
- Messieh, S. N., MacDougall, C., & Claytor, R. (1989). Separation of Atlantic herring (*Clupea harengus*) stocks in the southern Gulf of St. Lawrence using digitized otolith morphometrics and discriminant function analysis. *Canadian Technical Reports*, 1647: iv + 22 p.
- Miller, R., MacDougall, C., & Guerin, J. (2011). Inter-laboratory verification of ageing consistency for Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) otoliths. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Documents*, iv + 10 p.
- Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A., & Marschall, E. A. (1988). Larval size and recruitment mechanisms in fishes: Toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45(9), 1657-1670. <https://doi.org/10.1139/f88-197>
- Moll, D., Kotterba, P., von Nordheim, L., & Polte, P. (2017). Storm-induced Atlantic herring (*Clupea harengus*) egg mortality in Baltic Sea inshore spawning areas. *Estuaries and Coasts*, 41, 1-12.
- Mosegaard, H., Worsøe Clausen, L., & Lindberg, M. (2001). Manual on herring otolith microstructure preparation and interpretation for stock identification. DIFRES manual produced under the EC study 98026: A new sampling regime for resource assessment of herring in the Skagerrak, Kattegat and SW Baltic.

- MPO. (1995). Fichier en vue des échanges intrazone [Volume des pêches commerciales des côtes Atlantique et Pacifique, par province - 1995 (tonnes métriques, poids vif)], Ottawa. <https://www.dfo-mpo.gc.ca/stats/commercial/land-debarq/sea-maritimes/s1995pq-fra.htm>.
- MPO. (2006). Stratégie de pêche en conformité avec l'approche de précaution. *Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO*, Avis scientifique, 2006/023, 7 p.
- MPO. (2013). Plan de gestion intégrée du golfe du Saint-Laurent, 35 p.
- MPO. (2019). Fichier en vue des échanges intrazone [Pêche commerciale des côtes Atlantique et Pacifique, par province - 2021 (tonnes métriques, poids vif)], Ottawa. <https://www.dfo-mpo.gc.ca/stats/commercial/land-debarq/sea-maritimes/s2021pq-fra.htm>
- MPO. (2022a). Fichier en vue des échanges intrazone [Valeur de la pêche commerciales des côtes Atlantique et Pacifique, par province - 2019 (milliers de dollars)], Ottawa. <https://www.dfo-mpo.gc.ca/stats/commercial/land-debarq/sea-maritimes/s2019pv-fra.htm>.
- MPO. (2022b). Évaluation du hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*), composantes des reproducteurs de printemps et d'automne, du sud du golfe du Saint-Laurent (divisions 4TVn de l'OPANO) et avis pour les pêches de 2022 et de 2023. *Secrétariat canadien des avis scientifiques du MPO*. Avis scientifique, 2022/021, 42 p.
- Muhling, B. A., Tommasi, D., Ohshimo, S., Alexander, M. A., & DiNardo, G. (2018). Regional-scale surface temperature variability allows prediction of Pacific bluefin tuna recruitment. *ICES Journal of Marine Science*, 75(4), 1341-1352. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy017>.
- Munch, S. B., & Conover, D. O. (2003). Rapid growth results in increased susceptibility to predation in *Menidia menidia*. *Evolution*, 57(9), 2119-2127. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00389.x>.
- Nash, R. D. M., Dickey-Collas, M., & Kell, L. T. (2009). Stock and recruitment in North Sea herring (*Clupea harengus*); compensation and depensation in the population dynamics. *Fisheries Research*, 95(1), 88-97. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.08.003>.
- Overholtz, W. J., & Link, J. S. (2006). Consumption impacts by marine mammals, fish, and seabirds on the Gulf of Maine–Georges Bank Atlantic herring (*Clupea harengus*) complex during the years 1977-2002. *ICES Journal of Marine Science*, 64(1), 83-96. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsl009>.
- Overholtz, W. J., Link, J. S., & Suslowicz, L. E. (2000). Consumption of important pelagic fish and squid by predatory fish in the northeastern USA shelf ecosystem with some fishery comparisons. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 1147-1159.

