



**Connectivité et croissance du sébaste (*Sebastes mentella*)
dans le golfe du Saint-Laurent**

Thèse présentée

dans le cadre du programme de doctorat en océanographie
en vue de l'obtention du grade de *Philosophiæ Doctor* (Ph.D)

PAR

© **Lola Coussau**

Juin 2024

Composition du jury :

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

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

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

Olivier Morissette, codirecteur de recherche, Université du Québec à Chicoutimi

Audrey Darnaude, examinatrice externe, CNRS/MARBEC, Montpellier

Dépôt initial le 11 mars 2024

Dépôt final le 28 juin 2024

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

*À Marc, à jamais dans mes
pensées*

REMERCIEMENTS

C'est avec beaucoup de reconnaissance et une certaine fierté (ça y est, je l'ai dit) que je clos, par ces quelques paragraphes qui vont suivre, l'un des chapitres les plus exigeants de ma vie. J'aimerais exprimer ma gratitude aux différentes personnes impliquées dans le succès de cette aventure éprouvante, mais ô combien enrichissante.

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de thèse, Pascal Sirois, pour la confiance que tu m'as accordée au début de ce projet, et que tu m'accordes encore aujourd'hui. Merci pour ta bienveillance et ton humanité. Bien que l'on ait été à distance pour la majorité de mon doctorat, tu as su cerner ma personnalité et m'as toujours encouragée à rester moi-même dans ce monde un peu déroutant de la performance en recherche. Merci de m'avoir permis de participer à plusieurs conférences de renom, qui plus est dans de belles destinations ! Merci également pour l'accueil chaleureux que j'ai pu recevoir lors de mon séjour dans ton beau laboratoire de son petit nom d'époque : Le LASA. Mon passage à Chicoutimi restera parmi les meilleurs souvenirs de ma thèse. Longue vie à la CREAE !

Je tiens à remercier Dominique Robert, mon co-directeur de thèse, de m'avoir permis de faire mes premiers pas dans le monde de la recherche au Canada. Merci pour la confiance que tu as accordée à la jeune stagiaire de M2 excitée par une migration transatlantique que j'étais. Grâce à toi, mon expérience s'est quelque peu prolongée au doctorat. Merci pour ton implication considérable dans la codirection de mon projet de recherche. Merci également de m'avoir transmis ton sens pointu de la rédaction, ce qui m'a permis, je crois, d'en faire l'une de mes forces aujourd'hui. Je suis également reconnaissante d'avoir assisté à la croissance de ton labo à l'ISMER depuis presque ses débuts, et je suis fière d'en avoir fait partie.

Un grand merci à Olivier Morissette, mon second co-directeur de thèse. Merci Olivier d'avoir accepté de prendre le bateau en route. Ton implication a certainement permis de

maintenir le cap dans les derniers coups de rame de la thèse. Merci pour ton enthousiasme communicatif pour la science, pour ton extrême disponibilité et tes conseils éclairés.

Merci à Céline Audet d'avoir suivi l'évolution du projet avec intérêt depuis ses débuts, et d'avoir accepté mon invitation à être la présidente de mon jury de thèse. Je ne pouvais imaginer personne d'autre pour incarner ce rôle. Merci pour ton enthousiasme et ta ferveur à valoriser les résultats des travaux de la Team Sébaste. Merci pour le don que tu as de faire prendre conscience aux étudiants qui croisent ta route de l'importance et de la valeur du travail accompli.

Merci à Audrey Darnaude d'avoir accepté d'évaluer mon travail durant cette période professionnelle particulièrement chargée. Merci pour ces échanges enrichissants, parfois challengeants.

Mon projet de thèse n'aurait pas vu le jour sans les soutiens financiers du projet RAQ-MPO que je tiens à remercier. Un merci spécial au RAQ, grâce à qui j'ai pu me rendre dans plusieurs congrès internationaux et participer à une formation de statistique pertinente pour mon projet. Merci évidemment à notre coordinatrice Marine Holbach pour ton efficacité.

Un immense merci à toutes les personnes qui m'ont apporté leur aide dans la récolte, la préparation et l'analyse des presque 600 otolithes de sébaste que j'ai eu la chance d'avoir en main. Merci aux membres du LabMaTer, Audrey Lavoie et Dany Savard pour leur support dans les analyses laser. Un grand merci à mes chers diplômés ingénieurs polisseuses et polisseurs : Stevens Gagné, Isabelle Allie, Clara Jarry et William Fortin. Plus largement merci aux Aqualiques, fervents instigateurs du sacro-saint jeudi Aqualique : Henrique, Stevens, Clara, Isabelle, William, Louis, Félix1, Félix2. Merci à Sonya, notre coordinatrice de la CREAE, pour cette belle qualité que tu as de savoir mettre en valeur les projets et les travaux des étudiants et des membres de la chaire ! Un merci très spécial à notre Anne-Lise internationale, LA personne sur qui repose le bon déroulement de la myriade de projets de recherche de la chaire. Merci pour ton dévouement au soutien des étudiants du laboratoire. Nous sommes chanceux de t'avoir. Merci pour ta présence constante tout au long de mon

doctorat, jusqu'au jour J. Merci pour ta grande générosité, nos discussions philosophiques me manquent déjà.

Un merci chaleureux à l'équipe de choc de l'administration de l'ISMER, Martine, Brigitte, Nancy, Marielle. Un merci spécial à Martine pour ta douceur et ton humanité, tu vas vraiment manquer à l'ISMER.

Merci également à l'équipe des services aux étudiants : Guylaine, Annie, Cathy, Andrée, Jean-François Ouellet. Merci pour votre confiance pendant ces 5 belles années de services.

6 années de doctorat, c'est aussi 6 années de vie, et des rencontres qui vous marquent pour toujours. Ces prochaines lignes sont dédiées à toutes ces personnes qui ont été des petits phares tout au long de ce parcours.

Merci la Team Sébaste, Maria, Corinne et Sarah. J'ai créé avec vous mes premiers plus beaux souvenirs d'amitié à Rimouski. En terminant la dernière, j'ai eu la chance d'être témoin de votre évolution en tant que chercheuses et femmes accomplies, merci pour ça.

Merci à Charlotte et Rachel, mes deux compères d'otolithes qui sont devenues mes amies. Votre soutien otolitho-émotionnel m'a été très précieux. Je n'aurais pas pu rêver mieux comme buddy de conference trip au Chili ou en Norvège. Même si nous n'avons pas besoin d'aller aussi loin pour passer des moments mémorables... droppez-nous sur l'île St Barn avec un gâteau aux carottes de la Brûlerie ou un Pisco sour bien corsé !

Merci à tous les copains-copines du 0-262, THE bureau to be. Chaque cohorte dira que c'est la sienne la meilleure, mais moi je sais que c'était le cru 2018-2023 qui était le best. Merci Camille, Efflam, Lélé, Tony, Laoul, Clémence, Maria, Corinne, Sarah, Guillaume.

Merci la Maison Jaune et les Rikipotes pour tout le fun, Etienne, Arturo, Sab, Quentin D, Quentin P, Joëlle, David, Angy, Greg, Mat, Amé, Elodie, Guillaume, Baptiste, les Rikibeaches et j'en oublie certainement.

Merci Céline Dion, tout simplement.

Merci le Crêpe-Chignon* et ses belles âmes, Léon, Raz, Quentin, Charly, Béa, Pat, Rose, Ève, merci pour ces beaux moments de partage et vos encouragements dans les derniers moments de ma thèse.

Crêpe-Chignon* : Best restau pour y déguster un baladi acerum et savourer une crêpe celle du voisin un soir de semaine, ou bien y célébrer sa soutenance de thèse.

Merci ma famille de cœur, le cœur de mon otolithe, Marine, Océane, Elisa, Camille, Amy, Alexis, Tony, Will, Laoul, et bébé Colette. Je chéris votre amitié qui a été si précieuse pour moi dans cette aventure.

Merci les mecs (Ben, Léo, Yax, Yannis, Titou, Max, Delas, Peyo) et les meufs (Marion, Mono, Mandy, Macko, Margaux, Lucie), merci pour cette bouffée d'oxygène que vous m'avez procurée chaque fois que j'ai pu rentrer en terre landaise.

Un merci spécial à ma Vivie, la personne qui me comprend le mieux sur cette terre. Tout le monde devrait avoir une Vivie dans sa vie. Merci pour ces 10 années de la plus belle amitié qu'on puisse espérer. J'ai hâte aux 10 prochaines.

Merci à toutes les personnes qui se sont occupées de mon papa ces dernières années et qui ont pu rendre son quotidien plus doux. Un merci du fond du cœur à Laura, Farrah et James, des personnes formidables.

Merci la famille, merci Mam, merci mon Papi et ma Mamie préférés, je vous aime de tout mon cœur. Merci à mon Papou d'amour, merci pour cette leçon de courage que tu nous donnes tous les jours. Ça y est, ta Toto la biolo est Docteur ! Merci à mon parrain Vinche pour les almanachs du facteur, édition petits chatons, que j'ai fièrement affichés sur mon bureau depuis le début de mon doctorat.

Les noms de ceux qui ne sont plus ne pouvaient pas ne pas apparaître dans ces quelques lignes. Mon premier amour Marc, mon tonton Christian et ma tatie Christine, vous habitez quotidiennement mes pensées.

Cet accomplissement je le dois aussi et surtout à mon frère Txeki, merci d'avoir sacrifié ces années de ta vie pour prendre soin de notre petit papa en mon absence. Je te serai éternellement reconnaissante d'avoir pris ce poids sur tes épaules. Poids que je n'aurais certainement pas réussi à porter comme tu l'as fait. Je suis immensément fière de la personne que tu es devenue et je te souhaite tout le bonheur du monde dans le chemin de vie que tu choisiras pour toi.

Je terminerai par remercier mon Doum (Richard, le Jim de mon Dwight), mon premier supporter depuis maintenant 5 ans. Merci de croire en moi plus que moi-même. Je suis chanceuse de partager la vie de quelqu'un d'aussi inspirant et aussi accompli que toi. Merci de m'avoir choisie comme végétal. Ne change rien, sauf ton prénom – je t'aime.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire de thèse présente les résultats de travaux de recherches portant sur l'étude de la connectivité, des mouvements ainsi que la croissance du sébaste dans le golfe du Saint-Laurent (GSL), par l'analyse combinée de l'empreinte élémentaire et de la structure de l'otolithe.

Cette thèse présentée dans le cadre de l'obtention du diplôme de doctorat en océanographie de l'Université du Québec à Rimouski (UQAR) a été réalisée sous la direction de Pascal Sirois professeur à l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC), et la codirection de Dominique Robert professeur à l'UQAR, et de Olivier Morissette professeur à l'UQAC.

Ce projet a vu le jour grâce au partenariat de recherche « Retour des poissons de fond dans le golfe du Saint-Laurent » co-financé par Pêches et Océans Canada (MPO) et Ressources Aquatique Québec (RAQ). Le volet dédié au sébaste avait pour objectif d'apporter des réponses aux problématiques écologiques, mais également sociales en lien avec le retour exceptionnel de l'espèce dans le GSL. L'objectif ultime était d'appliquer les nouvelles connaissances acquises sur la biologie, l'écologie et l'interaction du sébaste avec son écosystème, à l'élaboration de mesures de gestion garantissant la pérennité de la ressource.

Les résultats de l'analyse de l'empreinte élémentaire et de la structure de l'otolithe sont présentés dans 3 chapitres rédigés sous la forme d'articles scientifiques. Ces chapitres sont précédés d'une introduction générale, rédigée en français, qui présente les objectifs de recherche. La thèse se clôture par une conclusion générale qui synthétise les résultats obtenus, et propose plusieurs perspectives de recherche qui pourraient être explorées à la suite de ces travaux.

RÉSUMÉ

Après 3 décennies de moratoire sur la pêche au sébaste (*Sebastes* spp.) dans le golfe du Saint-Laurent (GSL), l'arrivée de trois cohortes exceptionnelles en 2011, 2012 et 2013 chez l'espèce *S. mentella* a propulsé la biomasse à des niveaux records. Cette situation a conduit à l'annonce très attendue de la réouverture de la pêche commerciale, positionnant ainsi le sébaste comme l'une des ressources halieutiques majeures du GSL. Dans ce contexte, une bonne compréhension de la connectivité ainsi que du comportement migratoire du sébaste est essentielle pour estimer l'échelle spatiale de la structuration de la population du GSL afin d'adapter les stratégies de gestion en conséquence. Pour répondre à cet objectif, l'approche utilisée dans cette thèse repose sur l'utilisation des propriétés chimiques et d'enregistrement de la croissance des otolithes. L'empreinte élémentaire de l'otolithe, extraite par ablation laser en spectrométrie de masse à plasma à couplage inductif (LA-ICP-MS) est utilisée pour reconstruire les mouvements du sébaste et l'utilisation de l'habitat tout au long de son ontogénie. La mesure de la largeur des anneaux de croissance annuels est quant à elle utilisée comme proxy pour étudier la croissance annuelle des individus.

Les travaux présentés dans le chapitre 1 confirment la pertinence d'utiliser la chimie de l'otolithe pour étudier la connectivité et les mouvements du sébaste dans le GSL. En plus de présenter l'avantage de fournir une résolution temporelle des mouvements à l'échelle de la vie de l'individu, cette méthode de suivi est la plus adaptée à l'espèce qui subit un barotraumatisme mortel lors de sa capture. L'analyse de l'empreinte élémentaire de la marge des otolithes a permis d'identifier 5 éléments chimiques d'intérêt : le lithium (Li), le sodium (Na), le strontium (Sr), et le baryum (Ba), permettant de discriminer spatialement les différents secteurs de capture des sébastes dans le GSL. La variabilité spatiale des concentrations en éléments chimiques dans les otolithes de sébaste semblait corrélée à la présence de gradients environnementaux dans le GSL. La variabilité spatiale des concentrations en Sr semblait refléter les gradients de température et de salinité dans les eaux du GSL, tandis que celle du Ba semblait liée au gradient des concentrations en oxygène dissous. Nos résultats ont également démontré l'importance de considérer la variabilité temporelle de l'empreinte dans un système dynamique comme l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. L'analyse de l'empreinte élémentaire du cœur de l'otolithe a quant à elle révélé l'existence possible de deux sources natales distinctes dans la population. Les empreintes multi-élémentaires qui caractérisaient les 2 sources, l'une plus typique de masses d'eau océaniques, et l'autre de masses d'eau estuariennes, ainsi que les patrons de contribution spatiale de ces sources aux différents sites d'échantillonnage des individus pré-adultes ont fourni une première estimation de la connectivité à une échelle écologique.

Les travaux présentés au chapitre 2 ont exploité la haute résolution fournie par l'analyse des profils cœur-marge des otolithes afin d'approfondir la détermination des patrons de connectivité décrits au chapitre 1, et d'évaluer la diversité des comportements migratoires au sein de la population. L'analyse de groupement de séries temporelles a permis de grouper ensemble les individus présentant des profils cœur-marge de strontium (Sr) ou de baryum (Ba) similaires. Ces groupes d'individus ont été interprétés comme présentant des patrons de migrations similaires et/ou ayant rencontré des conditions environnementales semblables au cours de leur vie. La présence exclusive de certains groupes de profils d'otolithes dans les secteurs du fjord du Saguenay et de l'est du golfe suggère que les individus partageaient des patrons de déplacement ou d'utilisation de l'habitat similaires. L'analyse de groupement appliquée aux empreintes élémentaires des cœurs d'otolithes a permis d'identifier deux sources natales potentielles dans la population. La contribution de ces sources natales aux différents groupes de profils de Sr et Ba ainsi qu'aux sites de capture des sébastes soutient l'hypothèse selon laquelle les processus de connectivité étaient prédominants au stade larvaire, tandis que le stade juvénile était interprété comme vraisemblablement moins mobile.

Les travaux présentés au chapitre 3 utilisent les accroissements annuels des otolithes afin de reconstruire l'historique de croissance des dernières fortes cohortes de *Sebastes mentella* dans le GSL. Une série de modèles linéaires mixtes a permis d'étudier les facteurs responsables de la variabilité dans la croissance chez les fortes cohortes du début des années 1980 et du début des années 2010. Nos résultats ont mis en évidence l'existence d'un contrôle densité-dépendant de la croissance en relation avec d'intenses pressions de compétition pour la nourriture. Le réchauffement ces dernières décennies des eaux profondes du GSL, où les sébastes adultes s'installent, était positivement corrélé avec la croissance. Cependant, le réchauffement de la couche intermédiaire froide (CIL), qui représente un habitat pour plusieurs espèces d'eau froide consommées par le sébaste, était corrélé négativement avec la croissance. Ce chapitre a fourni un premier aperçu des facteurs de variation de la croissance dans ce stock au recrutement spasmodique et exploré les conséquences à moyen terme des pressions dépendantes de la densité sur les paramètres biologiques de la population.

Les travaux de cette thèse ont démontré que l'otolithe est un outil d'intérêt majeur pour combler certaines lacunes spécifiques dans nos connaissances sur la population de sébaste du GSL. Ces connaissances actualisées s'intègrent dans un objectif d'élaboration de stratégies de gestion en étroit alignement avec la biologie et l'écologie de l'espèce.

Mots-clés : Connectivité, otolithe, empreinte élémentaire, origine natale, mouvement, croissance, densité-dépendance, forte cohorte, recrutement spasmodique

ABSTRACT

After a three-decade moratorium on redfish (*Sebastes* spp.) fishing in the Gulf of St. Lawrence (GSL), the arrival of three exceptional year classes in 2011, 2012, and 2013 in *S. mentella* species has brought biomass to record levels. This situation led to the long-awaited announcement of the reopening of the commercial fishery, positioning redfish as one of the most abundant fishery resources in the GSL. In this context, a good understanding of the connectivity and migratory behavior of redfish is essential to estimate the spatial structure of the GSL population to adapt management strategies accordingly. To achieve this goal, the approach used in this thesis is based on the use of otolith growth records and chemical properties. The elemental fingerprint of the otolith, obtained by laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry (LA-ICP-MS), was used to reconstruct redfish movements and habitat use throughout the ontogeny. The measurement of annual increment width was used as a proxy for studying the annual growth of individuals.

The work presented in Chapter 1 confirmed the relevance of using otolith chemistry to study the connectivity and movements of redfish in the GSL. In addition to the advantage of providing temporal resolution of movements on the scale of an individual's life, this tracking method is the most appropriate for the species, which experiences fatal barotrauma during capture. The analysis of the elemental fingerprint of the otolith edge identified 5 chemical elements of interest: lithium (Li), sodium (Na), strontium (Sr) and barium (Ba), allowing for spatial discrimination of the different redfish capture sectors in the GSL. The spatial variability of chemical element concentrations in redfish otoliths appeared to be correlated with the presence of environmental gradients in the GSL. The spatial variability of Sr concentrations appeared to reflect temperature and salinity gradients in the GSL waters, while that of Ba appeared to be related to the gradient of dissolved oxygen concentrations. Our results also demonstrated the importance of considering the temporal variability of the fingerprint in a dynamic system such as the Estuary and Gulf of St. Lawrence. The analysis otolith core fingerprint revealed the possible existence of two distinct natal sources in the population. The multi-elemental fingerprints characterizing each of the 2 natal sources, one typical of oceanic water masses and the other of estuarine water masses, as well as the spatial contribution patterns of these sources to the different sampling sites of pre-adult individuals, provided a first estimate of connectivity at an ecological scale.

The work presented in Chapter 2 relied on the high resolution provided by otolith core to edge profile analysis to refine the connectivity patterns described in Chapter 1 and to assess the diversity of migratory behavior within the population. Time series cluster analysis was used to group individuals with similar strontium (Sr) or barium (Ba) core to edge profiles. These groups of individuals were interpreted as having similar migration patterns and/or having experienced similar environmental conditions during their lifetime. The exclusive presence of certain groups of otolith profiles in the Saguenay Fjord and Eastern Gulf sectors suggests that individuals had similar movement patterns or habitat use. Clustering analysis applied to otolith core elemental fingerprints identified two possible natal sources in the

population. The contribution of these natal sources to the different Sr and Ba clusters, as well as to redfish capture locations, supported the hypothesis that connectivity processes were predominant in the larval stage. The juvenile stage was interpreted as likely less mobile.

The work presented in Chapter 3 used otolith annual growth increment formation to reconstruct the growth history of the last strong year classes of *S. mentella* in the GSL. A series of linear mixed models allowed us to examine the factors responsible for the variability in growth among the last strong year classes of the early 1980s and early 2010s. Our results highlighted the existence of a density-dependent control on growth in response to intense competition pressure for food. Warming in recent decades of the deep waters of the GSL, where adult redfish settle, was positively correlated with growth. However, warming of the cold intermediate layer (CIL), which provides habitat for several cold-water species consumed by redfish, was negatively correlated with growth. This chapter provided an important first outlook of the factors driving growth variation in GSL redfish spasmodic-recruiting stock and explored mid-term consequences of density-dependent pressures on biological parameters of the population.

The work of this thesis has demonstrated that otolith is a tool of great interest to fill certain specific gaps in our knowledge of the GSL redfish population. This updated knowledge is in line with the objective of developing management strategies that are closely aligned with the biology and ecology of the species.