- Pauly, D., Trites, A. W., Capuli, E., & Christensen, V. (1998). Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES Journal of Marine Science*, 55, 467-481.
- Penttila, J., & Dery, L. M. (1988). Age determination methods for Northwest Atlantic species. *NOAA Technical Report NMFS*, 72.
- Pepin, P., Robert, D., Bouchard, C., Dower, J. F., Falardeau, M., Fortier, L., Jenkins, G. P., Leclerc, V., Levesque, K., Llopiz, J. K., Meekan, M. G., Murphy, H. M., Ringuette, M., Sirois, P., & Sponaugle, S. (2014). Once upon a larva: revisiting the relationship between feeding success and growth in fish larvae. *ICES Journal of Marine Science*, 72(2), 359-373. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu201>.
- Peres, H., Robert, D., Mainguy, J., & Sirois, P. (2022). Interannual variability in size-selective winter mortality of young-of-the-year striped bass. *ICES Journal of Marine Science*, 79, 1614-1623. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac100>.
- Perretti, C., Fogarty, M., Friedland, K., Hare, J., Lucey, S., McBride, R., Miller, T. J., Morse, R., O'Brien, L., Pereira, J., Smith, L., & Wuenschel, M. (2017). Regime shifts in fish recruitment on the Northeast US continental shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 574, 1-11. <https://doi.org/10.3354/meps12183>.
- Post, J., & Prankevicus, A. (1987). Size-selective mortality in young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*): Evidence from otolith microstructure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44, 1840-1847. <https://doi.org/10.1139/f87-228>.
- Pottle, R. A., Macpherson, P. A., Messieh, S. N., Moore, D. S. (1981). A scuba survey of a herring (*Clupea harengus* L.) spawning bed in Miramichi Bay, N. B. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 984, 7 p.
- R Core Team (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Richardson, D. E., Hare, J. A., Fogarty, M. J., & Link, J. S. (2011). Role of egg predation by haddock in the decline of an Atlantic herring population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(33), 13606-13611. <https://doi.org/doi:10.1073/pnas.1015400108>.
- Rilling, G. C., & Houde, E. D. (1999). Regional and temporal variability in distribution and abundance of bay anchovy (*Anchoa mitchilli*) eggs, larvae, and adult biomass in the Chesapeake Bay. *Estuaries*, 22(4), 1096-1109. <https://doi.org/10.2307/1353087>.
- Robert, D., Castonguay, M., & Fortier, L. (2007). Early growth and recruitment in Atlantic mackerel *Scomber scombrus*: Discriminating the effects of fast growth and selection for fast growth. *Marine Ecology Progress Series*, 337, 209-219. <https://doi.org/10.3354/meps337209>.
- Robert, D., Murphy, H. M., Jenkins, G. P., & Fortier, L. (2014). Poor taxonomical knowledge of larval fish prey preference is impeding our ability to assess the existence of a “critical period” driving year-class strength. *ICES Journal of Marine Science*, 71(8), 2042-2052. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst198>.

- Robert, D., Pepin, P., Dower, J. F., & Fortier, L. (2013). Individual growth history of larval Atlantic mackerel is reflected in daily condition indices. *ICES Journal of Marine Science*, 71(4), 1001-1009. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst011>.
- Robert, D., Shoji, J., Sirois, P., Takasuka, A., Catalán, I. A., Folkvord, A., Ludsin, S. A., Peck, M. A., Sponaugle, S., Ayón, P. M., Brodeur, R. D., Campbell, E. Y., D'Alessandro, E. K., Dower, J. F., Fortier, L., García, A. G., Huebert, K. B., Hufnagl, M., Ito, S.-i.,...Pepin, P. (2023). Life in the fast lane: Revisiting the fast growth-high survival paradigm during the early life stages of fishes. *Fish and Fisheries*, 24(5), 863-888. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/faf.12774>.
- Rolland, N., Turcotte, F., Mcdermid, J.L., Dejong, R.A., & Landry, L. (2022). Assessment of the NAFO Division 4TVn southern Gulf of St. Lawrence Atlantic herring (*Clupea harengus*) in 2020–2021. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Documents*, 2022/068: xii + 142.
- Savage, R. E. (1937). The food of North Sea herring, 1930-1934. *Fishery Investigations, Series II*, 15, 5.
- Schultz, E. T., & Conover, D. O. (1999). The allometry of energy reserve depletion: test of a mechanism for size-dependent winter mortality. *Oecologia*, 119(4), 474-483. <https://doi.org/10.1007/s004420050810>.
- Scott, W. B., & Scott, M. G. (1988). Atlantic Fishes of Canada. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, 219: 731 p.
- Searcy, S. P., & Sponaugle, S. (2001). Selective mortality during the larval-juvenile transformation in two coral reef fishes. *Ecology*, 82(9), 2452-2470. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2452:SMDTLJ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2452:SMDTLJ]2.0.CO;2).
- Secor, D. H., Dean, J. M. & Laban, E. H. (1992). Otolith removal and preparation for microstructural examination. In: Stevenson, D. K. & Campana, S. E. [eds]. Otolith microstructure examination and analysis. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 117, 19-57.
- Shoji, J., & Tanaka, M. (2006). Growth-selective survival in piscivorous larvae of Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphomus*: Early selection and significance of ichthyoplankton prey supply. *Marine Ecology Progress Series*, 321, 245-254. <https://doi.org/10.3354/meps321245>.
- Shropshire, T. A., Morey, S. L., Chassignet, E. P., Karnauskas, M., Coles, V. J., Malca, E., Laiz-Carrión, R., Fiksen, Ø., Reglero, P., Shiroza, A., Quintanilla Hervas, J. M., Gerard, T., Lamkin, J. T., & Stukel, M. R. (2021). Trade-offs between risks of predation and starvation in larvae make the shelf break an optimal spawning location for Atlantic bluefin tuna. *Journal of Plankton Research*, 44(5), 782-798. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab041>.
- Sinclair, M. (1988). Marine populations: An essay on population regulation and speciation. *University of Washington Press*, 262 p.

- Sirois, P., & Dodson, J. (2000). Critical periods and growth-dependent survival of larvae of an estuarine fish, the rainbow smelt *Osmerus mordax*. *Marine Ecology Progress Series*, 203, 233-245. <https://doi.org/10.3354/meps203233>.
- Slater, J. J., Lankford, T. E., & Buckel, J. A. (2007). Overwintering ability of young-of-the-year bluefish *Pomatomus saltatrix*: effect of ration and cohort of origin on survival. *Marine Ecology Progress Series*, 339, 259-269. <https://doi.org/10.3354/meps339259>.
- Sogard, S. M. (1997). Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: A review. *Bulletin of Marine Science*, 60, 1129-1157.
- Szuwalski, C. S., Vert-Pre, K. A., Punt, A. E., Branch, T. A., & Hilborn, R. (2015). Examining common assumptions about recruitment: a meta-analysis of recruitment dynamics for worldwide marine fisheries. *Fish and Fisheries*, 16(4), 633-648. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/faf.12083>.
- Takahashi, M., Sassa, C., Kitajima, S., Yoda, M., & Tsukamoto, Y. (2022). Linking environmental drivers, juvenile growth, and recruitment for Japanese jack mackerel *Trachurus japonicus* in the Sea of Japan. *Fisheries Oceanography*, 31(1), 70-83. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/fog.12563>.
- Takasuka, A., Aoki, I., & Mitani, I. (2003). Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 252, 223-238. <http://www.jstor.org/stable/24866593>.
- Takasuka, A., Aoki, I., & Mitani, I. (2004). Three synergistic growth-related mechanisms in the short-term survival of larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 270, 217-228.
- Takasuka, A., Aoki, I., & Oozeki, Y. (2007). Predator-specific growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. *Marine Ecology Progress Series*, 350, 99-107. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v350/meps07158>.
- Takasuka, A., Sakai, A., & Aoki, I. (2017). Dynamics of growth-based survival mechanisms in Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) larvae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(6), 812-823. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0120>.
- Tanaka, S., Togoshi, S., Yasue, N., Burns, C. M., Robert, D., & Takasuka, A. (2023). Revisiting the role of early life growth for survival potential in three clupeoid species. *Fisheries Oceanography*, 32(2), 245-254. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/fog.12626>.
- Therriault, J.-C. (1991). The Gulf of St. Lawrence: small ocean or big estuary? *Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences*, 113, 359 pp.
- Therriault, J.-C., Petrie, B., Pepin, P., Gagnon, J., Gregory, D., Helbig, J., Herman, A., Lefaivre, D., Mitchell, M., Pelchat, B., Runge, J., & Sameoto, D. (1998). Proposal for a northwest Atlantic zonal monitoring program. *Canadian Technical Report of Hydrography and Ocean Sciences*, 194, vii+57p.

- Trochta, J. T., Branch, T. A., Shelton, A. O., & Hay, D. E. (2020). The highs and lows of herring: A meta-analysis of patterns and factors in herring collapse and recovery. *Fish and Fisheries*, 21(3), 639-662. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/faf.12452>.
- Tsou, T. S., & Collie, J. S. (2001). Predation-mediated recruitment in the Georges Bank fish community. *ICES Journal of Marine Science*, 58(5), 994-1001. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1088>.
- Turcotte, F. (2022). Environmental effects on recruitment dynamics and population projections of NAFO Division 4TVn Spring Spawning Atlantic Herring. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Documents*, 2022/047. iv + 25 p.
- Turcotte, F., & McDermid J. L. (2024). Science advice to support the rebuilding plan of southern Gulf of St. Lawrence (NAFO division 4T-4Vn) spring spawning Atlantic herring (*Clupea harengus*). *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Documents*, 2024/022, v + 53 p.
- Turcotte, F., Swain, D. P., & McDermid, J. L. (2021). NAFO 4TVn Atlantic herring population models: from virtual population analysis to statistical catch-at-age estimating time-varying natural mortality. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Documents*, 2021/029, vi + 52.
- Vanalderweireldt, L., Winkler, G., Mingelbier, M., & Sirois, P. (2019). Early growth, mortality, and partial migration of striped bass (*Morone saxatilis*) larvae and juveniles in the St. Lawrence estuary, Canada. *ICES Journal of Marine Science*, 76(7), 2235-2246. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz116>.
- Wickham, H. (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag. New York.
- Wilson, C. J., Murphy, H. M., Bourne, C., Pepin, P., & Robert, D. (2018). Feeding ecology of autumn-spawned Atlantic herring (*Clupea harengus*) larvae in Trinity Bay, Newfoundland: Is recruitment linked to main prey availability? *Journal of Plankton Research*, 40(3), 255-268. <https://doi.org/10.1093/plankt/fby003>.