Keywords: Connectivity, otolith, elemental fingerprint, natal origin, movement, growth, density-dependence, strong year class, spasmodic recruitment

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
AVANT-PROPOS.....	xv
RÉSUMÉ.....	xvii
ABSTRACT.....	xix
TABLE DES MATIÈRES.....	xxi
LISTE DES TABLEAUX.....	xxvii
LISTE DES FIGURES.....	xxix
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xxxv
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1. VARIABILITÉ ENVIRONNEMENTALE ET DYNAMIQUE DES PÊCHERIES DE L'ATLANTIQUE NORD-OUEST (1950-AUJOURD'HUI).....	1
2. LE GOLFE DU SAINT LAURENT : UN ÉCOSYSTÈME EN CHANGEMENT.....	2
3. LE RETOUR DU SÉBASTE DANS LE GOLFE DU SAINT-LAURENT.....	7
3.1 Biologie du sébaste.....	8
3.2 Régime alimentaire.....	10
3.3 Recrutement et traits d'histoire de vie.....	12
3.4 Unité de gestion et structure du stock de sébaste basée sur la génomique.....	13
4. IMPORTANCE DES CONNAISSANCES SUR L'ÉCOLOGIE MIGRATOIRE DES ESPÈCES POUR UNE GESTION DURABLE DES RESSOURCES HALIEUTIQUES.....	16
4.1 Diversité de la structure des populations de poissons.....	16
4.2 Entre populations ouvertes et fermées : la connectivité.....	18
5. LES OTOLITHES COMME OUTILS POUR SUIVRE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE POISSONS.....	20
5.1 Approches méthodologiques de suivi des mouvements chez les poissons.....	20
5.2 Les otolithes : description et fonction.....	21
5.3 Application des otolithes à l'étude des mouvements et de la connectivité.....	24

5.4	Application des otolithes à l'étude de la croissance et de ses déterminants	27
6.	PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS DE LA THÈSE	29
6.1	Problématique	29
6.2	Objectifs de la thèse	30
CHAPITRE 1 : Variabilité spatio-temporelle de l'empreinte élémentaire de l'otolithe et potentiel de déterminer les origines et les migrations du sébaste Atlantique (<i>Sebastes mentella</i>) dans le golfe du Saint-Laurent		33
1.1	RÉSUMÉ.....	33
1.2	SPATIOTEMPORAL VARIABILITY IN OTOLITH ELEMENTAL FINGERPRINT AND THE POTENTIAL TO DETERMINE DEEPWATER REDFISH (<i>SEBASTES MENTELLA</i>) ORIGINS AND MIGRATIONS IN THE ESTUARY AND GULF OF ST. LAWRENCE, CANADA	35
1.3	ABSTRACT	36
1.4	INTRODUCTION	37
1.5	MATERIALS AND METHODS	39
1.5.1	Study area.....	39
1.5.2	Sample collection.....	41
1.5.3	Otolith preparation	44
1.5.4	Trace element analysis	44
1.5.5	Age estimation	45
1.5.6	Data analyses	46
1.6	RESULTS.....	49
1.6.1	Environmental parameters and otolith edge elemental concentrations	49
1.6.2	Spatial and temporal variation in otolith elemental fingerprint	52
1.6.3	Age effect.....	58
1.6.4	Natal origins.....	58
1.7	DISCUSSION	62
1.7.1	Spatial variability in otolith fingerprint: discriminating power of otolith chemistry for redfish in the GSL	62
1.7.2	Temporal variability in otolith fingerprint: effects from intrinsic and extrinsic factors.....	64
1.7.3	Natal origins.....	66

1.8	CONCLUSION.....	68
1.9	ACKNOWLEDGEMENTS.....	69
CHAPITRE 2 : Étude des contingents migratoires et de la connectivité dans la population de sébaste Atlantique (<i>Sebastes mentella</i>) du golfe du Saint-Laurent.....		
2.1	RÉSUMÉ	71
2.2	INVESTIGATING MIGRATORY CONTINGENTS AND CONNECTIVITY IN THE DEEPWATER REDFISH (<i>SEBASTES MENTELLA</i>) POPULATION OF THE GULF OF ST. LAWRENCE	73
2.3	ABSTRACT	74
2.4	INTRODUCTION	75
2.5	MATERIAL AND METHODS.....	78
	2.5.1 Sample collection	78
	2.5.2 Otolith preparation	80
	2.5.3 Elemental fingerprint extraction.....	81
	2.5.4 Data preparation	82
	2.5.5 Natal fingerprints.....	84
	2.5.6 Time series clustering of otolith profiles.....	84
2.6	RESULTS	88
	2.6.1 Natal fingerprints.....	88
	2.6.2 Time series clustering analysis of Sr profiles.....	89
	2.6.3 Time series clustering analysis of Ba profiles.....	93
2.7	DISCUSSION	94
	2.7.1 Connectivity patterns.....	94
	2.7.2 Diversity of life history strategies	96
	2.7.3 Funding information.....	100
	2.7.4 Acknowledgments	101
	2.7.5 Contributions	101
CHAPITRE 3 : Déterminants de la croissance chez les fortes cohortes de la population de sébaste Atlantique (<i>Sebastes mentella</i>) du golfe du Saint-Laurent révélés à partir des chronologies de croissance basées sur les accroissements annuels des otolithes		
3.1	RÉSUMÉ	103

3.2	DRIVERS OF GROWTH IN STRONG YEAR CLASSES OF THE DEEPWATER REDFISH (<i>SEBASTES MENTELLA</i>) POPULATION FROM THE GULF OF ST. LAWRENCE DERIVED FROM OTOLITH INCREMENT-BASED GROWTH CHRONOLOGIES	105
3.3	ABSTRACT	106
3.4	INTRODUCTION	107
3.5	MATERIAL AND METHODS	110
	3.5.1 Sample collection	110
	3.5.2 Ethical statement	111
	3.5.3 Otolith preparation	111
	3.5.4 Age estimation and growth measurements	111
	3.5.5 Back-calculated growth	112
	3.5.6 Von Bertalanffy growth parameter estimation	113
	3.5.7 Selection of predictors for mixed-effects models	114
	3.5.8 Mixed-effects model of redfish growth	119
	3.5.9 Redfish annual growth trajectories	123
3.6	RESULTS	123
	3.6.1 Von Bertalanffy growth parameters	123
	3.6.2 Best mixed-effects model design	125
	3.6.3 Growth variation	130
	3.6.4 Intrinsic source of variation in growth	131
	3.6.5 Extrinsic source of variation in growth	131
	3.6.6 Redfish annual growth trajectories	133
3.7	DISCUSSION	134
	3.7.1 Density-dependent feedback on growth	135
	3.7.2 Temperature effect on growth variation	137
	3.7.3 Intrinsic factors driving variation in growth	138
	3.7.4 Importance of carryover effect in redfish growth	139
	3.7.5 Funding information	141
	3.7.6 Acknowledgments	141
	3.7.7 Contributions	141
	CONCLUSION GÉNÉRALE	143
7.	SYNTHÈSE DES RÉSULTATS	143
	7.1 Pouvoir discriminant de l’empreinte élémentaire dans le golfe du Saint-Laurent	143
	7.2 Origines natales	145

7.3.	Connectivité et diversité des comportements migratoires.....	146
7.3	Croissance annuelle du sébaste	148
8.	LIMITES DE L'ÉTUDE	149
8.1	Barotraumatisme	149
8.2	Complexe <i>Sebastes</i> sp.	150
8.3	Approche méthodologique adaptée à la croissance lente du sébaste	151
8.4	Approche méthodologique adaptée au changement de distribution en profondeur du sébaste	153
9.	PERSPECTIVES DE RECHERCHE	154
9.1	Structure des stocks de l'Atlantique Nord-Ouest	154
9.2	Processus d'incorporation des éléments chimiques dans les otolithes...	155
9.3	Migration saisonnière des sébastes hors du GSL	156
9.4	Chronologies dérivées d'otolithes sur le long terme	157
9.5	Le retour du sébaste dans le golfe du Saint-Laurent, un projet multidisciplinaire	159
10.	CONCLUSION.....	163
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	165

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.1: Number of individuals per sector, sampling year, and per ablation site. Total per categories are indicated in bold.....	43
Table 1.2: Summary of linear regressions between otolith edge elemental concentrations and environmental factors. Significant relationships (p-value <0.05) are indicated in bold.	51
Table 1.3: Results of full factorial models for a) MANOVA and b) ANOVA) examining temporal (Year), spatial (Sector), cohort effect on variation in elemental concentrations measured in otolith edge of redfish from the GSL. Significant relationships (p-value <0.05) are indicated in bold.	54
Table 1.4: Classification results from QDFA per year of sampling based on Li, Na, Sr and Ba concentrations measured in otolith edge of redfish sampled in three sectors of the GSL and in the Saguenay Fjord. Percentage of correctly classified individuals to their collection sector are indicated in bold.	57
Supplementary Table 1.1: Contribution (percentage and number of individuals) per cohort and capture sector of the two natal sources identified by unsupervised RF clustering analysis.	61
Table 2.1: Number of individuals, mean length and mean age per sampling sector and sampling year.	80
Table 2.2: Natal sources contribution (%) to clusters identified from time series clustering analysis of Sr and Ba otolith profiles.	92
Table 3.1: Description and data range of parameters used in the mixed-effects model design for the analysis of GSL redfish (<i>Sebastes</i> sp.) growth.....	117
Supplementary Table 3.3: Design of best mixed-effect model fixed intrinsic structure. The best model ($\Delta AICc = 0$) is highlighted in bold.....	126
Supplementary Table 3.4: Design of best mixed-effect model for temperature effect for the two times series. The best models ($\Delta AICc = 0$) are highlighted in bold.	126

Supplementary Table 3.5: Design of best mixed-effect model fixed extrinsic structure for a) 1980s and 2010s cohorts and b) for 2010s cohorts. The best models ($\Delta AICc = 0$) are highlighted in bold..... 127

Table 3.3: Variance component and parameter estimates describing growth variation in redbfish (*Sebastes* sp.) for a) the best mixed-effects model M6 for 1980s and 2010s, b) the best mixed-effect model M9 for 2010s, and c) the second best mixed-effect model M10 for 2010s. Significant p-value are highlighted in bold. 128

LISTE DES FIGURES

- Figure 1** : État des principaux stocks de poisson au Canada en 2021. Figure modifiée à partir du document : Environnement et Changement climatique Canada (2023), indicateurs canadiens de durabilité de l'environnement : État des principaux stocks de poissons.2
- Figure 2** : Cartes du maximum profond de température généralement observé entre 200 et 300 m, pour les années 2011 et 2021. Les cartes ont été interpolées à partir des données de température d'août à septembre disponibles pour chaque année. Les zones entourées en noir ou blanc correspondent aux isothermes de 7 et 8 °C. Figures tirées de Galbraith et al. (2019, 2022).....4
- Figure 3** : Carte représentant les principaux courants qui influencent l'Atlantique canadien ainsi que les masses d'eau profondes du golfe du Saint-Laurent. Au nord on trouve le courant froid du Labrador (bleu plus foncé) et au sud le courant chaud du Gulf Stream (rouge foncé). Figure tirée de Bernier et al. (2018).5
- Figure 4** : Dynamique saisonnière de la stratification de la colonne d'eau en plusieurs couches de densité et de températures différentes. En automne et en hiver, le refroidissement des températures ainsi que les conditions météorologiques favorisent le mélange des couches supérieures. Au printemps et à l'été, le réchauffement et l'apport d'eau douce réduisent la densité des eaux superficielles ce qui crée une stratification. Dans le même temps, la fonte de la glace de mer alimente la couche intermédiaire froide (CIF) qui vient séparer les eaux de surface moins denses des eaux profondes plus denses. Figure modifiée de Bernier et al. (2018) et Galbraith et al. (2022).6
- Figure 5** : Biomasse minimale chalutable de *Sebastes* spp. (en rouge) et de toutes les autres espèces (en noir) capturées dans le relevé du MPO dans l'unité 1 de 1984 à 2021. La biomasse moyenne annuelle ainsi que les intervalles de confiance à 95 % sont représentés en millions de tonnes (MPO, 2022).8
- Figure 6** : Photographie d'une capture de sébaste lors du relevé annuel multidisciplinaire au chalut de fond effectué par Pêches et Océans Canada. Crédit de la photo : MPO.10
- Figure 7** : Contribution des taxons de proies au régime alimentaire des larves de sébaste dans le GSL ainsi que leur teneur en carbone. Figure tirée de Burns et al. (2020).11
- Figure 8** : Contribution des catégories de proies au régime alimentaire du sébaste dans le GSL lors de l'examen visuel du contenu stomacal. La contribution est exprimée en pourcentage de l'indice de remplissage stomacal (%FI) pour les

trois classes de taille échantillonnées. Figure tirée de Brown-Vuillemin et al. (2022)..... 12

Figure 9 : Carte représentant 7 des 9 zones de gestion du sébaste dans l’Atlantique Nord-Ouest (OPANO). L’ensemble des zones comprennent : (1) le sud du Groenland dans la division 1F, (2) le plateau du Labrador (divisions 2GHJ et 3K), (3) le Bonnet Flamand (division 3M), (4) les Grands Bancs (divisions 3LN), (5) le Sud des Grands Bancs (division 3O), (6) le Golfe du Saint-Laurent (Unité 1 : divisions 4RST et 3Pn4Vn de janvier à mai), (7) le chenal Laurentien (Unité 2 : divisions 3Ps, 4Vs , 4Wfgi et 3Pn4Vn de juin à décembre), (8) le plateau néo-écossais (unité 3 : divisions 4X et 4Wdehkl) et (10) le golfe du Maine (sous-zone 5). Carte extraite du document du MPO intitulé : « Sébaste : consultations pour l’inscription en vertu de la Loi sur les espèces en péril ». Disponible à l’adresse suivante : <https://www.canada.ca/fr/environnement-changement-climatique/services/registre-public-especes-peril/documents-consultation/sebaste-inscription.html> 15

Figure 9 : Continuum de structures de populations de poissons. Les cercles représentent des populations ou groupes d’individus, les flèches indiquent les échanges démographiques par la migration ou la dispersion. Le *cas 1* représente des populations ou des groupes d’individus spatialement isolés aux dynamiques indépendantes et qui n’ont pas d’échange démographique significatif entre elles. Les distances de dispersion restent très localisées. Le *cas 2* généralise le concept de métapopulation, constituée de populations partiellement isolées, celles-ci possèdent une certaine indépendance dans leur dynamique, mais présentent également un degré d’échange démographique non négligeable entre elles. Le *cas 3* représente une seule population fermée, au sein de laquelle les individus sont répartis entre des groupes distincts. Le degré d’échange démographique est élevé et les populations locales sont issues d’un pool larvaire commun. Figure adaptée de Secor (2015) et de Kritzer & Sale (2004). 18

Figure 10 : Position des otolithes dans l’oreille interne des poissons téléostéens. **(A)** Vue dorsale du système du labyrinthe, après section frontale du sommet du crâne. **(B)** Position des trois paires d’otolithes, dont la paire de *sagittae* est la plus grosse, dans le labyrinthe chez un téléostéen typique. Figure modifiée d’après Panfili et al. (2002). 22

Figure 11 : Résumé des principales méthodes d’analyse de la chimie de l’otolithe (ici des éléments traces) ainsi que l’échelle d’analyse et les questions écologiques que chaque approche permet d’aborder. 27

Figure 1.1: Sampling locations for redfish juveniles collected in 2016 (+) and 2018 (●) in the Gulf of St. Lawrence and in the Saguenay Fjord (▲)..... 41

Figure 1.2: Photographs of *S. mentella* otoliths section (A) without filter and (B) with unsharp mask filter implemented in Adobe Photoshop and age 6 reading marks.46

Figure 1.3: Mean and standard deviations for environmental parameters measured at the three GSL sectors for 2016 and 2018 sampling years. Capital letters represents significant between-year differences from Tukey HSD and lower-case letter significant spatial differences.50

Figure 1.4: Boxplot of Li, Na, Sr and Ba concentrations (ppm) measured in otolith edge of redfish by sampling year and sector. The median is represented by the solid line inside of the box representing the interquartile range (IQR). The IQR consist of 50 % of the distribution and the whiskers extend 1.5 times the IQR from the top and bottom of the box. Letters showed significant differences from Tukey’s HSD tests following the two-way ANOVA for single element examining temporal (Year), spatial (Sector), and interaction (Year x Sector) variation of elemental concentrations. The ANOVA was performed for GSL individuals exclusively, as individuals from the Saguenay Fjord were only sampled in one year.55

Figure 1.5: Quadratic discriminant function analysis (QDFA) based on Li, Na, Sr and Ba concentrations measured in otolith edge of redfish juveniles sampled in (A) 2016 in the GSL and in (B) 2018 in the GSL and the Saguenay Fjord. Each point represents an individual with sampling sectors identified with different colors. Crosses represent the centroids for each sector and ellipses encompasses the 95 % confidence interval of the mean of the groups.56

Supplementary figure 1.1: Boxplot of Li and Ba concentrations (ppm) measured in otolith edge of redfish as a function of age at capture. Letters showed significant differences from Tukey’s HSD tests following one-way ANOVA.58

Figure 1.6: Radar plot and boxplot of source-specific otolith concentrations (ppm) in Li, Na, Mn, Sr and Ba. Natal sources are referred as source 1 and source 2. Data were standardized to address different elemental concentration units in the radar plot representation.59

Figure 1.7: Pie charts representing the contribution per capture sector (%) of the two natal sources identified by unsupervised RF clustering analysis.60

Figure 2.1: Juvenile redfish sampling locations in three sectors of the Gulf of St. Lawrence and Saguenay Fjord. Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) Subdivisions are shown. The redfish stock in the Gulf of St. Lawrence is distributed in Divisions 4RST, as well as Subdivisions 3Pn4Vn from January to May.79

Supplementary Figure 2.1: Otolith core to edge concentrations in Li, Na, Mn, Sr and Ba and loess smoothing curve plotted by redfish capture sector. Concentrations are expressed in ppm. 83

Supplementary Figure 2.2: Sr and Ba concentrations from otolith core to edge of the four clusters identified from multivariate time series clustering. 87

Supplementary Figure 2.3: Proportion per sampling site of the 4 clusters identified from multivariate time series clustering analysis of Sr and Ba otolith profiles. 88

Figure 2.2: A) Boxplot of otolith core concentrations in Li, Na, Mn, Sr and Ba (ppm) from the two putative natal sources identified by unsupervised RF clustering analysis. B) Pie charts showing the percentage contribution of the putative natal sources in each capture sector. 89

Figure 2.3: A) Sr concentrations from otolith core to edge of the three clusters identified from univariate time series clustering of Sr profiles. B) Proportion (%) of each cluster in the GSL redfish population. 91

Figure 2.4: Proportion per sampling site of the 3 clusters identified from univariate time series clustering analysis of Sr otolith profiles. The size of the pie is proportional to the number of individuals sampled for each station (3 to 12 individuals). 92

Figure 2.5: A) Ba concentrations from otolith core to edge of the three clusters identified from univariate time series clustering of Ba profiles. B) Proportion (%) of each cluster in the GSL redfish population. 94

Supplementary Figure 2.4: Ba concentrations from core to edge for 8 of the 36 individuals belonging to Ba cluster 2. 100

Supplementary Figure 3.1: Relationship between otolith radius and fork length in redfish (*Sebastes* sp.) from the Gulf of St. Lawrence. 112

Supplementary Figure 3.2: Time series of environmental parameters considered in the LMM design. 118

Supplementary Figure 3.3: Time series of abundance and biomass parameters considered in the LMM design. 119

Supplementary Figure 3.4: Number of increments for each age (2 to 7) by year of formation and by year class. 121

Figure 3.1: Redfish (*Sebastes* sp.) growth curve based on back-calculated length-at-age from otoliths for 1980s year classes in grey and 2010s year classes in

black. Solid lines and dashed lines represent the fitted curve respectively for the observed and for the predicted range of ages.	124
Figure 3.2: Redfish (<i>Sebastes</i> sp.) predicted A) interannual variation in growth, and B) between cohort variation in growth, represented by best linear unbiased predictors (BLUP \pm SE) respectively based on Year random effect estimates from model MR2 and Cohort random effect estimates from model MR3.....	130
Figure 12 : Variabilité spatiale des paramètres environnementaux relevés aux stations d'échantillonnage des sébastes. Les mesures sont effectuées à l'aide d'un CTD équipé d'un capteur d'oxygène dissous déployé sur le chalut.	144
Figure 13 : Approche consistant à déterminer l'origine natale d'une population adulte : 1) réaliser un échantillonnage exhaustif des larves dans le système étudié, 2) extraire l'empreinte élémentaire du cœur de l'otolithe pour créer une collection d'empreintes de référence d'origines connues, 3) réaliser un échantillonnage exhaustif d'individus juvéniles ou adultes, issus de la même cohorte, pour lesquels on souhaite connaître l'origine natale, 4) réattribuer l'empreinte élémentaire de la portion larvaire de l'otolithe des individus d'origine inconnue à la collection d'empreintes de référence.	152
Figure 14 : Approche méthodologique proposée pour tester l'hypothèse de la migration hivernale des sébastes hors du GSL. L'anneau de croissance formé à l'hiver est marqué par la lettre « H » et celui formé à l'été par la lettre « E ».	157

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

ANOVA	Analyse de Variance
Ba	Baryum
CCGS	Canadian Coast Guard Ship
CIF	Couche Intermédiaire Froide
DFO	Department of Fisheries and Oceans
FAO	Food and Agriculture Organization
FL	Fork length
FRQNT	Fond de Recherche du Québec – Nature et Technologies
LA-ICP-MS	Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry
Li	Lithium
LOD	Limit of Detection
L50	Longueur à 50% de maturité
GSL	Golfe du Saint-Laurent
GSL-LCH	Golfe du Saint-Laurent et du Chenal Laurentien
MANOVA	Multivariate Analysis of Variance
MDH	Malate Déshydrogénase
Mg	Magnésium

Mn	Manganèse
MPO	Ministère des Pêches et Océans
Na	Sodium
OPANO	Organisation des Pêches de l'Atlantique Nord-Ouest
QDFA	Quadratic Discriminant Function Analysis
RAQ	Ressources Aquatiques Québec
RF	Random Forest
RMNA	Rayons Mous de la Nageoire Anale
UQAR	Université du Québec à Rimouski
UQAC	Université du Québec à Chicoutimi
Sr	Strontium
TAC	Total Admissible de Capture

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. VARIABILITÉ ENVIRONNEMENTALE ET DYNAMIQUE DES PÊCHERIES DE L'ATLANTIQUE NORD-OUEST (1950-AUJOURD'HUI)

Le cas des populations de poissons de l'Atlantique Nord-Ouest illustre de façon éloquente l'interaction complexe entre l'influence de l'exploitation humaine, la variabilité climatique, et l'influence croissante des changements climatiques sur les ressources halieutiques. Après plusieurs siècles d'exploitation reposant sur des engins de pêche artisanaux, l'héritage technologique issu de la Seconde Guerre mondiale, marqué par l'introduction du moteur diesel, du sonar et des chaluts de fond, a ouvert la voie à une exploitation intensive des ressources marines dans les années 1950 (Lear, 1998). Le déploiement d'efforts de pêche sans précédent a entraîné des captures record de poissons de fond à la fin des années 1960, culminant à 2,8 millions de tonnes en 1978 (Lear, 1998). En particulier, les captures de morue franche (*Gadhus morua*) représentaient à elles seules près des deux tiers des captures (Lear & Parsons, 1993 ; Lear, 1998). Une telle pression de pêche ne fut cependant pas soutenable, et plusieurs stocks de poissons de fond ont commencé à montrer des signes de déclin important dans les années 1970 (Pinhorn & Halliday 1990 ; Lear, 1998). En réponse, des mesures de gestion visant à réglementer l'exploitation, telles que l'instauration de Totaux Admissibles de Capture (TAC) en 1970 et l'extension par le Canada de sa zone économique exclusive (ZEE) en 1977 pour restreindre la pêche étrangère ont permis une légère reprise de l'abondance des stocks (Lear and Parsons, 1993). Cette reprise a cependant été suivie d'un second déclin plus important au début des années 1990 à cause de la surpêche (Hutchings & Myers, 1994, 1995 ; Hutchings, 1996 ; Myers et al., 1996), et des conditions environnementales plus froides, associées aux phases de l'oscillation nord atlantique (NAO), ayant affecté négativement le recrutement et la croissance, ou bien affecté

la distribution des espèces de poissons de fond (Rose et al., 2000 ; Parsons & Lear, 2001 ; Halliday, & Pinhorn, 2009). L'effondrement des stocks de poissons de fond a conduit à l'imposition de moratoires sur plusieurs pêcheries dans l'Atlantique Nord. Dans le golfe du Saint-Laurent, un premier moratoire a été prononcé sur l'exploitation de la morue franche en 1992, puis en 1995 sur le sébaste (*Sebastes spp.*), la merluche blanche (*Urophycis tenuis*), et la plie canadienne (*Hippoglossoides platessoides*). Afin de limiter les conséquences financières de l'effondrement des stocks de poissons de fond, une modification des pêcheries généralisée à l'ensemble de l'Atlantique canadien s'est alors traduite par une transition vers des débarquements de crustacés d'eaux froides ayant profité du refroidissement des conditions environnementales (Lear 1998). Aujourd'hui encore, plusieurs stocks de poissons de fond peinent à se reconstituer. Ces derniers font d'ailleurs partie des ressources exploitées au Canada avec la plus grande proportion de stocks se trouvant dans la zone critique (**Figure 1** ; Environnement et Changement climatique Canada, 2023).

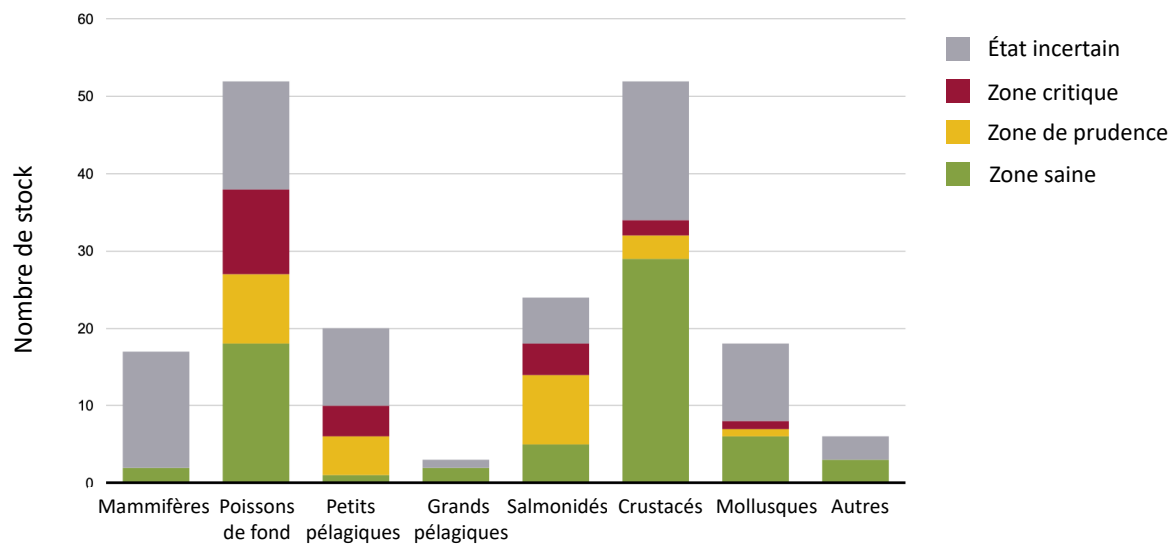


Figure 1 : État des principaux stocks de poisson au Canada en 2021. Figure modifiée à partir du document : Environnement et Changement climatique Canada (2023), indicateurs canadiens de durabilité de l'environnement : État des principaux stocks de poissons.

2. LE GOLFE DU SAINT LAURENT : UN ÉCOSYSTÈME EN CHANGEMENT

L'effondrement des stocks de poisson de fond a entraîné des changements importants dans la structure du réseau trophique du golfe du Saint-Laurent. La libération des contraintes de prédation et de compétition, ainsi que les conditions environnementales plus froides de l'époque ont profité aux espèces d'origine arctique telles que la crevette nordique (*Pandalus borealis*), le crabe des neiges (*Chionocetes opilio*) ou encore le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*). De façon comparable à la tendance générale dans l'Atlantique Nord-Ouest, les débarquements dans le GSL se sont alors rapidement tournés vers des espèces de crustacés à haute valeur marchande tels que le crabe des neiges et le homard américain (*Homarus americanus*). Cette situation a perduré sur le long terme, jusqu'à ce que les changements environnementaux s'accélérent dans le GSL et viennent perturber l'équilibre.

Les deux dernières décennies ont été marquées par un réchauffement graduel à la fois des eaux de surfaces via le réchauffement des températures de l'air, et des eaux de fond via des changements dans la dynamique des courants marins (**Figure 2**). Les eaux profondes de l'estuaire et du GSL sont alimentées par deux principaux courants issus de l'Atlantique Nord (**Figure 3** ; Galbraith et al., 2022). Le courant du Labrador apporte des eaux froides et oxygénées, et le Gulf Stream des eaux chaudes et pauvres en oxygène (McLellan, 1957 ; Lauzier & Trites 1958 ; Gilbert et al., 2005). Ces masses d'eaux qui entrent depuis l'embouchure du chenal Laurentien vont mettre à peu près quatre années pour atteindre l'estuaire (Gilbert, 2004). Pendant leur parcours, elles s'appauvrissent progressivement en oxygène sous l'effet de la respiration *in situ* et de l'oxydation de la matière organique. Ce phénomène est à l'origine des conditions hypoxiques sévères dans les eaux profondes de l'estuaire pouvant affecter plusieurs composantes de l'écosystème (Blais et al., 2021). Les changements environnementaux sont également à l'origine de la diminution du couvert de glace de mer en hiver et d'une modification de la dynamique saisonnière de la stratification de la colonne d'eau (par exemple du volume et de la température de la couche intermédiaire froide) (**Figure 4** ; Galbraith et al., 2022).

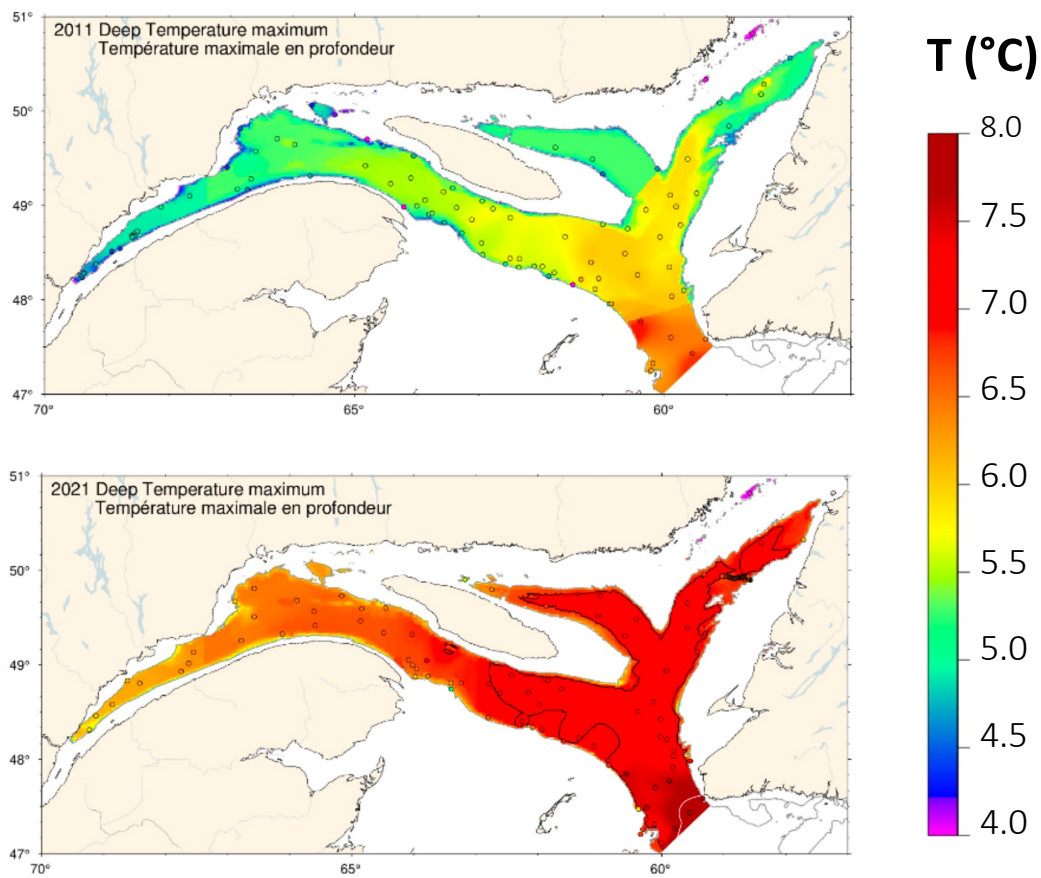


Figure 2 : Cartes du maximum profond de température généralement observé entre 200 et 300 m, pour les années 2011 et 2021. Les cartes ont été interpolées à partir des données de température d’août à septembre disponibles pour chaque année. Les zones entourées en noir ou blanc correspondent aux isothermes de 7 et 8 °C. Figures tirées de Galbraith et al. (2019, 2022).



Figure 3 : Carte représentant les principaux courants qui influencent l'Atlantique canadien ainsi que les masses d'eau profondes du golfe du Saint-Laurent. Au nord on trouve le courant froid du Labrador (bleu plus foncé) et au sud le courant chaud du Gulf Stream (rouge foncé). Figure tirée de Bernier et al. (2018).

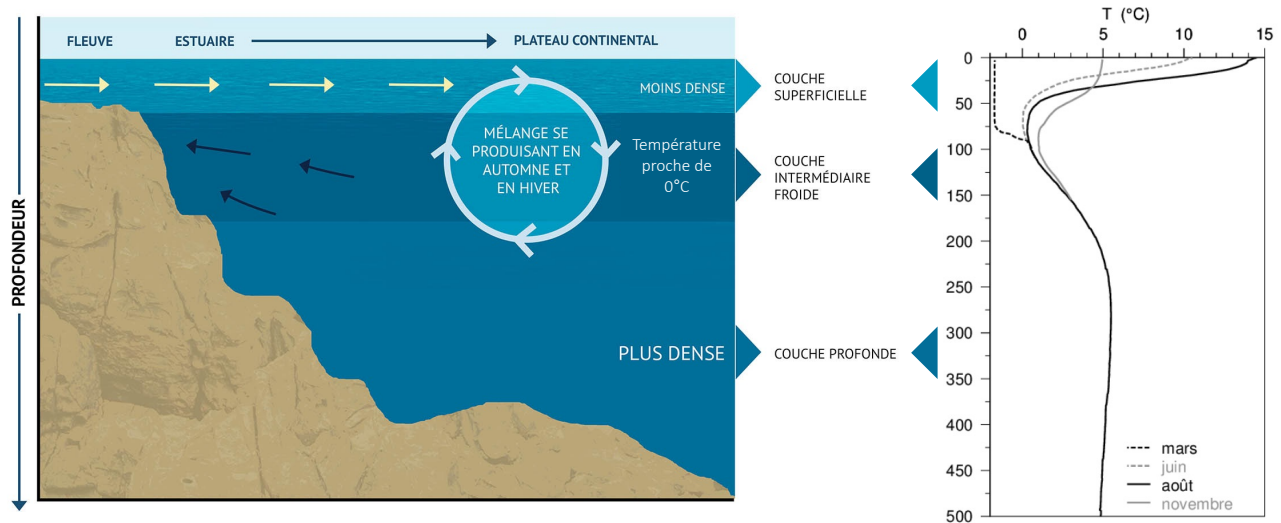


Figure 4 : Dynamique saisonnière de la stratification de la colonne d’eau en plusieurs couches de densité et de températures différentes. En automne et en hiver, le refroidissement des températures ainsi que les conditions météorologiques favorisent le mélange des couches supérieures. Au printemps et à l’été, le réchauffement et l’apport d’eau douce réduisent la densité des eaux superficielles ce qui crée une stratification. Dans le même temps, la fonte de la glace de mer alimente la couche intermédiaire froide (CIF) qui vient séparer les eaux de surface moins denses des eaux profondes plus denses. Figure modifiée de Bernier et al. (2018) et Galbraith et al. (2022).

Les changements récents dans les conditions environnementales viennent affecter directement la qualité de l’habitat ainsi que la productivité des stocks de poissons du GSL (Stortini et al., 2017). Certaines espèces d’origine arctique ont montré des signes inquiétants de déclin face au réchauffement et à l’appauvrissement en oxygène des eaux. C’est le cas par exemple du flétan du Groenland qui se trouve à sa limite sud de distribution dans le GSL (MPO, 2021), et dont la croissance des juvéniles est affectée par la baisse des concentrations en oxygène (Ait Youcef et al., 2015) et l’augmentation de la température de l’eau (Ghinter et al., 2021). Le réchauffement des eaux est également l’un des principaux facteurs mis en cause dans le déclin continu de l’abondance de la crevette nordique depuis les 15 dernières années, en réduisant grandement son habitat disponible dans le GSL (Bourdages et al., 2022). Près de 30 ans après leur effondrement historique, certains stocks de poissons de fond ne se

sont pas rétablis. C'est notamment le cas de la morue Atlantique, dont le stock du nord du golfe se trouve toujours dans un état critique (MPO, 2019). Les perspectives sont également très préoccupantes pour le stock de morue du sud du golfe (Swain et al, 2019).

3. LE RETOUR DU SÉBASTE DANS LE GOLFE DU SAINT-LAURENT

Contrairement à la plupart des stocks de poissons de fond, les récents changements environnementaux semblent avoir profité au sébaste, un stock composé de deux espèces présentes en sympatrie dans le GSL, le sébaste acadien, *Sebastes fasciatus* et le sébaste atlantique, *Sebastes mentella*. Les relevés de recherche au chalut de fond du ministère des Pêches et des Océans (MPO) ont en effet enregistré une explosion de la biomasse du sébaste dans le GSL, qui culminait à 4,2 millions de tonnes en 2019 et représentait près de 90% de la biomasse démersale (**Figure 5** ; MPO, 2018). Ce retour en force s'explique par l'apparition dans le stock de 3 cohortes exceptionnelles en 2011, 2012 et 2013, des cohortes largement dominées par l'espèce *Sebastes mentella* présentant la signature génétique du GSL (représentée à 91% ; MPO, 2018 ; Benestan et al., 2020). La dernière évaluation des stocks de sébaste par le MPO en 2021 a révélé que la grande majorité de la population, soit 93 % des individus de l'espèce *S. mentella* et 85 % de *S. fasciatus* avait atteint la taille légale de capture fixée à 22 cm (MPO, 2022). Ces observations ont conduit à l'annonce en janvier 2024 de la réouverture de la pêche commerciale au sébaste après presque 30 ans de moratoire.

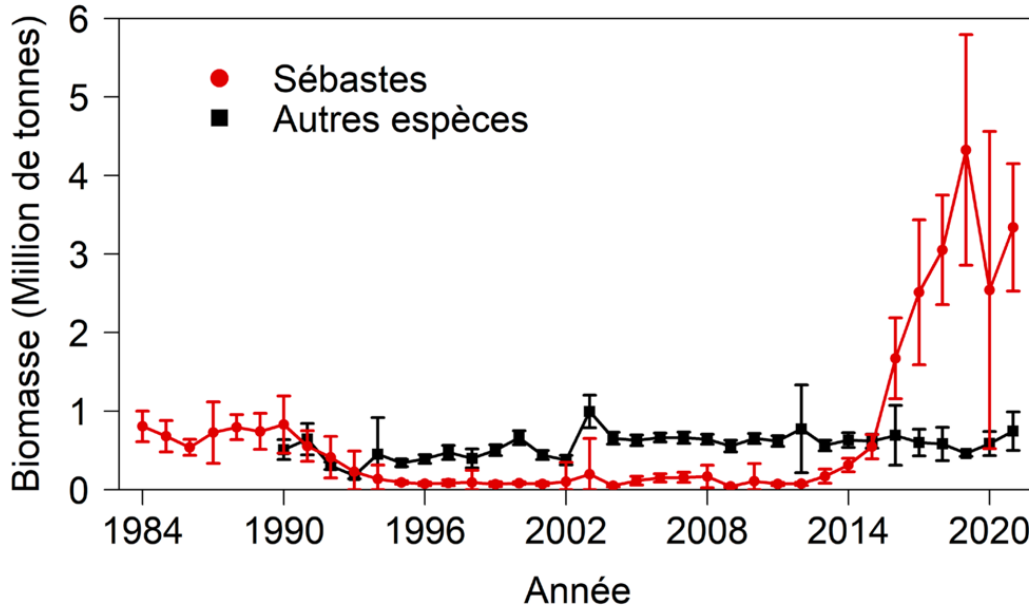


Figure 5 : Biomasse minimale chalutable de *Sebastes* spp. (en rouge) et de toutes les autres espèces (en noir) capturées dans le relevé du MPO dans l'unité 1 de 1984 à 2021. La biomasse moyenne annuelle ainsi que les intervalles de confiance à 95 % sont représentés en millions de tonnes (MPO, 2022).

3.1 Biologie du sébaste

Le sébaste est un poisson de couleur rouge appartenant à la famille des Scorpenidés (Figure 6). Les deux espèces de sébaste présentes dans le GSL, *Sebastes mentella* et *Sebastes fasciatus*, possèdent une morphologie très similaire. Bien que la répartition de ces dernières puisse se chevaucher, il est possible de les discriminer selon leur distribution en profondeur au niveau des talus et bancs des chenaux profonds du golfe. *S. fasciatus* se rencontre généralement à des profondeurs inférieures à 300 mètres, et *S. mentella* entre 200 et 400 m (Scott & Scott, 1988 ; Gascon, 2003 ; Senay et al., 2021 ; MPO, 2022). Le sébaste est considéré comme une espèce semi-pélagique, car même s'il vit généralement près du fond, il effectue des migrations verticales journalières en lien avec la distribution pélagique de certaines de ses proies appartenant au groupe des euphausiacés (Gauthier & Rose, 2005). Le

sébaste présente également un comportement de migration saisonnière à l'automne en direction de l'aval du chenal Laurentien identifié à partir des captures issues des relevés scientifiques hivernaux (Atkinson, 1984 ; Atkinson & Power 1991 ; Morin et al., 1994 ; Gascon, 2003) et de l'analyse de la chimie de l'otolithe (Campana et al., 2007). La prise en compte de ces déplacements saisonniers a d'ailleurs conduit à un ajustement des unités de gestion pour l'espèce en 1993 (MPO, 2022).

Contrairement à la plupart des autres espèces de poissons peuplant les eaux du golfe, le sébaste est une espèce ovovivipare, un mode de reproduction qui implique une fécondation interne et l'extrusion de larves actives plutôt que d'embryons encapsulés. Les individus s'accouplent à l'automne, les femelles portent ensuite les embryons en développement pendant plusieurs mois jusqu'à ce que les larves dotées de capacités natatoires avancées soient extrudées au cours des mois d'avril à juillet (St-Pierre & de Lafontaine, 1995 ; Gascon, 2003 ; Senay et al., 2021). Les larves de sébaste ont une période planctonique relativement longue (de 1 à 3 mois), elles peuvent ainsi se disperser vers des habitats éloignés du lieu de leur extrusion (Cadrin et al., 2010). Les larves sont vraisemblablement libérées sous la couche intermédiaire froide (CIL), dont les températures proches de zéro sont susceptibles d'affecter leur survie (Gascon, 2003). Elles vont ensuite se retrouver dans les couches superficielles plus chaudes (0 à 60 mètres) où elles se nourrissent, puis descendent vers des habitats plus profonds au cours du premier automne (Runge & de Lafontaine, 1996 ; Sévigny et al., 2000 ; Gascon, 2003). Les individus adultes s'établissent finalement proches du fond (Gascon, 2003 ; Senay et al., 2021).



Figure 6 : Photographie d'une capture de sébaste lors du relevé annuel multidisciplinaire au chalut de fond effectué par Pêches et Océans Canada. Crédit de la photo : MPO.

3.2 Régime alimentaire

Les travaux récents menés par Burns et al. (2020) viennent confirmer le lien essentiel existant entre le copépode *Calanus* sp. et le stade larvaire chez le sébaste (Runge & de Lafontaine, 1996). Les larves se nourrissent principalement des stades œuf et nauplius du copépode calanoïde *Calanus finmarchicus*, des proies qui contribuent à la plus grande proportion de carbone consommé (**Figure 7** ; Burns et al., 2020). Au stade juvénile et adulte, le régime alimentaire du sébaste change à mesure que l'individu grandit en taille (**Figure 8** ; Brown-Vuillemin et al., 2022, 2023 ; Brown-Vuillemin, 2023). Le régime alimentaire des sébastes les plus petits (< 20 cm) est largement dominé par le zooplancton, consommé de manière opportuniste. On y retrouve en particulier par des amphipodes du genre *Themisto*, des copépodes du genre *Calanus* (notamment *C. hyperboreus*), des mysidacés du genre *Boreomysis*, ainsi que des euphausiacés comme le krill nordique *Meganyctiphanes norvegica* (Brown-Vuillemin et al., 2022, 2023 ; Brown-Vuillemin, 2023). En grandissant, le sébaste

consomme préférentiellement des invertébrés tels que la crevette nordique *Pandalus borealis* et la crevette blanche *Pasiphaea multidentata*, et des poissons tels que le capelan *Mallotus villosus* ou encore la molasse atlantique *Melanostigma atlanticum*. Avec l'arrivée des cohortes exceptionnelles de 2011, 2012 et 2013, un comportement cannibale est observé chez les plus gros sébastes. Ce phénomène suggère un opportunisme alimentaire ainsi qu'un contrôle dépendant de la densité en lien avec l'abondance de sébastes de petite taille (Brown-Vuillemin et al., 2022).

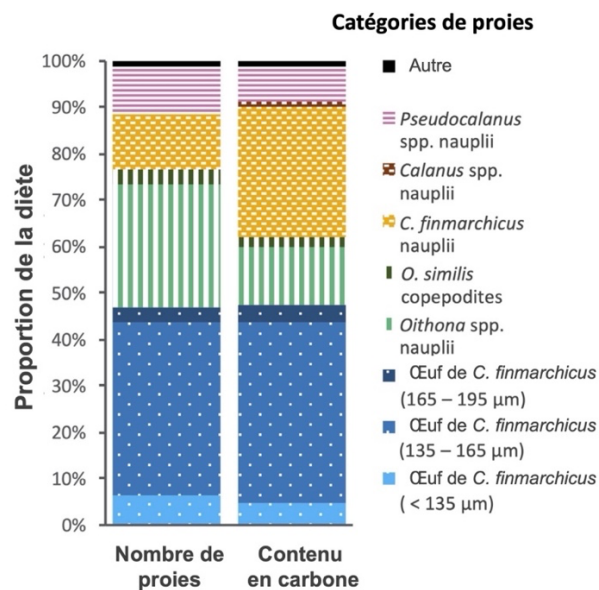


Figure 7 : Contribution des taxons de proies au régime alimentaire des larves de sébaste dans le GSL ainsi que leur teneur en carbone. Figure tirée de Burns et al. (2020).

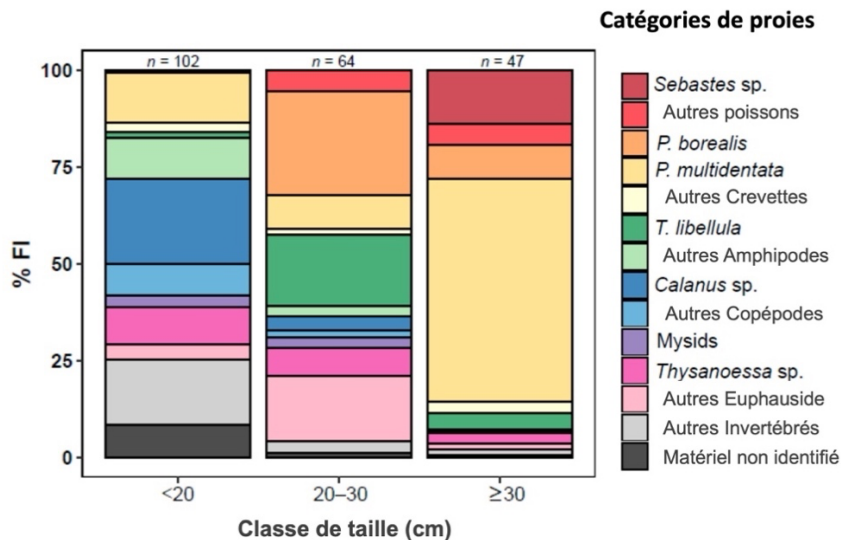


Figure 8 : Contribution des catégories de proies au régime alimentaire du sébaste dans le GSL lors de l'examen visuel du contenu stomacal. La contribution est exprimée en pourcentage de l'indice de remplissage stomacal (%FI) pour les trois classes de taille échantillonnées. Figure tirée de Brown-Vuillemin et al. (2022).

3.3 Recrutement et traits d'histoire de vie

Le sébaste est une espèce au recrutement spasmodique (Licandeo et al., 2020 ; Cadigan et al., 2022 ; MPO, 2022). Cette caractéristique fréquente chez les espèces longévives se traduit par une variabilité importante du recrutement, et la production de fortes cohortes à l'échelle décennale (Caddy & Gulland, 1983 ; Spencer & Collie, 1997 ; Longhurst, 2002). Dans le golfe du Saint-Laurent, le succès du recrutement du sébaste semble tributaire d'une combinaison de facteurs environnementaux et climatiques, ainsi que d'un lien trophique étroit avec le copépode *Calanus finmarchicus* (Runge & de Lafontaine, 1996 ; Devine & Haedrich, 2011 ; Burns, 2022).

Le sébaste est une espèce à croissance lente (Campana, 1990), à maturité sexuelle tardive, atteinte entre 7 et 10 ans, et au taux de fécondité élevé (St-Pierre & de Lafontaine, 1995 ; Gascon, 2003). *S. fasciatus* atteint la maturité sexuelle 1 à 2 ans avant *S. mentella*, et

les sébastes mâles 1 à 2 ans avant les femelles (Gascon, 2003 ; Cadigan & Campana, 2016). L'examen histologique récent des gonades chez les individus issus des fortes cohortes de 2011-2013 a révélé une réduction de la longueur à 50% de maturité (L_{50}) par rapport aux données des années 1990. La L_{50} est passée de 21,7 cm à 18,1 cm pour les sébastes mâles et de 23,6 cm à 19,2 cm pour les femelles, pour une taille minimale légale de capture fixée à 22 cm (Senay et al., 2021). Avant l'émergence des récentes fortes cohortes, le stock du golfe du Saint-Laurent se classait parmi les stocks de l'Atlantique Nord-Ouest aux tailles asymptotiques les plus élevées. Néanmoins, les données récentes du MPO suggèrent un ralentissement de la croissance chez les cohortes 2011-2013, qui pourraient alors atteindre des tailles potentiellement inférieures à celles des précédentes fortes cohortes des années 1980 (MPO, 2022). Finalement, le recrutement spasmodique, la longévité et la croissance lente du sébaste sont des caractéristiques qui rendent cette espèce particulièrement vulnérable à la surpêche, et ralentissent considérablement sa résilience en cas d'effondrement (Musick, 1999 ; Longhurst, 2002 ; Norse et al., 2012 ; Licandeo et al., 2020).

3.4 Unité de gestion et structure du stock de sébaste basée sur la génomique

En raison des difficultés posées par la distinction de *Sebastes fasciatus* et de *Sebastes mentella* par des critères morphologiques, les deux espèces ont été historiquement évaluées ensemble par le ministère des Pêches et Océans au sein de deux unités désignables de gestion de l'Organisation des Pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO) (MPO, 2022). L'unité de gestion 1 correspond aux divisions 4RST et aux sous-divisions 3Pn et 4Vn de l'OPANO au cours des mois de janvier à mai. L'unité 2 comprend quant à elle les subdivisions 3Ps 4Vs 4Wfgj ainsi que 3Pn 4Vn de juin à décembre (Figure 9). Le sébaste atlantique *Sebastes mentella* de la région du golfe du Saint-Laurent et du chenal Laurentien (GSL-LCH) se distingue génétiquement des populations de l'Atlantique Nord-Ouest (Roques et al., 2002 ; Valentin et al., 2014 ; Benestan et al., 2020). La population du fjord du Saguenay présente quant à elle une signature génétique identique à celle du golfe. Considérée comme une

population puits la population du fjord du Saguenay est alimentée par l'émigration d'individus du golfe (Sirois et al., 2009). L'utilisation récente d'outils génomiques a permis d'identifier un écotype unique à la fois dans le golfe du Saint-Laurent (GSL) et dans le fjord du Saguenay (Benestan et al., 2020). Le terme "écotype" désigne des groupes caractérisés par des variations génétiques ou phénotypiques adaptatives à des conditions environnementales spécifiques, comme la profondeur dans le cas du sébaste (Shum et al., 2014 ; Benestan et al., 2020). Cet écotype présent dans le GSL a également été retrouvé dans la mer du Labrador, où il coexiste avec deux autres écotypes, *S. mentella* deep et *S. mentella* shallow, chacun étant associé à une distribution en profondeur distincte (Benestan et al., 2020). En ce qui concerne le sébaste acadien, un total de 5 populations a été identifié dans l'Atlantique Nord-Est dont 3 sont retrouvées dans les unités 1 et 2 de l'OPANO (Benestan et al., 2020). En l'absence d'outils génétiques, le dénombrement des rayons mous de la nageoire anale (RMNA) est le critère méristique utilisé pour discriminer les espèces lors des relevés annuels de recherche du MPO (nombre de rayons mous ≥ 8 pour *S. mentella*, et ≤ 7 pour *S. fasciatus* ; Ni, 1982 ; Senay et al., 2021). Ce critère comporte cependant un biais substantiel suspecté de conduire à une surestimation de la biomasse de *S. fasciatus* dans les relevés scientifiques (Senay et al., 2022).

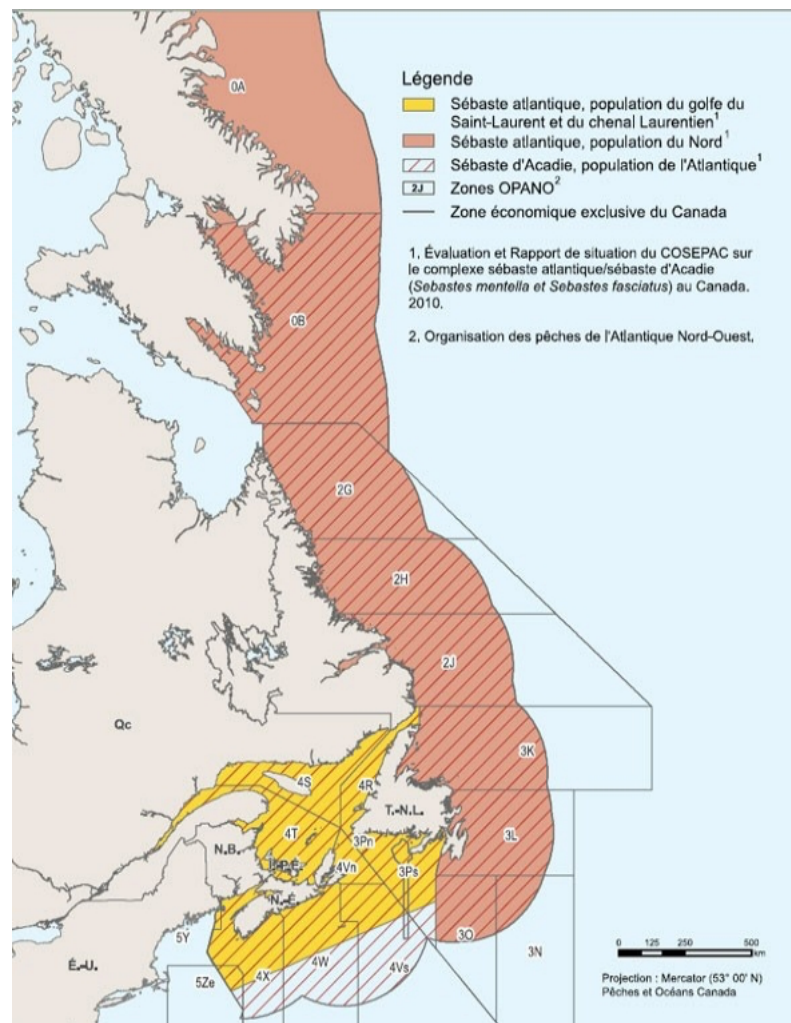


Figure 9 : Carte représentant 7 des 9 zones de gestion du sébaste dans l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO). L'ensemble des zones comprennent : (1) le sud du Groenland dans la division 1F, (2) le plateau du Labrador (divisions 2GHJ et 3K), (3) le Bonnet Flamand (division 3M), (4) les Grands Bancs (divisions 3LN), (5) le Sud des Grands Bancs (division 3O), (6) le Golfe du Saint-Laurent (Unité 1 : divisions 4RST et 3Pn4Vn de janvier à mai), (7) le chenal Laurentien (Unité 2 : divisions 3Ps, 4Vs, 4Wfgi et 3Pn4Vn de juin à décembre), (8) le plateau néo-écossais (unité 3 : divisions 4X et 4Wdehkl) et (10) le golfe du Maine (sous-zone 5). Carte extraite du document du MPO intitulé : « Sébaste : consultations pour l'inscription en vertu de la Loi sur les espèces en péril ». Disponible à l'adresse suivante : <https://www.canada.ca/fr/environnement-changement-climatique/services/registre-public-especes-peril/documents-consultation/sebaste-inscription.html>

4. IMPORTANCE DES CONNAISSANCES SUR L'ÉCOLOGIE MIGRATOIRE DES ESPÈCES POUR UNE GESTION DURABLE DES RESSOURCES HALIEUTIQUES

4.1 Diversité de la structure des populations de poissons

Au 20^e siècle, la vision des scientifiques des pêches sur les populations de poissons était largement philopatride, une perspective héritée du concept de « migration triangulaire » proposé par Harden Jones (1968), puis adaptée par Cushing (1975, 1982). Ce concept décrivait trois principaux mouvements chez les poissons : la dispersion larvaire, la migration juvénile et la migration des individus adultes impliquant systématiquement un retour vers leur lieu de naissance pour la reproduction. Bien que l'importance des cycles de vie ouverts ait été démontrée à la même époque (par exemple Hjort, 1914 ; Cushing, 1962), cette vision a été en partie négligée dans le but de promouvoir le développement de la gestion des pêches qui repose sur le concept de stock en tant que population fermée (essentiellement autoreproductrices, et dont les individus ont des traits d'histoire de vie similaires) (Begg & Waldman, 1999 ; Secor, 2014).

Il a fallu plusieurs décennies de travaux pour que la remarquable diversité et complexité des comportements migratoires et des cycles de vie au sein des populations soit considérée dans les stratégies de gestion. Le comportement migratoire est conditionné par l'état interne de l'individu (par exemple son état physiologique, ses réserves énergétiques), par sa capacité de mouvement (par exemple ses traits morphologiques), ou encore par sa capacité de navigation (par exemple sensorielle). La migration est également conditionnée par des facteurs externes tels que les conditions abiotiques du milieu, la qualité de l'habitat et la disponibilité en ressources (Baker, 1978 ; Nathan et al., 2008 ; Secor, 2015). L'influence directe de l'Homme à travers les activités de pêche et la modification de l'habitat, ainsi que son action indirecte liée aux changements climatiques, constituent également des facteurs déterminants (Crain et al., 2009 ; Halpern et al., 2008 ; Lennox et al., 2019). Par conséquent,

une population est rarement limitée à un cycle de vie uniforme ou un unique patron migratoire comme le suppose le concept de migration triangulaire.

La structure des populations de poissons se distribue donc le long d'un continuum allant de populations dites fermées, spatialement isolées sans échanges démographiques, à des populations dites ouvertes avec des échanges démographiques importants (**Figure 9**, Kritzer & Sale, 2004 ; Cowen & Sponaugle, 2009 ; Secor, 2015). De cette diversité émerge le concept de métapopulation qui suggère qu'une population peut être constituée de sous-populations géographiquement ou écologiquement isolées, mais présentant un échange suffisant d'individus (c'est-à-dire connectivité) pour influencer leur devenir démographique ou génétique (Harrison & Taylor, 1997 ; Kritzer & Sale, 2004). Une vision moderne de la gestion des pêches repose désormais sur la nécessité d'acquérir une meilleure compréhension des causes, des schémas et des mécanismes ainsi que des conséquences des déplacements des individus, lesquels jouent un rôle majeur dans la structure et la dynamique des populations.

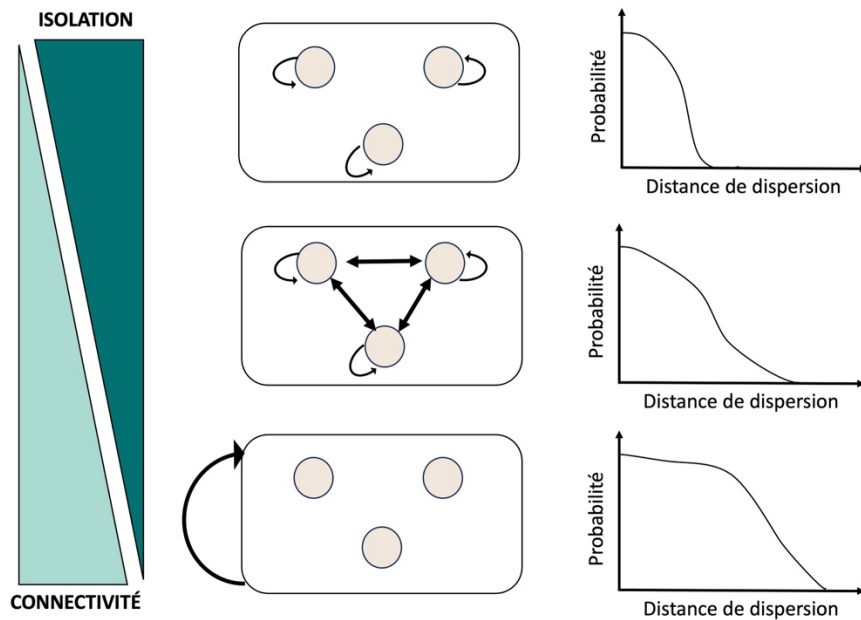


Figure 9 : Continuum de structures de populations de poissons. Les cercles représentent des populations ou groupes d'individus, les flèches indiquent les échanges démographiques par la migration ou la dispersion. Le *cas 1* représente des populations ou des groupes d'individus spatialement isolés aux dynamiques indépendantes et qui n'ont pas d'échange démographique significatif entre elles. Les distances de dispersion restent très localisées. Le *cas 2* généralise le concept de métapopulation, constituée de populations partiellement isolées, celles-ci possèdent une certaine indépendance dans leur dynamique, mais présentent également un degré d'échange démographique non négligeable entre elles. Le *cas 3* représente une seule population fermée, au sein de laquelle les individus sont répartis entre des groupes distincts. Le degré d'échange démographique est élevé et les populations locales sont issues d'un pool larvaire commun. Figure adaptée de Secor (2015) et de Kritzer & Sale (2004).

4.2 Entre populations ouvertes et fermées : la connectivité

La connectivité se définit, selon Cowen & Sponaugle (2009), par le degré d'échanges démographiques entre des populations ou des groupes d'individus géographiquement distincts. Il s'agit d'une composante centrale de la dynamique et de la structure des populations, de la diversité génétique ou encore de la résilience des populations face à l'exploitation humaine (Thorrold et al., 2001 ; Cowen et al., 2007 ; Hastings & Botsford,

2006). Ainsi, la compréhension des schémas de connectivité au sein des populations de poissons est essentielle pour définir les échelles spatiales appropriées à une gestion durable de la ressource (Fogarty & Botsford, 2007). Les échanges démographiques à la base de la connectivité peuvent s'opérer à différents stades de vie, par la dispersion passive des œufs et des larves, par le mouvement actif de ces dernières lorsqu'elles sont dotées de capacités motrices ou sensorielles suffisantes pour s'orienter (Kingsford et al., 2002 ; Leis, 2006), ou par des mouvements actifs d'individus juvéniles et/ou adultes (Pineda et al., 2007 ; Cowen et al., 2007 ; Cowen & Sponaugle, 2009 ; Secor, 2015).

Le stade larvaire est généralement reconnu comme étant le stade ontogénique présentant la plus grande capacité de dispersion chez les poissons marins. Cette caractéristique lui confère une importance particulière dans l'analyse de la structure et de la connectivité des populations de poissons (Cowen et al., 2007 ; Pineda et al., 2007 ; Cowen & Sponaugle, 2009). La connectivité au stade larvaire implique une combinaison de processus physiques (par exemple la température, O'Connor et al., 2007, les marées, les courants, la turbulence, la stratification de la colonne d'eau, Largier, 2003 ; Gawarkiewicz et al. 2007), de caractéristiques biologiques (par exemple la mortalité, la croissance, la durée du stade larvaire, Treml et al., 2015 ; Gary et al., 2020) ou comportementales des larves (par exemple la migration verticale, les déplacements horizontaux, Kingsford et al., 2002 ; Leis, 2006 ; Gary et al., 2020) qui interagissent à différentes échelles spatiales et temporelles pour contrôler la dispersion des individus (Pineda et al., 2007 ; Cowen & Sponaugle, 2009).

Parallèlement aux processus dispersifs qui se produisent au stade larvaire, la connectivité peut également résulter de mouvements migratoires d'individus juvéniles et adultes motivés par des facteurs tels que la qualité de l'habitat, la disponibilité en nourriture ou encore par la reproduction (Secor, 2015). Pour toutes ces motivations, il arrive qu'un phénomène de migration partielle soit observé au sein d'une population (Chapman et al., 2012). Des groupes d'individus aux comportements migratoires différents ou à l'utilisation différente de l'habitat, appelés contingents, peuvent en effet coexister dans une même population (Secor, 1999). Dans une majorité de cas, ces contingents vont caractériser des

groupes d'individus résidents versus migrants (Secor et al., 2001 ; Elsdon & Gillanders, 2006a ; Kerr & Secor, 2009). Cette diversité dans les comportements migratoires confirme l'hypothèse selon laquelle une population peut être structurée de manière complexe en réponse aux multiples exigences et opportunités rencontrées dans un écosystème dynamique (Chapman et al., 2012 ; Gillanders et al., 2015 ; Secor, 2015). Finalement, bien que la nécessité d'adopter une perspective métapopulationnelle à l'étude de la structure et de la connectivité chez les populations de poissons marins soit aujourd'hui largement reconnue (Kritzer & Sale, 2004 ; Fogarty & Botsford, 2007), le suivi des mouvements des poissons reste un défi majeur.

5. LES OTOLITHES COMME OUTILS POUR SUIVRE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE POISSONS

5.1 Approches méthodologiques de suivi des mouvements chez les poissons

Historiquement les connaissances sur la distribution des poissons marins reposaient sur les données de captures par les pêches. Les changements dans la distribution, dans l'abondance ou dans la structure d'âge étaient alors interprétés comme un mouvement (par exemple Atkinson, 1984), alors qu'ils pouvaient en réalité refléter des facteurs autres que de réels mouvements d'individus, tels que la mortalité ou l'échelle spatiale de l'échantillonnage (Hjort, 1974 ; Rose & Kulka, 1999 ; Elsdon & Gillanders, 2003a). Les expériences de marquage recapture ont été parmi les premières méthodes de suivi à révéler les comportements philopatrics de certaines espèces (Wheeler & Winters, 1984). Cependant, le principal défi de cette méthode de suivi réside dans le fait que les tendances observées dépendent de la fenêtre temporelle de marquage et du succès de recapture, souvent faible, des individus (Eldson & Gillanders, 2003a ; Bolle et al., 2005). L'avènement de la technologie de télémétrie avec le développement des balises satellites d'archives (PSAT) et des balises de stockage électronique de données (DST) a permis de lever un grand nombre

de limitations sur l'échelle spatiale et temporelle de la caractérisation des mouvements chez les espèces marines (Hussey et al., 2015 ; Block et al., 2005 ; Cooke et al., 2013). Leur application est toutefois souvent restreinte au stade adulte à cause de la taille des balises, et limitée par des contraintes de coût et de durée de vie de leur batterie (Thorstad et al., 2013). L'utilisation de marqueurs naturels, tels que l'empreinte élémentaire des otolithes, reste la méthode la plus appropriée pour suivre les mouvements des individus à une échelle écologique, c'est-à-dire à l'échelle de la vie de l'individu (Campana, 1999 ; Elsdon et al., 2008, Tanner et al, 2016). L'analyse de la chimie de l'otolithe est d'ailleurs particulièrement indiquée pour étudier les mouvements chez les espèces physoclistes comme le sébaste atlantique. En raison de l'anatomie particulière de leur vessie natatoire, ces espèces subissent un barotraumatisme mortel en remontant à la surface, ce qui empêche l'utilisation de toute technique de marquage qui ne soit pas *in situ* (Jarvis & Lowe, 2008 ; Sigurdsson et al., 2006).

5.2 Les otolithes : description et fonction

Le terme otolithe se réfère aux trois paires de structures calcifiées, portant respectivement les noms de *sagittae*, *lapilli* et *asterisci*, localisées de part et d'autre de la cavité crânienne, à l'intérieur des sacs otiques situés dans l'oreille interne des poissons téléostéens (**Figure 10** ; Panfili et al., 2002). Associées aux fonctions d'audition et d'équilibre de l'individu (Campana, 1999), chaque paire d'otolithes est généralement symétrique, et diffère en taille et en forme selon l'espèce (Campana & Casselman, 1993 ; Campana, 2004). Les otolithes sont constitués de carbonate de calcium (CaCO_3) sous forme d'aragonite (environ 98%), fixée sur une matrice protéique (environ 2%) (Dannevig, 1956 ; Degens et al., 1969 ; Panfili et al., 2002). Ils se développent dès la fin du stade embryonnaire et présentent une marque d'éclosion à partir de laquelle la croissance de l'otolithe se fait sur une base quotidienne (Pannella, 1971), sans résorption excepté en cas de stress extrême (Mugiya & Uchimura, 1989).

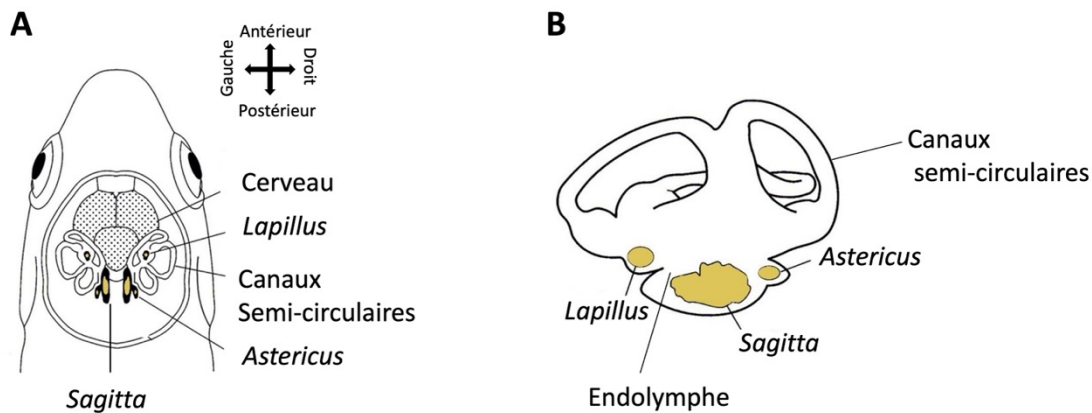


Figure 10 : Position des otolithes dans l'oreille interne des poissons téléostéens. **(A)** Vue dorsale du système du labyrinthe, après section frontale du sommet du crâne. **(B)** Position des trois paires d'otolithes, dont la paire de *sagittae* est la plus grosse, dans le labyrinthe chez un téléostéen typique. Figure modifiée d'après Panfili et al. (2002).

Les otolithes présentent des propriétés temporelles qui reposent sur la formation d'anneaux de croissance de différentes résolutions temporelles, allant de journalières à annuelles (Panfili et al., 2002). Les *annuli* sont des anneaux de croissance annuels découverts par Reibisch en 1899, constitués d'une large zone riche en aragonite suivie d'une zone plus étroite et plus riche en matrice protéique, une composition qui leur confère des propriétés optiques distinctes. Ces structures en deux parties reflètent la saisonnalité des facteurs environnementaux et de la croissance somatique du poisson (Panfili et al., 2002). Un autre type d'accroissement découvert en 1971 par Pannella se dépose quant à lui avec une périodicité de vingt-quatre heures. Grâce à la formation de ces anneaux de croissance annuels et journaliers, et à leur corrélation généralement vérifiée avec la croissance somatique de l'individu, les otolithes permettent une estimation de l'âge des individus ainsi qu'une reconstruction précise de leur historique de croissance (Casselman, 1987 ; Campana and Neilson, 1985 ; Morales-Nin, 1992 ; Campana & Thorrold, 2001).

Les otolithes possèdent aussi des propriétés chimiques grâce auxquelles il est possible de reconstruire les conditions environnementales propres aux différents habitats dans lesquels le poisson a évolué tout au long de sa vie. À mesure que l'otolithe grandit, des éléments chimiques issus de l'eau environnante y sont incorporés de façon permanente soit en se substituant au calcium constituant sa structure ou bien en étant piégés ou liés à la matrice protéique (Campana, 1999). La reconstruction des habitats occupés par l'individu grâce à l'analyse de l'empreinte élémentaire de l'otolithe repose sur l'hypothèse selon laquelle il existe une relation de proportionnalité entre la disponibilité des éléments dans l'environnement et leur concentration dans l'otolithe (Bath et al., 2000 ; Elsdon & Gillanders, 2003b). L'incorporation des éléments chimiques dans l'otolithe se fait par leur entrée au niveau des branchies et/ou de l'intestin (selon qu'il s'agisse d'une espèce d'eau douce ou marine) puis leur transport par le plasma sanguin vers l'endolymphe, pour finalement entrer dans la cristallisation de l'otolithe (Kalish, 1989 ; Campana, 1999). Autant d'interfaces pouvant entraîner une discrimination des éléments chimiques par des mécanismes complexes faisant intervenir des facteurs extrinsèques, tels que les paramètres environnementaux (en particulier la température et son lien avec le taux métabolique, Wright et al., 2001) mais également la salinité, ou encore la concentration en oxygène dissous (Walther et al., 2010), ainsi que des facteurs intrinsèques tels que la croissance (Hüssy & Mosegaard, 2004 ; Brown & Severin, 2009), la maturité sexuelle (Sturrock et al., 2012, 2014), ou encore le régime alimentaire (Buckel et al., 2004). Pour cette raison, les éléments chimiques régulés physiologiquement par l'organisme, tel que le phosphore (P) ou le potassium (K) et ceux connus comme étant des co-facteurs dans les processus enzymatiques tels que le Zinc (Zn) sont peu susceptibles de refléter les concentrations présentes dans le milieu. Leur utilisation comme traceur environnementaux est donc écartée (Campana, 1999 ; Thomas et al., 2017 ; Hüssy et al., 2020). Parmi les 50 éléments, majeurs, mineurs et traces détectés dans les otolithes, sept sont préférentiellement et fréquemment utilisés pour étudier les mouvements chez les poissons (Li, Mg, Mn, Cu, Zn, Sr et Ba). Ils sont sélectionnés en raison de leur hétérogénéité environnementale souvent mise en évidence par des gradients environnementaux (Macdonald & Cook, 2010 ; Tanner et al., 2013), de leur comportement

conservatif et de leur concentration dans l'otolithe généralement supérieure à la limite de détection des appareils de mesure (Campana, 1999 ; Sturrock et al., 2012). Néanmoins, notre compréhension des mécanismes qui régulent l'incorporation des éléments chimiques dans les otolithes demeure incomplète, les observations faites semblent être spécifiques à chaque espèce (Gillanders & Kingsford, 2003 ; Hamer & Jenkins, 2007), et varier entre le milieu marin et d'eau douce (Brown & Severin, 2009).

5.3 Application des otolithes à l'étude des mouvements et de la connectivité

Grâce à leur capacité d'enregistrement des conditions environnementales, les otolithes sont utilisés pour répondre à des questions écologiques diverses (revues par Reis-Santo et al., 2022) parmi lesquelles on compte la détermination de la structure des stocks de poissons (Kerr & Campana, 2014 ; Tanner et al., 2016 ; Wright et al., 2018a ; Artetxe-Arrate et al., 2019 ; Avigliano, 2020), l'identification des origines natales et des patrons de connectivité au sein d'une population (Thorrold et al., 2001 ; Standish et al., 2008 ; Lazartigues et al., 2016 ; Gibb et al., 2017), ou encore l'évaluation de la variabilité individuelle dans les schémas de migration ainsi que dans les trajectoires de vie (Elsdon & Gillanders, 2006a ; Morissette et al., 2016 ; Xuan & Wang, 2023). Selon la question écologique abordée, la méthode d'analyse de la chimie de l'otolithe diffère (**Figure 11**). On retrouve trois grandes approches dans la littérature.

La première méthode d'analyse repose sur la dissolution complète de l'otolithe, où l'empreinte élémentaire obtenue est intégrée sur toute la vie du poisson, du stade embryonnaire à la capture (Elsdon et al., 2008). Les questions écologiques abordées grâce à cette analyse sont relatives au mélange des stocks ou au suivi des migrations des stocks (Campana et al., 2000 ; Swan et al., 2006 ; Campana et al., 2007). L'inconvénient principal de la dissolution complète réside dans son incapacité à exploiter la séquence chronologique de croissance enregistrée dans l'otolithe (Campana, 2005). Cette méthode a donc été délaissée au profit de techniques d'analyse de meilleure résolution.

Dans le courant des années 2000, un intérêt croissant s'est porté vers la technique d'ablation laser en spectrométrie de masse à plasma à couplage inductif (LA-ICP-MS). Une approche permettant d'extraire l'empreinte élémentaire de portions spécifiques de l'otolithe en fonction du stade de vie d'intérêt (Elsdon et al., 2008). L'analyse de l'empreinte élémentaire du cœur de l'otolithe permet d'identifier l'origine natale d'une population, de déterminer les zones de nourriceries, et de définir les patrons de connectivité entre les différents habitats occupés au cours de la vie (Thorrold et al., 2001 ; Standish et al., 2008 ; Lazartigues et al., 2016 ; Gibb et al., 2017). Avec ce type d'approche, l'estimation des mouvements se fait à partir de l'attribution d'empreintes élémentaires de la portion de l'otolithe dont on veut connaître l'origine natale ou l'habitat juvénile, à une base d'empreintes élémentaires préalablement établies à partir d'emplacements géographiques connus (Thresher, 1999 ; Gillanders, 2002a). En l'absence de base de référence d'empreintes connues, une approche alternative consiste à estimer le nombre d'origines potentielles dans la population sur la base de l'identification de groupes d'empreintes élémentaires significativement distinctes (Tanner et al., 2012 ; Régnier et al., 2017 ; Artetxe-Arrate et al., 2019 ; Avigliano et al., 2020).

L'évaluation de la variabilité temporelle de l'empreinte élémentaire est cependant un prérequis important à l'application de la chimie de l'otolithe à l'étude des mouvements migratoires (Elsdon et al., 2008). Les fluctuations saisonnières et annuelles des conditions environnementales (par exemple de la température ou des apports d'eau douce) peuvent naturellement induire une variabilité temporelle de la signature chimique des masses d'eau, et potentiellement confondre la variabilité spatiale dans l'interprétation des mouvements (Gillanders, 2002b ; Elsdon & Gillanders, 2006b ; Reis-Santos et al., 2012). L'empreinte élémentaire extraite en marge de l'otolithe peut être utilisée comme proxy du lieu de capture pour estimer la variabilité spatiale et temporelle de la signature chimique des masses d'eau dans le système d'étude (Avigliano, 2022). Lorsque la période temporelle représentée par l'empreinte en marge de l'otolithe (par exemple jours, semaines, mois) garantit le potentiel de dispersion des individus entre les différents sites de captures géographiquement distincts, l'empreinte élémentaire peut alors être utilisée pour délimiter des stocks de poissons

(Longmore et al., 2011 ; Maciel et al., 2020 ; Avigliano et al., 2020). Il est par ailleurs crucial que la question écologique posée soit en adéquation avec la période temporelle représentée par l'empreinte élémentaire, afin d'éviter toute interprétation erronée de la structure des populations (Avigliano, 2022).

L'approche méthodologique offrant la résolution la plus fine est l'analyse des profils complets d'otolithe. L'empreinte élémentaire est extraite par ablation laser le long d'un transect entre le cœur et la marge de l'otolithe, ce qui permet de reconstituer une chronologie des concentrations en éléments traces depuis la naissance jusqu' à la capture de l'individu. Cette chronologie est ensuite utilisée pour interpréter les mouvements du poisson. (Elsdon et al., 2008). Ce type d'analyse permet d'identifier des contingents migratoires (Jessop et al., 2002 ; Nims & Walter, 2014 ; Morissette et al., 2016), de révéler les patrons de connectivité ainsi que la diversité des traits d'histoire de vie au sein des populations de poissons (Hobbs et al., 2019 ; Bassi et al., 2023b ; Xuan & Wang, 2023 ; Xu et al., 2023). Un avantage significatif de cette approche est la possibilité de combiner le profil chimique avec l'âge de l'individu (Fowler et al., 2017), les patrons saisonniers observés chez certains éléments chimiques pouvant même contribuer aux estimations d'âge classiques (Hüssy et al., 2015 ; Heimbrand et al., 2020). De plus, la cartographie 2D des éléments chimiques des otolithes par LA-ICP-MS, PIXE, ou par microscopie à fluorescence X à balayage est une autre approche de haute résolution permettant d'améliorer la compréhension des mécanismes d'incorporation des éléments traces (Heimbrand et al., 2020 ; Reis-Santos et al., 2022).



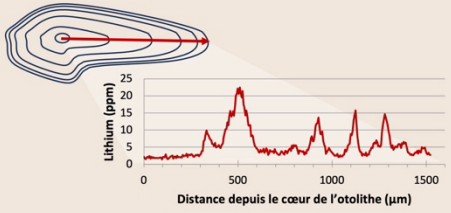
Méthode d'analyse	Échelle d'analyse	Question écologique
Dissolution complète de l'otolithe 	Concentration moyenne par élément chimique L'empreinte élémentaire est intégrée sur toute la vie de l'individu - <i>Faible résolution</i>	-Mélange de stock -Migration de stocks
Section et ablation laser (LA-ICP-MS) Empreinte au cœur Empreinte en marge 	Concentration moyenne par élément chimique L'empreinte élémentaire correspond à un stade ontogénique	-Délimitation de stock -Connectivité -Variabilité spatiale de l'empreinte -Identification de source Larvaires ou de zone de nourriceries
Profil cœur-marge complet 	Série temporelle par élément chimique Le profil élémentaire caractérise les mouvements sur l'ensemble de la vie de l'individu - <i>Haute résolution</i>	-Mouvement migratoires -Identification de contingents -Diversité des histoires de vie -Aide à l'estimation de l'âge

Figure 11 : Résumé des principales méthodes d'analyse de la chimie de l'otolithe (ici des éléments traces) ainsi que l'échelle d'analyse et les questions écologiques que chaque approche permet d'aborder.

5.4 Application des otolithes à l'étude de la croissance et de ses déterminants

Grâce à leurs propriétés temporelles et chimiques, les otolithes représentent un des exemples les plus remarquables de biochronologie dans le règne animal, et sont par conséquent d'une grande utilité pour les biologistes et les scientifiques des pêches. Les chronologies journalières offertes par l'analyse de la microstructure des otolithes ont apporté un éclairage considérable sur la compréhension des déterminants de la croissance, de la survie larvaire et des facteurs responsables du succès du recrutement (Houde, 1987 ; Campana & Neilson, 1985 ; Pepin et al., 2015). En parallèle, les données de taille à l'âge,

estimées à partir des accroissements annuels des otolithes (ou d'autres pièces calcifiées telles que les vertèbres ou les écailles) constituent le fondement notre compréhension des fluctuations de l'abondance, de la structure d'âge ou des paramètres démographiques des populations de poissons, et sont à la base de la conception des modèles d'évaluation des stocks (Ricker, 1975 ; Francis, 2016). En plus de fournir une estimation de l'âge à la capture, les anneaux de croissance des otolithes permettent de rétrocalculer les tailles de l'individu à des âges antérieurs (Francis, 1990 ; Vigliola & Meekan, 2009). Les données de taille à l'âge, estimées ou rétrocalculées à partir des otolithes, peuvent être intégrées à des modèles de croissance (par exemple le modèle de von Bertalanffy) afin d'estimer les paramètres de croissance d'une population (par exemple le taux de croissance, taille asymptotique) et les comparer entre des stocks ou des populations, entre des cohortes, ou encore entre mâles et femelles chez une même espèce (Saborido-Rey et al., 2004 ; Campana et al., 2016, Cadigan & Campana, 2017). De plus, cette approche permet d'investiguer les déterminants de la croissance à l'échelle de la population (par exemple Sinclair et al., 2002 ; Brunel & Dickey-Collas, 2010).

Dans le contexte actuel d'une accélération des changements climatiques, d'une augmentation des pressions anthropiques et des répercussions en cascade qui en découlent sur les écosystèmes marins et les communautés (Planque et al., 2010 ; Walther et al., 2010 ; Poloczanska et al., 2013 ; Cheung et al., 2013), l'utilisation des otolithes émerge comme un moyen d'étudier les facteurs qui affectent la croissance au sein des populations de poissons. Plus spécifiquement, les biochronologies d'otolithes utilisent la taille des accroissements annuels comme indicateur de la croissance somatique du poisson, et sa réponse à des facteurs environnementaux et biologiques (Morrongiello et al., 2012). L'analyse des biochronologies d'otolithes, grâce à l'application de modèles linéaires mixtes, permet de partitionner la croissance annuelle entre des sources de variation intrinsèques (par exemple le sexe de l'individu, l'âge à la capture, ou encore l'âge lors de la formation de l'accroissement) et extrinsèques (par exemple les paramètres physico-chimiques, la ressource en nourriture, la compétition) tout en considérant l'interdépendance des mesures répétées sur un même individu, et la variabilité interindividuelle de la réponse (Weisberg et al., 2010 ; Morrongiello

& Thresher, 2015). Cette approche méthodologique a démontré son efficacité pour estimer la réponse passée de la croissance chez plusieurs populations sur des séries temporelles décennales (par exemple chez la brème noire *Acanthopagrus butcheri*, Doubleday et al., 2015) à centenaires (par exemple chez la morue franche *Gadus morhua*, Denechaud et al., 2020 ; Smoliński et al., 2020), et contribué à une meilleure anticipation de la réponse future des populations face aux changements climatiques.

6. PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS DE LA THÈSE

6.1 Problématique

Après trois décennies de moratoire sur la pêche, la reprise des activités de pêche commerciale au sébaste dans le golfe du Saint-Laurent est imminente. Cette perspective découle de trois épisodes de recrutement exceptionnels ayant propulsé la population à des niveaux d'abondance sans précédent (MPO, 2022). Les enseignements tirés de l'effondrement des stocks de poissons de fond dans les années 1990 ont renforcé le consensus sur l'impératif de fonder les stratégies de gestion des ressources halieutiques sur une compréhension approfondie de la biologie, de l'écologie des espèces, et de leurs interactions avec l'écosystème. L'approche privilégiée est l'approche écosystémique, tournée vers une vision multi-espèces au sein d'un écosystème complexe et dynamique (FAO 2003 ; Parsons, 2005 ; Savenkoff et al., 2017).

C'est dans ce contexte qu'a émergé le projet « Retour des poissons de fond dans le golfe du Saint-Laurent », une initiative de recherche multidisciplinaire menée en partenariat entre Pêches et Océans Canada (MPO) et le regroupement Ressources Aquatique Québec (RAQ). L'objectif du projet RAQ-MPO est de répondre aux questions écologiques, mais également aux problématiques sociales associées au retour exceptionnel du sébaste dans le GSL, avec

la volonté d'appliquer ces connaissances à l'élaboration de mesures de gestion contribuant à la pérennité de la ressource.

6.2 Objectifs de la thèse

L'objectif général de la thèse visait à améliorer notre compréhension de la structure, de la connectivité et de la croissance au sein de la population de sébaste du golfe du Saint-Laurent à une échelle écologique. Pour atteindre cet objectif, notre approche reposait sur l'utilisation des propriétés chimiques et temporelles des otolithes. L'analyse de l'empreinte élémentaire des otolithes extraite par LA-ICP-MS avait pour objectif de caractériser les mouvements du sébaste tout au long de l'ontogénie, tandis que la taille des accroissements annuels a été utilisé comme proxy pour étudier la croissance somatique individuelle. Les investigations menées visent à combler certaines lacunes spécifiques dans les connaissances sur la structure et la dynamique de la population de sébaste du GSL. Ces nouvelles informations s'intègrent dans un effort d'alignement des stratégies de gestion sur la biologie de l'espèce.

Chapitre 1 – Le premier objectif poursuivi au cours de cette thèse était de cartographier la variabilité spatiale et temporelle de l'empreinte élémentaire dans le golfe du Saint-Laurent afin de déterminer le potentiel d'utilisation des otolithes pour étudier la connectivité et les mouvements au sein de la population de sébaste. La variation spatiale des concentrations en éléments chimiques dans le système du GSL et leur relation avec les paramètres physico-chimiques a été étudiée à partir de l'empreinte élémentaire de la marge des otolithes. Une attention particulière a été portée aux potentiels effets cumulés des changements environnementaux, physiologiques ou ontogéniques sur la stabilité temporelle de l'empreinte élémentaire. Une fois ces prérequis établis, l'empreinte élémentaire du cœur de l'otolithe a été analysée afin d'estimer le nombre de sources natales potentielles dans la population du GSL ainsi que leur contribution aux habitats juvéniles. Notre étude apporte un éclairage nouveau sur la connectivité au sein de la population de sébaste du GSL à une échelle

écologique et complète les travaux de génomique ayant décrit la connectivité à une échelle évolutive (Benestan et al., 2020).

Chapitre 2 – Le second objectif de cette thèse repose sur la haute résolution offerte par l'analyse des profils complets d'otolithes pour approfondir la détermination des patrons de connectivité à l'échelle de la vie d'un individu et renseigner sur l'existence d'une diversité dans les comportements migratoires au sein de la population de sébaste. Cette étude est la première à utiliser l'analyse de l'empreinte élémentaire des profils complets d'otolithes chez une espèce à croissance lente et longévive telle que le sébaste. Cette approche innovante représente une avancée significative par rapport aux connaissances sur le comportement migratoire du sébaste qui étaient jusqu'à présent limitées par la résolution relativement grossière fournie par l'analyse de l'empreinte obtenue par dissolution complète de l'otolithe (Campana et al., 2007). Les résultats de cette recherche permettent de mieux comprendre la structure de la population de sébaste du GSL et l'écologie migratoire de l'espèce. Ces informations sont importantes pour délimiter l'échelle spatiale de gestion de cette ressource nouvellement présente dans le GSL, afin d'assurer sa préservation ainsi que la durabilité de son exploitation.

Chapitre 3 – Le dernier objectif de cette thèse se concentre finalement sur les propriétés d'enregistrement continu de la croissance des otolithes. Nos travaux ont notamment exploré les facteurs influençant la croissance des fortes cohortes au sein du stock du golfe du Saint-Laurent, caractérisé par un recrutement spasmodique (Licandeo et al., 2020 ; MPO 2022). L'accélération des changements environnementaux constatée au cours des dernières décennies, tels que le réchauffement des eaux et l'appauvrissement en oxygène, en particulier dans la couche profonde où vit le sébaste, est susceptible d'affecter le potentiel de croissance des nouvelles fortes cohortes 2011-2013 en comparaison aux fortes cohortes précédentes apparues au début des années 1980. En particulier, dans le contexte de l'explosion récente de la biomasse du sébaste, et du déclin du stock de la crevette nordique, sa proie principale, nous nous attendons à ce que les mécanismes densité-dépendant en lien avec une forte compétition pour la nourriture jouent un rôle déterminant sur la croissance.

CHAPITRE 1 : VARIABILITÉ SPATIO-TEMPORELLE DE L'EMPREINTE ÉLÉMENTAIRE DE L'OTOLITHE ET POTENTIEL DE DÉTERMINER LES ORIGINES ET LES MIGRATIONS DU SÉBASTE ATLANTIQUE (*SEBASTES MENTELLA*) DANS LE GOLFE DU SAINT-LAURENT

1.1 RÉSUMÉ

Les processus de connectivité ont des implications majeures dans la définition de la résilience des populations de poissons face à la surexploitation. Une estimation préliminaire des taux d'échange des populations peut être réalisée en identifiant l'origine natale des poissons adultes. Dans cette étude, les empreintes élémentaires des otolithes ont été utilisées comme marqueurs naturels de l'origine natale et des mouvements du sébaste (*Sebastes mentella*) dans le golfe du Saint-Laurent (GSL). Nous avons spécifiquement ciblé les fortes cohortes de 2011-2013 qui ont soutenu le rétablissement rapide du stock du GSL après son effondrement dans les années 1990. Les empreintes élémentaires ont été extraites du cœur (proxy de l'origine larvaire) et de la marge (proxy du lieu de capture) des otolithes grâce à la spectrométrie de masse à plasma à couplage inductif (ICP-MS) couplée à un système d'ablation laser. Nous avons observé un gradient d'Est en Ouest dans l'empreinte multi élémentaire de la marge de l'otolithe dans le GSL, ainsi que des évidences d'une variation temporelle de l'empreinte entre 2016 et 2018. L'analyse de l'empreinte du cœur a révélé l'existence de deux sources natales potentielles dont la contribution est variable entre le fjord du Saguenay, l'Ouest du GSL et l'Est du GSL. Ce nouvel éclairage sur la structure de la population de sébaste dans le GSL à une échelle écologique pertinente constitue une avancée importante pour l'évaluation et la gestion durable de cette ressource clé en voie de rétablissement.

Mots-clés : Connectivité des populations, origine natale, chimie de l'otolithe, LA-ICP-MS, *Sebastes mentella*

Cet article, intitulé « *Spatiotemporal variability in otolith elemental fingerprint and the potential to determine deepwater redfish (*Sebastes mentella*) origins and migrations in the Estuary and Gulf of St. Lawrence, Canada* », a été accepté pour publication dans sa version finale le 5 mai 2023 dans la revue *Fisheries Research*, <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2023.106739>. Cet article fût rédigé en collaboration avec les professeurs Dominique Robert et Pascal Sirois. En tant que premier auteur, j'ai contribué à la préparation des échantillons, leur analyse au LA-ICP-MS, ainsi qu'à l'estimation de l'âge des individus et de la croissance annuelle à partir des coupes d'otolithes. J'ai également procédé à l'analyse statistiques des données de chimie de l'otolithe, à leur interprétation, et rédigé la première version du manuscrit. Tous les auteurs ont contribué au développement du projet et à la conception de ses objectifs. Dominique Robert et Pascal Sirois ont contribué à l'interprétation des résultats et ont apporté des améliorations dans la révision de l'article.

Ces travaux ont fait l'objet de plusieurs communications scientifiques : lors de la réunion annuelle du regroupement Ressources Aquatiques Québec (RAQ) à Québec (Canada) en 2018 et 2019; lors de la Canadian Conference for Fisheries Research (CCFFR) en février 2019 à Halifax (Canada), ainsi qu'en 2020 en ligne, lors du Forum québécois en sciences de la mer en novembre 2019, à Rimouski (Canada), en ligne lors du congrès Avenir Maritime en juin 2021, et finalement en ligne lors du World Fisheries Congress (WFC) qui avait lieu à Adelaïde (Australie), en septembre 2021.

Les résultats de ce chapitre ont également fait l'objet de deux vidéos de vulgarisation qui ont chacune remporté un prix. En 2021, avec le Prix de la meilleure vidéo étudiante dans le cadre du World Fisheries Congress (WFC), qui s'est tenu à Adelaïde (Australie). En 2023, avec le Prix coup de cœur du jury lors de la 30ème édition du concours de vulgarisation de la recherche de L'ACFAS, l'Association canadienne-française pour l'avancement des sciences

1.2 SPATIOTEMPORAL VARIABILITY IN OTOLITH ELEMENTAL FINGERPRINT AND THE POTENTIAL TO DETERMINE DEEPWATER REDFISH (*SEBASTES MENTELLA*) ORIGINS AND MIGRATIONS IN THE ESTUARY AND GULF OF ST. LAWRENCE, CANADA

Lola Coussau¹, Dominique Robert¹, Pascal Sirois²

¹ Institut des Sciences de la Mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, Canada

² Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, QC, Canada

1.3 ABSTRACT

Connectivity processes have major implications in defining the resiliency of fish populations to overexploitation. A preliminary estimate of population exchange rates can be done by identifying the natal origin of adult fish. In this study, otolith elemental fingerprints were used as natural markers of origins and movements of Deepwater redbfish (*Sebastes mentella*) in the Gulf of St. Lawrence (GSL). We specifically targeted the strong 2011-2013 cohorts that supported the rapid recovery of the GSL stock after its collapse in the 1990s. Elemental fingerprints were extracted from the core (proxy for larval origin) and edge (proxy for capture location) of otoliths using laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry (LA-ICP-MS). We observed an East to West gradient in the multi-elemental fingerprint of the otolith edge in the GSL, as well as evidence of temporal variations between 2016 and 2018. Cluster analysis of the core fingerprint revealed the existence of two chemically distinct natal sources of variable contribution between the Saguenay Fjord, the western GSL and the eastern GSL. This new insight on the population structure of redbfish in the GSL at an ecologically relevant scale constitutes important knowledge for the assessment and sustainable management of a key recovering resource.

Keywords: Population connectivity, natal origins, otolith chemistry, LA-ICP-MS, *Sebastes mentella*

1.4 INTRODUCTION

Connectivity processes, consisting of passive and active demographic exchanges among groups of individuals, have major implications for defining the structure, dynamics, and resiliency of fish population to increasing anthropogenic stressors (Cowen and Sponaugle, 2009; Thorrold et al., 2001). A first assessment of the level of connectivity of populations consists in determining the natal origin of adult individuals, a characteristic that remains unelucidated for most species (Cowen et al., 2007). Recent advances in tagging and tracking technologies have allowed the reconstruction of fine-scale fish migratory behaviour (Block et al., 2005; Cooke et al., 2013). Despite continuous efforts towards increased autonomy and miniaturization of the tags, their use is still limited to relatively large species or older life stages and can only yield data for relatively short periods of time (Secor, 2015). Moreover, unless the tagging experiment is performed *in situ* (Sigurdsson et al., 2006), the capture and ascent to the surface remain critical for the survival of some deep-sea species that experience barotrauma (Jarvis and Lowe, 2008). As a result, connectivity processes in deep-sea species remain poorly documented despite a generally high vulnerability to overexploitation (Norse et al., 2012).

Through their continuous growth over the life of the fish, otoliths offer the potential to serve as natural life cycle tracers and constitute a powerful alternative to artificial tags (Campana, 1999). This potential is based on the natural property of otoliths to incorporate chemical elements into the growing calcified structure in proportion to their concentration in the environment (Campana and Neilson, 1985). The metabolically inert nature of otoliths further ensures the preservation of the elemental fingerprint over time (Campana, 1999). Although physiological processes, dietary effects, and/or genetic factors may induce individual variability in elemental incorporation (Clarke et al., 2011; Izzo et al., 2018; Sturrock et al., 2015), it is generally considered that the resulting otolith elemental fingerprint provides a reliable life-time chemical chronology of the environmental conditions experienced by a given individual. Owing to these properties, otoliths have been increasingly used over the past three decades to assess fish migration history, stock structure and

population connectivity (Campana, 1999; Elsdon et al., 2008; Kerr & Campana, 2014; Sturrock et al., 2012). Appropriate use of the otolith as natural tag in connectivity studies however relies on a thorough assessment of the spatial and temporal variability of the elemental fingerprint and how it is linked with variability in environmental conditions (Elsdon et al., 2008). A temporal change in environmental condition around a stationary fish can be a confounding factor in determining migration patterns that must be detected beforehand (Gillanders, 2002b).

The Deepwater redbfish *Sebastes mentella* is a slow-growing and long-lived species (Nedreaas, 1990) historically exploited in the Gulf of St. Lawrence (GSL) along with its congener *Sebastes fasciatus* (Senay et al., 2021). After three decades of low productivity and a moratorium on the fishery since 1995, an unprecedented recruitment event consisting of three consecutive strong year classes (2011, 2012 and 2013) of *S. mentella* resulted in a rapid increase in biomass (Senay et al., 2021). The forthcoming re-opening of the fishery emphasizes the need for better knowledge of the structure and connectivity of the *S. mentella* population in the GSL. The complexity of the genetic structure of redbfish populations from the Northwest Atlantic Ocean generated much research interest during the past decade (Benestan et al., 2020; Cadrin et al., 2010; Saha et al., 2017; Valentin et al., 2014). The combined use of genetics and geometric morphometrics identified the Gulf of St. Lawrence-Laurentian channel (GSL-LCH) area as a single biological population (Valentin et al., 2014). The recent use of higher resolution genomic markers on *S. mentella* revealed the structure of the GSL population, where a unique ecotype was identified (Benestan et al., 2020). Beyond the regional information on population structure, genomics however does not provide detailed information on connectivity processes within the population at an ecologically relevant time scale (Thorrold et al., 2002).

The potential for using otolith elemental fingerprints to characterize redbfish movement was suggested by Campana et al. (2007), who found evidence of seasonal migrations of *S. mentella* within and outside of the GSL. That study relied on the whole otolith dissolution approach, that provides a fingerprint integrated over the fish's entire life

(Elsdon et al., 2008). In order to gain insight on smaller scale redfish life history, the present study was based on laser ablation, an approach differing from otolith dissolution by targeting specific portions of the otolith corresponding to specific life stages. Relying on laser ablation, the aim of the present study was to determine natal sources and estimate connectivity patterns in redfish population from the GSL, largely dominated by the 2011, 2012 and 2013 strong cohorts. First, otolith edge chemistry was used to portray the spatial variation in elemental concentrations in the GSL system and the relation with environmental parameters. The contrast of edge concentration between two sampling years allowed testing the premise of temporal stability of the fingerprint and for possible ontogenic effect. Second, the otolith core fingerprint was analysed through unsupervised Random Forest clustering approach to determine the number of potential origins in *S. mentella* population of the GSL and their respective contribution to post-settled habitats.

1.5 MATERIALS AND METHODS

1.5.1 Study area

The Gulf of St. Lawrence is a semi-enclosed sea connecting the Great Lakes basin, the St. Lawrence River and its estuary to the Atlantic Ocean through the Cabot and Belle Isle straits. The GSL is characterized by multiple bathymetric features, including shelves and deep channels. The Laurentian Channel is the deepest channel of the system (maximum depth of 535 m), extending over 1250 km from the estuary to the continental shelf. Two secondary deep channels branch off from the Laurentian Channel: The Esquiman Channel (maximum depth 335 m) extending towards the Strait of Belle Isle, and the Anticosti Channel (maximum depth 285 m), located North of Anticosti Island. By contrast, the southern part of the GSL consist of a broad and shallow plateau of 80 meters deep on average (Koutitonsky and Bugden, 1991) For the purpose of this study, the GSL redfish habitat (waters deeper than 200 m) was divided in three sectors identified by Galbraith et al. (2020) based on physico-

chemical characteristics of water masses: The Western Gulf covering the lower estuary up to the mouth of the Saguenay Fjord, the Central Gulf encompassing the deepest part of the Laurentian channel, and the North East Gulf covering the Esquiman and Anticosti channels (**Figure 1.1**). Characterized by an East-West salinity gradient, the waters of the St. Lawrence estuary and gulf exhibit a marked elemental gradient favorable for otolith chemistry studies (Cossa and Poulet, 1978; Morissette and Sirois, 2021). The Saguenay Fjord, a 105 km long and 276 m deep multi-silled glacial valley located at the head of the lower St. Lawrence estuary (Schafer et al., 1990) was also considered in this study as the upstream extreme of the redbfish distribution in the system. Current information from genomics, morphometry and natural markers suggests that redbfish inhabiting the Saguenay Fjord represent a sink population from the GSL-LCH that is isolated from the GSL individuals (Campana et al., 2007; Sévigny et al., 2009; Sirois et al., 2009; Valentin et al., 2014).

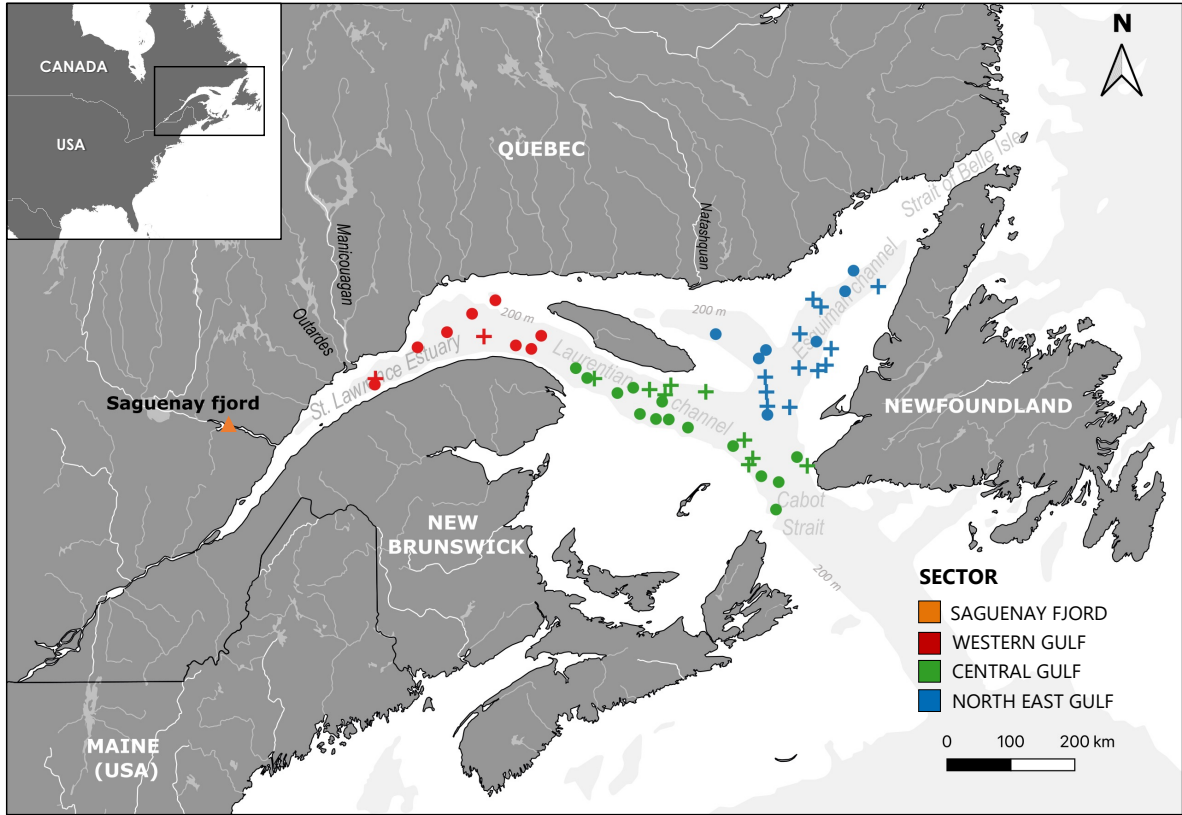


Figure 1.1: Sampling locations for redfish juveniles collected in 2016 (+) and 2018 (●) in the Gulf of St. Lawrence and in the Saguenay Fjord (▲).

1.5.2 Sample collection

The study specifically targeted juvenile *S. mentella* from the unprecedented recruitment event in the early 2010's with collection in the GSL in 2016 and 2018 summers, between July and August (**Table 1.1**). This was done during the annual multidisciplinary scientific bottom-trawl survey conducted by Fisheries and Ocean Canada (DFO). This annual survey was carried out in the Estuary and northern Gulf of St. Lawrence aboard the vessel CCGS *Teleost* equipped with a Campelen 1800 trawl. Oceanographic data (depth, dissolved oxygen, salinity and temperature) were collected at all fishing stations using a CTD equipped with a dissolved oxygen sensor and deployed on the trawl. Redfish from the Saguenay Fjord were

collected by handline from the local ice-fishing activities a few months later during the same fishing season, in January 2019. According to the von Bertalanffy size-at-age model established for redbfish in the GSL (Senay et al., 2021), individuals were specifically targeted between 17-20 cm fork length (FL) for 2016 sampling and 21-24 FL cm for both 2018 summer sampling in the GSL and winter sampling in the Saguenay Fjord. To obtain samples from the cohort of interest, the same size range was targeted for January sampling in the Saguenay Fjord as individuals are known to exhibit lower growth rate than GSL individuals (Campana et al., 2016). Genetic analysis estimated that 91% of redbfish from the targeted strong cohorts belonged to *S. mentella* (Senay et al., 2021). The remaining *S. fasciatus* in the samples were further discriminated through anal fin ray counts (Gascon, 2003) which make us confident that only *S. mentella* was considered in the present study.

Table 1.1: Number of individuals per sector, sampling year, and per ablation site. Total per categories are indicated in bold.

Ablation	Sampling year	Sampling sector				Total
		WESTERN GULF	CENTRAL GULF	NORTH EAST GULF	SAGUENAY	
Edge	2016	22	65	72	0	159
	2018	39	100	58	0	197
	2019	0	0	0	11	11
		61	165	130	11	367
Core	2016	20	64	70	0	154
	2018	39	97	56	0	192
	2019	0	0	0	11	11
		59	161	126	11	357

1.5.3 Otolith preparation

Sagittal otoliths were extracted, cleaned of organic tissues, triple-rinsed in ultrapure water and stored in polyethylene vials before being dried under a laminar flow fume hood for 24 hours. All manipulation tools and storage contents were previously decontaminated for 24h in 10% nitric acid (HNO₃), rinsed with ultrapure water and dried under a laminar flow fume hood. The right sagittal otolith was embedded in epoxy resin (in a 4:1 ratio of Miapoxy 100 and Miapoxy 95, Freeman, OH, USA) and transversely sectioned (600 µm thick section on average) through the core of the otolith with a slow-speed diamond-bladed saw (IsoMet saw; Buehler, IL, USA) using ultrapure water as coolant and lubricant. Transverse sections were polished with 3 grades of aluminum oxide polishing (1200-µm grade, 3MTM), and lapping films (1- and 5-µm grade, 3MTM), and lubricated with ultrapure water. Polished sections were mounted on petrographic slides with thermoplastic glue (CrystalbondTM 509; AremcoTM products, NY, USA), after which they were sonicated in ultrapure water for 5 min, triple-rinsed and dried under a laminar flow fume hood for 24 h.

1.5.4 Trace element analysis

Otolith samples were analysed in random order. Two ablation transects per otolith (60 seconds duration each) were performed through the core to obtain the natal elemental fingerprint, and through the outermost 35 µm of the otolith ventral edge (corresponding to ca. the last weeks of life) to get the elemental fingerprint at the capture location. Otolith trace elemental concentrations were determined in LabMaTer (University of Quebec at Chicoutimi) using laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry [LA-ICP-MS; Resolution M-50 Excimer (193nm) Arf laser (Australian Scientific Instruments)] equipped with a double volume cell S-155 (Laurin Technican) and coupled with an Agilent 7900x qICP-MS. Laser spot energy density was set to 4 J·cm⁻² with 30 Hz frequency, 33 µm beam diameter, and 5 µm·s⁻¹ ablation rate. The ablated material was carried into the ICP-MS

by an Argon–Helium gas mix at a rate of 0.8⁻¹ L min⁻¹ for Argon and 350 mL min⁻¹ for Helium, and 2 mL min⁻¹ for Nitrogen also added to the mixture. A 20s gas blank acquisition preceded each transect, for a total acquisition time of 180 s per otolith. Four reference materials (SRM-610 and SRM-612 obtained from NIST, MD, USA; GSE-1, GP4-A and MACS-3 obtained from USGS, CO, USA, see Lazartigues et al., 2014 for precision on the reference materials) were analyzed at the beginning and the end of each LA-ICP-MS session, and after processing 6 otoliths (roughly every 30 min). A total of 38 elements and isotopes were measured: ⁷Li ¹¹B, ²³Na, ²⁴Mg, ²⁵Mg, ²⁷Al, ²⁹Si, ³¹P, ³⁴S, ³⁹K, ⁴²Ca, ⁴³Ca, ⁴⁴Ca, ⁵⁵Mn, ⁵⁶Fe, ⁵⁷Fe, ⁵⁹Co, ⁶⁰Ni, ⁶¹Ni, ⁶³Cu, ⁶⁴Zn, ⁶⁵Cu, ⁶⁶Zn, ⁶⁹Ga, ⁸⁵Rb, ⁸⁶Sr, ⁸⁷Sr, ⁸⁸Sr, ¹¹¹Cd, ¹¹⁴Cd, ¹¹⁸Sn, ¹¹⁹Sn, ¹²⁰Sn, ¹³⁶Ba, ¹³⁷Ba, ¹³⁸Ba, ²⁰²Hg, and ²⁰⁸Pb. Data reduction was carried out using the Iolite package for Igor Pro software from Wavemetrics Incorporated (Paton et al., 2011). In the procedure, calcium (⁴⁴Ca) was used as an internal standard and assumed to compose 38.02% of the otolith mass (Campana, 1999) and calibration was performed using NIST SRM-610 reference material (Chen et al., 2011). Only samples considered stable in their calcium concentration were retained for further analysis, ⁴³Ca profiles were checked for the presence of irregularities in the otolith matrix. Trace elemental concentrations were expressed as parts per million (ppm). The high stability of the calcium concentration in otoliths and the absence of direct comparison with water concentration did not justify the calculation of element:Ca ratios.

1.5.5 Age estimation

Following LA-ICP-MS analysis, age estimations were done on the same otolith transverse section photographed under transmitted light using a Leica® M125C stereomicroscope coupled with the Leica MC 170 HD-A microscope camera. Age validation and longevity has been previously verified in the genus *Sebastes* (Campana et al., 1990 for *Sebastes mentella* from the Scotian Shelf, Leaman & Nagtegaal, 1987 for *Sebastes flavidus* from Canadian West coast, Mayo et al., 1981 for *Sebastes marinus* from the Gulf of Maine-

Georges Bank region). Annual increments were defined as the succession of a translucent and an opaque growth zone. Marks were placed on the border of the opaque zone and the increment widths were measured from otolith core to the edge of the otolith on the ventral axis (**Figure 1.2**) using the ImageJ 1.52a software (<http://imagej.nih.gov/>), and the ObjectJ plugin 1.04x (<https://sils.fnwi.uva.nl/bcb/objectj/examples/TreeRings/TreeRings-9.htm>). Two independent readings were performed, the second after image sharpening applying the unsharp mask filter implemented in Adobe Photoshop CS2 (<http://www.adobe.com/products/photoshop.html>). The test of symmetry ($p = 0.8628$) indicated that there were no systematic differences in age determination between the two readings, the age assigned from the filtered photo was selected for further analysis.

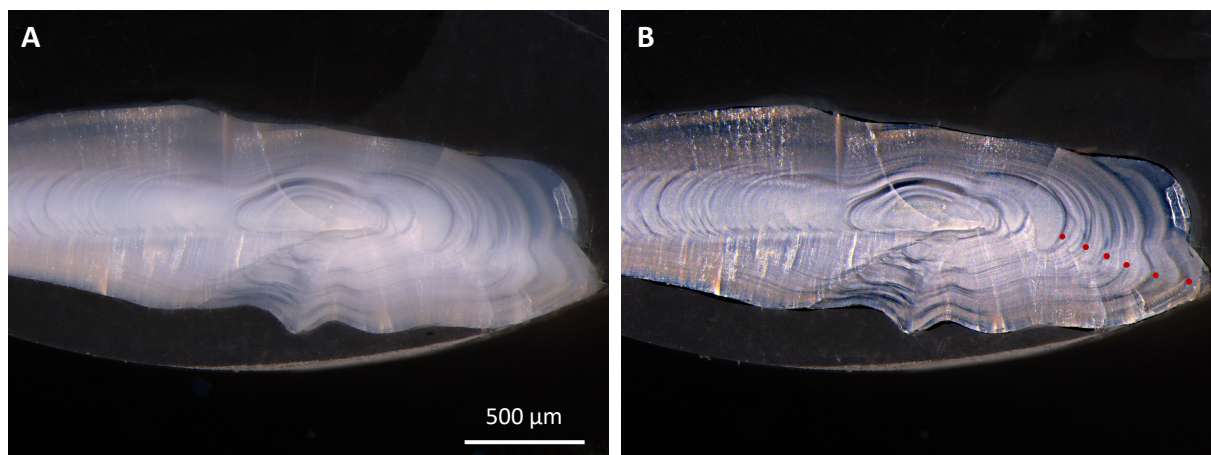


Figure 1.2: Photographs of *S. mentella* otoliths section (A) without filter and (B) with unsharp mask filter implemented in Adobe Photoshop and age 6 reading marks.

1.5.6 Data analyses

Several chemical elements and isotopes were excluded before statistical analysis as they yielded values below the limit of detection (LOD; calculated as three times the standard deviation of the gas blank divided by the sensitivity of the instrument signal) associated with LA-ICP-MS technique, suspicion of interferences and contamination. Five elements, Li, Na,

Mn, Sr, and Ba were ultimately retained, with Mn only detected in otolith core. These five elements were also considered informative in an earlier study tracking redfish movement in the GSL (Campana et al., 2007). All statistical analyses were performed on $\ln(x + 1)$ transformed data to meet the assumptions of normality and homoscedasticity of residuals. Multivariate outliers for otolith core and edge analysis respectively were excluded once identified by Mahalanobis Distance tests.

1.5.6.1 *Spatial and temporal variations in otolith fingerprint*

The effect of age on otolith edge elemental concentrations was tested with analysis of variance (ANOVA) followed by Tukey's HSD tests. Linear regressions were performed to test the relation between the elemental concentrations from otolith edge (corresponding to the capture location) and the environmental parameters measured at the time and location of the fish sampling. Regressions were carried out using the 53 stations sampled across all sectors during the two years, based on mean elemental concentrations measured among individuals captured at each station (2-12 individuals per station). Spatial (among-sector) and temporal (between-year) variability in environmental parameters in the GSL was tested with ANOVA. Then, pairwise comparisons were conducted by Tukey's HSD tests. Spatial, temporal, and between cohort variation in otolith edge fingerprint as well as the interaction factors were tested with MANOVA for multi-elemental fingerprint and ANOVA for single element analysis. The significance of the MANOVA was tested with the Pillai trace statistic as it is the most robust to deviations from multivariate normality (Quinn & Keough, 2002). ANOVA for single element were followed up by a Tukey's HSD multiple comparison test to determine which sector, year, or combination of the two, in a case of a significant interaction, differed. Stepwise quadratic discriminant function analysis (QDFA) based on Li, Na, Sr, and Ba concentrations in otolith edges was used to determine elements contributing the most to spatial differences in elemental fingerprint. For each of the 2016 and 2018 years of sampling, the first two canonical functions of the QDFAs were plotted against each other

to visually assess the spatial differences in the elemental fingerprint (Kerr & Campana, 2014). Classification to collection success from the QDFAs were presented separately for 2016 and 2018.

1.5.6.2 *Natal origins*

Clustering analysis was performed on the otolith core elemental fingerprint to gain insights into the number of natal sources contributing to the GSL and Saguenay Fjord juvenile samples. As a first step, one-way MANOVA was used to assess whether there was no difference in otolith core multi-elemental fingerprint between the three identified cohorts. Significant differences in otolith core fingerprint were then assumed to represent spatially distinct natal origins. Thereafter, the random forest (RF) clustering method proposed by Breiman and Cutler (2003) was applied in an unsupervised way, a technique developed by Shi and Horvath (2006). This unsupervised clustering method has proven to be powerful for natal origin investigations when knowledge of larval source location is lacking (Artetxe-Arrate et al., 2019; Gibb et al., 2017; Pan et al., 2020; Régnier et al., 2017; Wright et al., 2018a, 2018b). Unsupervised RF clustering consists in training the RF classifier to discriminate between original data and a synthetic dataset created through random sampling from the product of empirical marginal distributions of the variables (here the chemical elements) by bootstrapping of each variable separately. The RF proximity matrix defined by the frequency at which two individuals from the original dataset end up in the same terminal node of the trees is extracted and converted to a dissimilarity matrix. The dissimilarity matrix is then used as an input in partitioning around medoid (PAM) clustering (Kaufman and Rousseeuw, 1990) to group the juvenile redfish into RF-identified clusters. The appropriate number of clusters was determined using the *clValid* R package (Brock et al., 2008), allowing multiple combinations of validation measures to be tested while varying the number of clusters.

1.6 RESULTS

1.6.1 Environmental parameters and otolith edge elemental concentrations

Significant variability was observed between the three GSL sectors in salinity (ANOVA, $p < 0.0035$) dissolved oxygen (ANOVA, $p < 0.0014$) and sampling depth (ANOVA, $p < 0.0001$). Tukey's HSD test revealed that the statistically higher salinity levels coincided with the higher sampling depths (**Figure 1.3**). Dissolved oxygen concentrations were statistically higher in the Central and North East Gulf sectors compared to the West of the GSL in both years. For temperature, the standard deviation was relatively large within the North East Gulf sectors, which explains why no significant spatial difference was found. Significant between-year variability was observed in dissolved oxygen concentrations with higher levels in 2016 than in 2018 (ANOVA, $p < 0.01$). Sampling depth tended to be higher in 2018, with warmer and saltier water masses compared to 2016. Linear regressions showed significant positive relations between Sr in otolith edge and water temperature and salinity, and by extension with depth. A positive relationship was found between Ba and dissolved oxygen (**Table 1.2**).

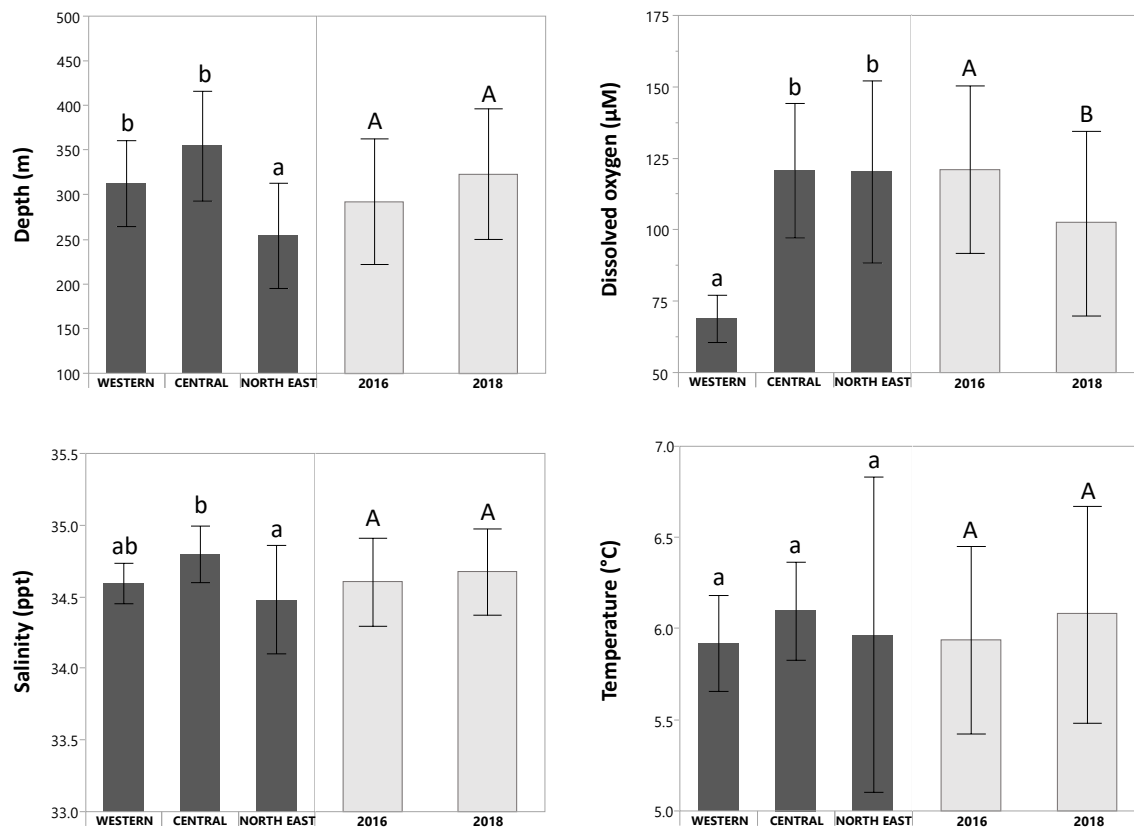


Figure 1.3: Mean and standard deviations for environmental parameters measured at the three GSL sectors for 2016 and 2018 sampling years. Capital letters represents significant between-year differences from Tukey HSD and lower-case letter significant spatial differences.

Table 1.2: Summary of linear regressions between otolith edge elemental concentrations and environmental factors. Significant relationships (p-value <0.05) are indicated in bold.

Factor	Element	Slope	df	R ²	F	<i>p</i>
Temperature	<i>Li</i>	-0.4075	50	0.0091	0.46	0.5010
	<i>Na</i>	-131.94	50	0.0423	2.21	0.1434
	<i>Sr</i>	197.10	50	0.1008	5.60	0.0218
	<i>Ba</i>	1.1047	50	0.0203	1.04	0.3134
Salinity	<i>Li</i>	-0.2908	50	0.0014	0.07	0.7955
	<i>Na</i>	-279.90	50	0.0557	2.95	0.0921
	<i>Sr</i>	470.60	50	0.1679	10.09	0.0026
	<i>Ba</i>	2.1080	50	0.0216	1.11	0.2980
Dissolved oxygen	<i>Li</i>	0.0022	50	0.0009	0.04	0.8335
	<i>Na</i>	1.6910	50	0.0229	1.17	0.2839
	<i>Sr</i>	1.4140	50	0.0171	0.87	0.3552
	<i>Ba</i>	0.0477	50	0.1251	7.15	0.0101
Depth	<i>Li</i>	-0.0021	50	0.0040	0.20	0.6554
	<i>Na</i>	-1.1170	50	0.0515	2.72	0.1055
	<i>Sr</i>	1.8920	50	0.1578	9.37	0.0035
	<i>Ba</i>	0.0011	50	0.0003	0.02	0.8988

1.6.2 Spatial and temporal variation in otolith elemental fingerprint

MANOVA suggested the existence of both spatial and temporal variation in otolith edge chemistry, with a significant interaction found between the two factors (**Table 1.3**). The multi-elemental fingerprint did not vary significantly among individuals from different cohorts. ANOVA performed on a single element revealed that the interaction term was significant for Sr and Ba. Considering the interaction effect, post-hoc Tukey's HSD test showed that between-year variation in Sr and Ba concentrations was mainly observed in the North East Gulf sector, where overall higher concentrations in Sr and lower concentrations in Ba were measured in 2018 compared to 2016. In contrast, Ba and Sr concentrations remained relatively stable over time in the Western Gulf and Central Gulf sectors (**Figure 1.4**). An increasing West to East gradient was observed in Sr concentrations in 2018, while there was a decreasing one in 2016. For Ba, a similar increasing gradient toward the East was found from the Western Gulf to the North East gulf sector for both years. ANOVA showed that only significant between-year differences were found for Li (Year: $F = 27.73$, $df = 1$, $p < .0001$), with overall higher concentrations in 2016 compared to 2018. Na concentrations in otolith edge did not statistically vary spatially or inter-annually between the three GSL sectors. Note that Saguenay was not included in the ANOVAs for spatio-temporal investigation in elemental concentrations but Sr and Li in otoliths appeared to be lower than all Gulf sectors although Na concentrations seemed higher. As MANOVA showed temporal variation in elemental fingerprint, QDFAs were performed separately for 2016 and 2018 sampling. For both years, the stepwise analysis selected 4 chemical elements for discriminating the sampling sectors. For both years the total variance was mostly explained by the first function (91.5% for 2016 and 62.8.7% for 2018; **Figure 1.5**). For 2016, Sr and Ba mainly contributed to the first canonical function and Li and Na to the second one. For 2018, Li, Na, and Sr mainly contributed to the first function and Ba to the second. In 2016, Sr and Ba appeared to be the main elements that distinguished individuals from the three GSL sectors. A decrease in Sr and an increase in Ba concentrations in redfish otoliths was observed from the Western Gulf to the North East Gulf sectors. For 2018, it was essentially

Ba responsible for the West to East sector distinction. With a 100% classification success, the Saguenay Fjord was clearly distinguished from GSL sectors based on the multi-elemental fingerprint (**Table 1.4**). The Western Gulf sector was also well separated from the others, with a QDFA classification success of 96% for 2016 and 79% for 2018. The Central and North East Gulf sectors were more difficult to distinguish from each other as shown by the overlap in the elemental fingerprints in the QDFA biplot and the weak to moderate classification successes.

Table 1.3: Results of full factorial models for a) MANOVA and b) ANOVA) examining temporal (Year), spatial (Sector), cohort effect on variation in elemental concentrations measured in otolith edge of redfish from the GSL. Significant relationships (p-value <0.05) are indicated in bold.

a) MANOVA				
Source	Pillai Trace	df	F	p-value
Year	0.24	1	26.85	<.0001
Sector	0.13	2	6.03	<.0001
Cohort	0.04	2	1.74	0.0860
Year x Sector	0.14	2	3.84	<.0001
Cohort x Year	0.04	2	1.88	0.0603
Sector x Cohort	0.35	4	0.77	0.7205
b) ANOVA				
	Source	df	F	p-value
<i>Li</i>	Year	1	27.73	<.0001
	Sector	2	0.52	0.594
	Year x Sector	2	0.28	0.757
<i>Na</i>	Year	1	0.50	0.481
	Sector	2	0.18	0.834
	Year x Sector	2	0.94	0.391
<i>Sr</i>	Year	1	6.94	0.009
	Sector	2	1.10	0.333
	Year x Sector	2	6.56	0.002
<i>Ba</i>	Year	1	41.69	<.0001
	Sector	2	30.57	<.0001
	Year x Sector	2	5.38	0.050

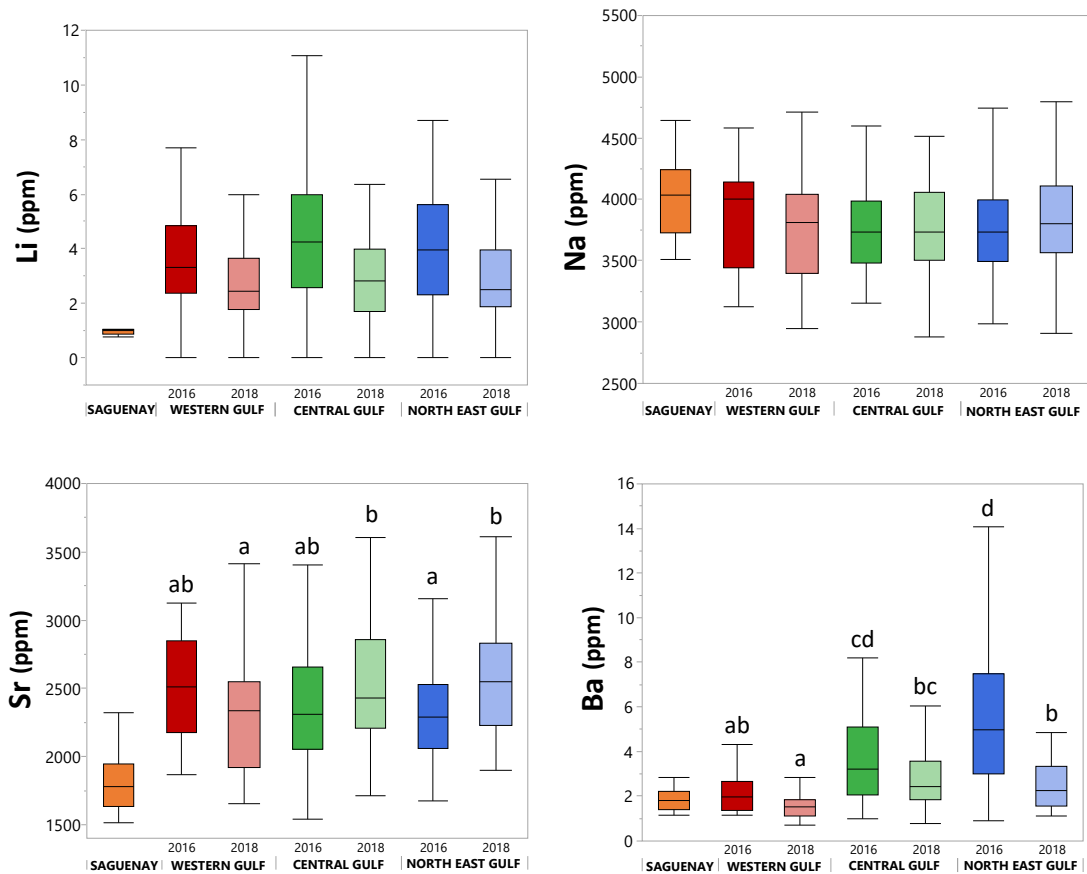


Figure 1.4: Boxplot of Li, Na, Sr and Ba concentrations (ppm) measured in otolith edge of redfish by sampling year and sector. The median is represented by the solid line inside of the box representing the interquartile range (IQR). The IQR consist of 50 % of the distribution and the whiskers extend 1.5 times the IQR from the top and bottom of the box. Letters showed significant differences from Tukey's HSD tests following the two-way ANOVA for single element examining temporal (Year), spatial (Sector), and interaction (Year x Sector) variation of elemental concentrations. The ANOVA was performed for GSL individuals exclusively, as individuals from the Saguenay Fjord were only sampled in one year.

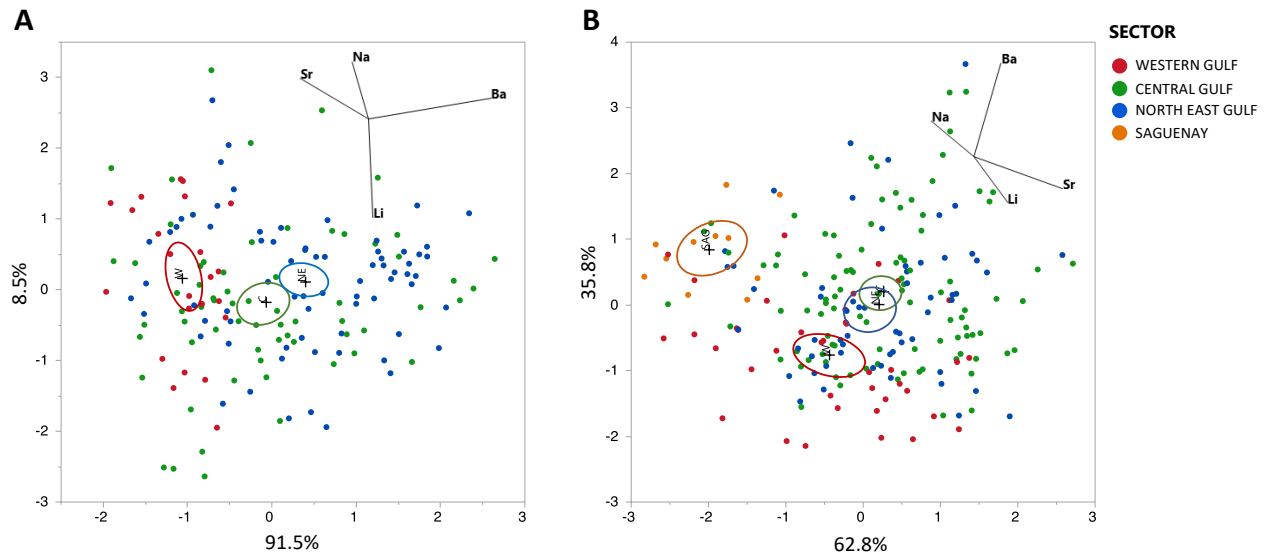


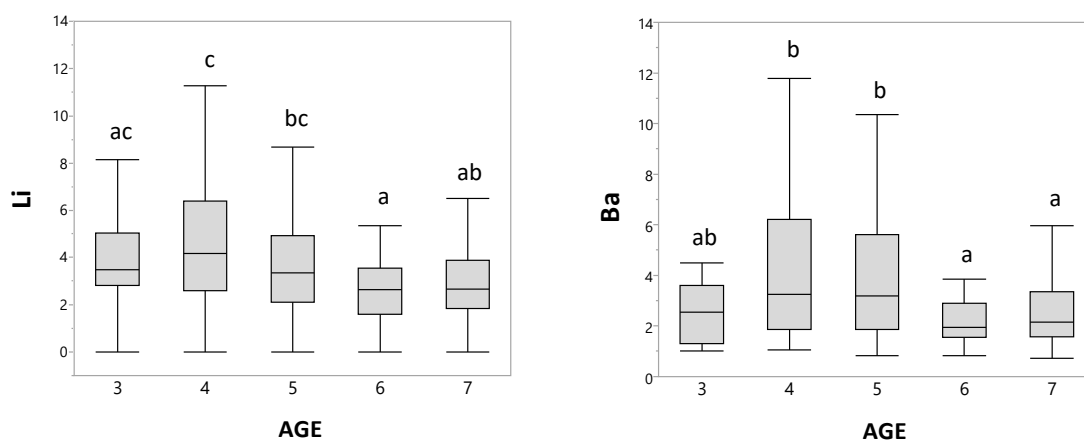
Figure 1.5: Quadratic discriminant function analysis (QDFA) based on Li, Na, Sr and Ba concentrations measured in otolith edge of redfish juveniles sampled in (A) 2016 in the GSL and in (B) 2018 in the GSL and the Saguenay Fjord. Each point represents an individual with sampling sectors identified with different colors. Crosses represent the centroids for each sector and ellipses encompasses the 95 % confidence interval of the mean of the groups.

Table 1.4: Classification results from QDFA per year of sampling based on Li, Na, Sr and Ba concentrations measured in otolith edge of redfish sampled in three sectors of the GSL and in the Saguenay Fjord. Percentage of correctly classified individuals to their collection sector are indicated in bold.

Year	Collection sector	Classification sector				Overall accuracy %
		SAGUENAY	WESTERN GULF	CENTRAL GULF	NORTH EAST GULF	
2016	WESTERN GULF		96	4	0	61
	CENTRAL GULF		31	42	27	
	NORTH EAST GULF		17	16	67	
2018	SAGUENAY	100	0	0	0	48
	WESTERN GULF	2	79	5	14	
	CENTRAL GULF	2	41	37	20	
	NORTH EAST GULF	0	43	24	33	

1.6.3 Age effect

ANOVA revealed that Ba and Li concentrations in otolith edges varied significantly with fish age (Ba, $F=9.942$, $P<0.0001$; Li, $F=7.089$, $P<0.0001$). Tukey's HSD test showed that concentrations of Li and Ba elements were lower in older individuals (**Supplementary Figure 1.1**).



Supplementary figure 1.1: Boxplot of Li and Ba concentrations (ppm) measured in otolith edge of redfish as a function of age at capture. Letters showed significant differences from Tukey's HSD tests following one-way ANOVA.

1.6.4 Natal origins

MANOVA showed no difference in core chemistry among the 2011, 2012 and 2013 cohorts (Pillai's trace statistic = 0.0414, $F = 1.48$, $df = 2$, $p = 0.1412$). RF clustering on otolith core Ba, Sr, Na, Mn, and Li concentrations, here ordered by variable of importance, identified two chemically distinct natal sources (MANOVA, Pillai's trace statistic = 0.4915, $F = 67.86$, $df = 1$, $p<0.0001$). Source 1 was characterized by lower concentration of Mn and elevated concentration of Li, Na, Sr and Ba compared to source 2 (**Figure 1.6**). Both sources were

detected in the four study sectors, although their contributions varied between eastern and western sectors (**Figure 1.7**). For each cohort, the same East-West distinction was observed in the contribution of the sources (**Supplementary Table 1.1**). Source 2 was the main contributor in the Saguenay Fjord, with low presence of source 1 at this location (80.8% against 18.2%). For the GSL sectors, the contribution of source 1 increased eastward, from the Western Gulf sector to the North East Gulf sector.

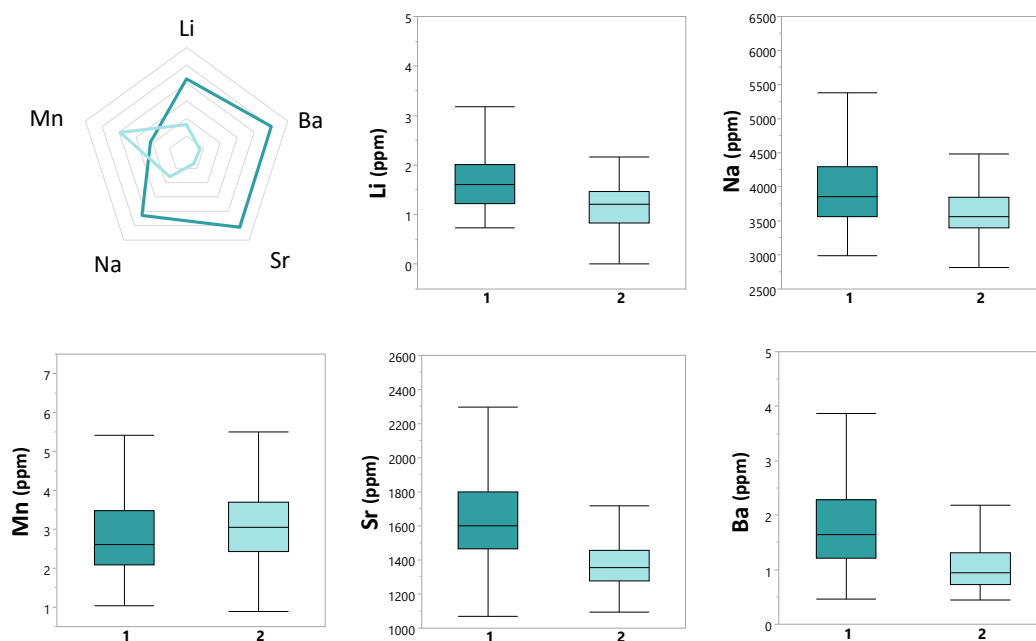


Figure 1.6: Radar plot and boxplot of source-specific otolith concentrations (ppm) in Li, Na, Mn, Sr and Ba. Natal sources are referred as source 1 and source 2. Data were standardized to address different elemental concentration units in the radar plot representation.

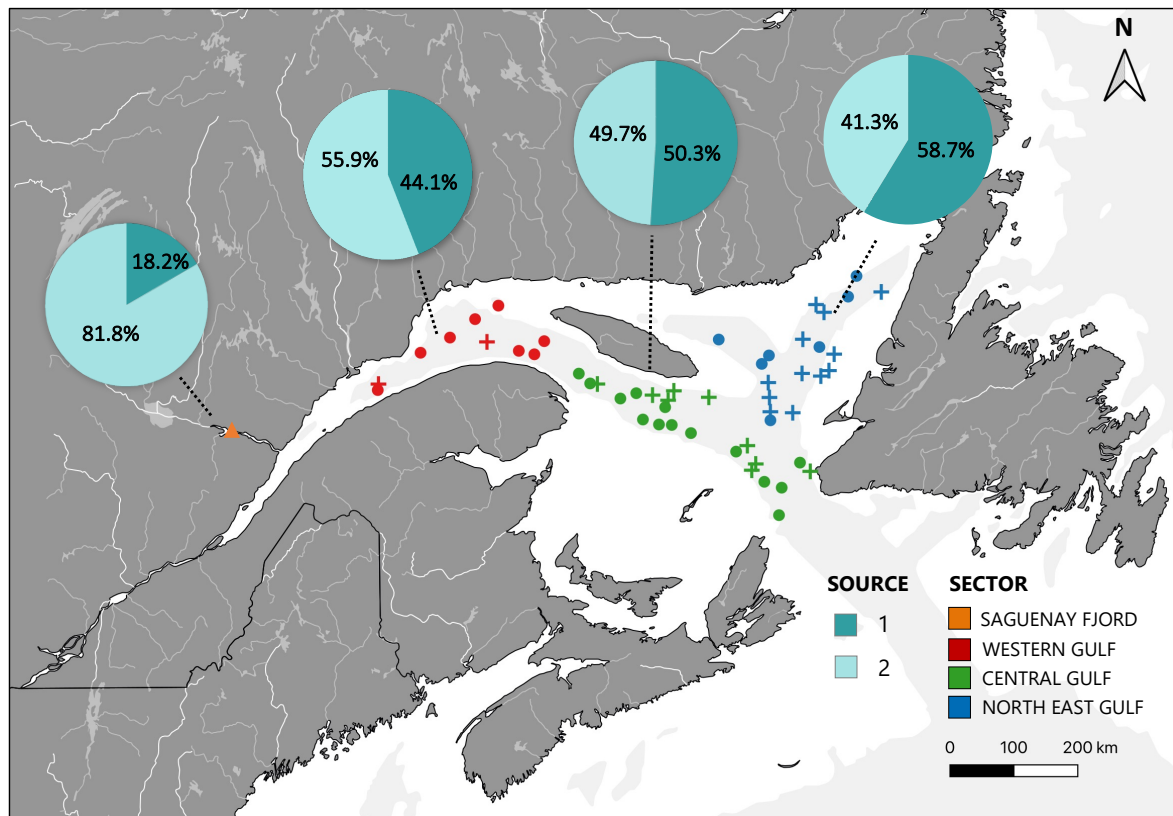


Figure 1.7: Pie charts representing the contribution per capture sector (%) of the two natal sources identified by unsupervised RF clustering analysis.

Supplementary Table 1.1: Contribution (percentage and number of individuals) per cohort and capture sector of the two natal sources identified by unsupervised RF clustering analysis.

Cohort	Sector	Source 1		Source 2	
<i>2011</i>		86	48.0%	93	52.0%
	WESTERN GULF	15	57.7%	11	42.3%
	CENTRAL GULF	40	48.8%	42	51.2%
	NORTH EAST GULF	27	40.9%	39	59.1%
	SAGUENAY	4	80.0%	1	20.0%
<i>2012</i>		66	53.2%	58	46.8%
	WESTERN GULF	12	52.2%	11	47.8%
	CENTRAL GULF	31	55.4%	25	44.6%
	NORTH EAST GULF	20	47.6%	22	52.4%
	SAGUENAY	3	100.0%		0.0%
<i>2013</i>		22	40.7%	32	59.3%
	WESTERN GULF	6	60.0%	4	40.0%
	CENTRAL GULF	9	39.1%	14	60.9%
	NORTH EAST GULF	5	27.8%	13	72.2%
	SAGUENAY	2	66.7%	1	33.3%

1.7 DISCUSSION

The potential of otoliths to be used as natural tags for assessing connectivity processes depends on the discriminating power of their chemical signature in the studied system. We estimated the spatial variability in otolith edge fingerprint in the Gulf of St. Lawrence (GSL) and examined the relation between elemental concentrations with environmental parameters. We found evidence of temporal variability in elemental concentrations more likely attributable to ontogenetic variations (i.e., age- and/or growth-related) than to a change in environmental conditions between the two years of sampling. Otolith core analysis revealed the existence of two possible natal sources contributing to *S. mentella* population from the GSL. The two sources supplied the entire distribution of post-settled juvenile redfish, but their contribution varied between the western and eastern sectors of the GSL. The presumed GSL origin of the sources is discussed in the light of the current information on Northwest Atlantic redfish population structure based on genomics.

1.7.1 Spatial variability in otolith fingerprint: discriminating power of otolith chemistry for redfish in the GSL

The ability of otolith chemistry to investigate redfish movements in the GSL was first demonstrated by Campana et al. (2007), who found evidence of seasonal migrations of *S. mentella* individuals by comparing whole-otolith fingerprints among individuals sampled in the same areas during summer and winter. In the present study, we further investigated *S. mentella* population structure and connectivity at higher spatio-temporal resolution. We relied on laser ablation ICP-MS, a technique that allows precise extraction of the elemental fingerprint from the core and the edge of the otolith. Based on our results, the scale of the spatial variability of the fingerprint was estimated at 100–400 km, corresponding to the distance for which the sectors were clearly distinguishable. Otolith edge concentrations of the four elements (Li, Na, Sr and Ba) exhibiting spatial structure were characterized by similar ranges as those reported in previous solution-based ICP-MS studies carried out in the

GSL on *S. mentella* (Campana et al., 2007) and Atlantic cod *Gadus morhua* (Campana et al., 2000). Similar otolith elemental concentrations were also found in *S. mentella* from nursery areas of East Greenland (Stransky et al., 2005a), although we found slightly higher Sr concentrations in our study (median around 1800 ppm for redfish from East Greenland versus 2200 ppm for redfish from the GSL). The clear distinction of Saguenay Fjord individuals from the QDFA plot suggests different physio-chemical properties of these waters. Mainly originating from the cold intermediate layer of the St. Lawrence Estuary, the deep-water masses of the Saguenay Fjord are clearly distinguishable from those of the GSL (Xie et al., 2012). Individuals inhabiting the Saguenay Fjord were also distinguishable through whole otolith dissolution analysis, reflecting their isolation from GSL redfish for much of their life (Campana et al., 2007). It is therefore very unlikely that the chemical distinction of Saguenay Fjord redfish sampled in winter would be attributed to seasonal variation in the fingerprint. In the GSL, the spatial discrimination in otolith chemistry appeared to be driven by Ba concentrations, which increased eastward along with increasing dissolved oxygen concentrations. Furthermore, the barium gradient in the Laurentian channel likely extends outside of the GSL down to the continental slope (Campana et al., 2007). Previous research has shown that the concentration of Ba in the otolith can be directly proportional to the Ba present in the ambient water (Bath et al., 2000), originating from the suspended sediments and released by ion exchange (Coffey et al., 1997). Some studies also reported, like we observed in the present study, a possible link between Ba and dissolved oxygen concentration (Mohan et al., 2014). Together with Ba, Sr also contributed to the discriminatory power of otolith chemistry in the GSL, consistent with findings in several other systems characterized by marked environmental gradients (Elsdon and Gillanders, 2004; Reis-Santos et al., 2013; Secor and Rooker, 2000). In the present study, we found a positive relation between otolith edge concentrations of Sr and water temperature and salinity, which both exhibit steep longitudinal and depth gradients within the Estuary and Gulf of St. Lawrence (Galbraith et al., 2020). The presence of (1) marked environmental gradients in the GSL, (2) significant relationship between some elemental concentrations and environmental parameters and (3)

spatial variability in otolith Ba and Sr indicate that otolith chemistry analysis is relevant for studying connectivity processes in GSL redfish.

1.7.2 Temporal variability in otolith fingerprint: effects from intrinsic and extrinsic factors

The importance of assessing the temporal variability in elemental fingerprints relates to the risk of confounding, or masking, spatial variability. Temporal variability has previously been observed at scales ranging from interannual to seasonal (Gillanders, 2002b; Reis-Santos et al., 2012), and was attributed to either extrinsic (i.e., environmental), or intrinsic factors (i.e., physiological, genetic, ontogenetic) influencing elemental incorporation (reviewed by Hüseyin et al. (2020) and possibly interacting together (Barnes and Gillanders, 2013). In the GSL system, extrinsic factors that may account for the observed between-year variability in otolith Li, Ba, and Sr concentrations include: a change in water chemistry influenced by dilution, riverine inputs and oceanic water inflowing (Bewers et al., 1974; Yeats, 1993), and/or variation in the cold intermediate water dynamics (Blais et al., 2019; Galbraith et al., 2020). Indirect influence of environmental change on fish metabolism and incorporation of chemical elements into the calcified structure (e.g., through temperature or salinity variation, Barnes and Gillanders, 2013; Elsdon and Gillanders, 2004) could also potentially explain between-year variability. Since the last decade, the GSL has experienced changing environmental conditions attributable to the decrease in proportion of cold, fresh, and oxygen-rich Labrador Current Water (LCW) in favor to the warm and oxygen-depleted Gulf Stream water entering the Laurentian Channel through Cabot Strait (Blais et al., 2019). This circulation change was associated to a temperature increase and a parallel depletion of oxygen saturation within the bottom layer of the GSL where redfish distribute (Blais et al., 2019; Galbraith et al., 2020). The water temperature recorded during redfish sampling was on average 0.14°C warmer in 2018 compared to 2016. According to the positive relationship found between temperature and Sr concentrations, the general trend of increasing bottom temperature could have led to the statistically significant increase in otolith Sr in the North

East Gulf sector. Likewise, the downward trend in dissolved oxygen concentrations was considered a possible explanation for the between-year decrease in Ba concentrations. However, according to laboratory experiments carried out by Miller, (2009) on another *Sebastes* species, *S. melanops*, the effect of temperature on otolith incorporation of chemical elements (Ba and Mn) was only detectable with a greater than 6°C difference. We thus contend that the modest increase in temperature of less than 1°C in the deep channels of the GSL between 2016 and 2018 would have resulted in a limited effect compared to possible physiological or ontogenetic factors.

In addition to the effect of extrinsic factors, genetic factors, metabolic processes, growth rate, reproduction, feeding behavior and/or diet, are intrinsic determinants that have been shown to influence element incorporation rates (Hüssy et al., 2020; Miller and Hurst, 2020), potentially confounding fish movement and habitat use reconstruction (Izzo et al., 2018). By targeting and following cohorts over two years, our sampling design was focussed on potential ontogenetic (age- and/or growth-related) influence on the observed variation in Li, Sr and Ba concentrations. Lithium in otolith edge showed no significant relationship with any of the environmental parameters, but concentrations were statistically lower in older redfish. We therefore hypothesise that the temporal variation in otolith Li concentrations were more likely related to age and/or growth change on elemental incorporation rather than change in environmental conditions (Thomas et al., 2017). Causes of variation in otolith Sr and Ba concentrations are by far the most widely investigated, with numerous studies pointing to a strong influence of physiological factors on Sr (Brown and Severin, 2009; de Pontual et al., 2003; Grammer et al., 2017), with possible effects of sex, maturity, and reproductive condition (Sturrock et al., 2014). In strong 2011–2013 year classes of GSL *Sebastes mentella*, L_{50} was estimated at 18.1 cm for males and 19.2 cm for females (DFO, 2022), which implies that most of the larger and older individuals sampled in 2018 were mature. This change in sexual maturity status should therefore be considered as a probable cause for the difference in incorporation of Sr detected in the fingerprint between the smaller and younger redfish captured in 2016, and the older and larger individuals captured in 2018.

Another plausible age-related hypothesis explaining Sr variation patterns is the ontogenic change in redfish distribution towards deeper water (Atkinson, 1984; Gascon, 2003; Senay et al., 2021). The higher Sr concentrations measured in 2018, which would suggest exposure to warmer and saltier water, coincided with a deeper mean distribution of redfish (as estimated by capture depth) in 2018 relative to 2016 (261.42 m in 2018 compared to 249.58 m in 2016). Other groundfish species like the roundnose grenadier or the polar cod are known to exhibit ontogenetic vertical migrations that are reflected in the otolith elemental fingerprint (Bouchard et al., 2015; Régnier et al., 2017). We thus argue that even though local changes in environmental conditions between 2016 and 2018 cannot be discarded as a potential cause of the between-year variability in otolith fingerprint, we contend that the most likely drivers are the change in maturity status and the ontogenic migration towards deeper habitats, although the relative importance of these two factors remains unknown.

1.7.3 Natal origins

Connectivity and natal origin investigations generally rely on assigning juveniles of unknown origin to a chemical baseline established from the larval fingerprint of individuals collected from known spawning/nursery grounds (Gillanders, 2002a; Thresher, 1999). Since chemical tags are very unlikely to remain stable over years, it is recommended that assignments should be cohort specific (Gillanders, 2002b; Elsdon et al., 2008), making it even more challenging to estimate connectivity processes in slow-growing and long-lived species like redfish. The unsupervised random forest clustering technique represents an alternative approach suitable for studying connectivity in slow-growing fish species in the absence of chemical baseline (Régnier et al., 2017). In the present study, we relied on this clustering analysis of the otolith core fingerprint to characterize the natal sources contributing to the redfish population from the GSL. The significant spatial variability found in otolith edge fingerprint confirmed that the environmental heterogeneity in the GSL system should also be reflected in the otolith core fingerprint. Distinct core fingerprints were then assumed

to depict differences in physio-chemical properties of geographically distinct natal sources from which redfish larvae originated. Two natal sources were identified for redfish in the GSL. The possibility that additional sources with overlapping fingerprint may also have contributed however cannot be excluded.

Both sources were present at every sampling sector although they were found in different proportions, yielding information on connectivity between larval and juvenile habitats. The almost exclusive contribution of source 2 to the Saguenay Fjord suggests that individuals inhabiting the Fjord originate from a constrained area. We however reject the hypothesis that the Saguenay Fjord constitutes a source because recently extruded larvae have been shown to not survive longer than few days in the brackish and warm surface waters of the Fjord (Sirois et al., 2009). The Saguenay Fjord is rather considered a sink for marine fish populations of the GSL, including the redfish. Based on the detailed genomic structure of *Sebastes* spp. stocks from the Northwest Atlantic (Benestan et al., 2020), the two identified sources most likely originate from the GSL rather than outside of the system. These authors demonstrated that *S. mentella* individuals from the strong 2011 cohort sampled in the GSL correspond to a single ecotype referred as the GSL ecotype, which highlights the partially isolated nature of the species in the GSL region. When looking at the elemental concentrations characterizing each source, the higher concentrations of Ba and Sr in otolith cores from source 1 individuals were typical of the relatively warmer, saltier, and less hypoxic waters from eastern GSL. In contrast, source 2, which mainly contributed to the western sectors, was characterised by lower Sr and Ba concentrations, typical of the less saline and more hypoxic waters from the St. Lawrence Estuary. We thus hypothesize that source 1 is located in the Eastern part of the GSL, and source 2 in the Western part. Knowledge available on larval redfish distribution and abundance comes from ichthyoplankton surveys carried out in the 1990s (Sévigny et al., 2000; de Lafontaine, 1990). *S. mentella* larvae were most abundant in the central portion of the Laurentian channel and southeast of Anticosti Island, which would correspond to the hypothesized source 1 located in the Eastern GSL. Recently extruded larvae were also found in waters west of Anticosti Island (Sévigny et al., 2000), an area that could correspond to the location of source 2. The

respective dominance of source 1 (of hypothesized Eastern GSL origin) and source 2 (of hypothesized Western GSL origin) in the Eastern and Western sectors of the GSL suggests that redfish juveniles have settled in areas relatively close from where they originated. Evidence of limited larval dispersal has previously been reported in other redfish species along the coasts of Oregon (*Sebastes astrovirens* : Miller & Shanks, 2004) and California (*Sebastes melanops* : Standish et al., 2011). A synoptic ichthyoplankton survey covering all deep channels of the GSL and targeting the *S. mentella* larval extrusion period would help further refining our knowledge of natal source locations.

1.8 CONCLUSION

The present study revealed (1) a significant relationship between otolith elemental concentration and environmental parameters (temperature, dissolved oxygen, salinity and depth); and (2) spatial variability in elemental concentrations in the GSL system, which supports the relevance of otolith chemistry analysis for estimating connectivity processes in GSL *S. mentella*. The identification of an ontogenic shift in otolith elemental concentrations however requires further investigation to disentangle the respective importance of the changing depth habitat with age, and potential habitat-independent age- and/or maturity-related variability in elemental uptake. The potential of using variation in certain chemical elements as an indicator of the onset of maturity should thus be further explored. Our results demonstrated the interest of using unsupervised random forest clustering analysis to estimate connectivity processes in slow-growing and long-lived species that are constrained by temporal variability in the fingerprint. The combination of our otolith chemistry derived results and those based on genomics (Benestan et al., 2020) further improved our understanding of redfish population structure by suggesting that redfish captured in the GSL systematically originate from that region. This emphasizes the advantage of developing holistic approaches integrating multiple natural markers for a robust assessment of stock or population structure (Begg & Waldman, 1999). A logical next step to the present study will

be to confirm our hypothesis of limited dispersal of redbfish by analysing the entire otolith profile and characterize movements of individuals at finer temporal resolution throughout the early ontogeny.

1.9 ACKNOWLEDGEMENTS

This project was co-funded by Fisheries and Oceans Canada (DFO) and Ressources Aquatiques Québec (RAQ) as part of the partnership program “Return of Groundfish in the Estuary and Northern Gulf of St. Lawrence” under the leadership of C. Audet from Université du Québec à Rimouski (UQAR). The authors acknowledge all participants in redbfish sampling and otolith collection. We want to thank D. Savard and A. Lavoie from LabMaTer, Université du Québec à Chicoutimi (UQAC) for their assistance during the LA-ICP-MS analysis. We are grateful to S. Gagné (UQAC) for help in age reading, A.-L. Fortin (UQAC) for technical assistance, and I. Allie (UQAC) for help in otolith sample preparation. We also want to thank C. Senay and two anonymous reviewers for their helpful suggestions on earlier drafts of the manuscript. D.R. received support from the Canada Research Chairs program.

CHAPITRE 2 : ÉTUDE DES CONTINGENTS MIGRATOIRES ET DE LA CONNECTIVITÉ DANS LA POPULATION DE SÉBASTE ATLANTIQUE (*SEBASTES MENTELLA*) DU GOLFE DU SAINT-LAURENT

2.1 RÉSUMÉ

Après trois décennies de faible abondance, la biomasse du sébaste Atlantique (*Sebastes mentella*) a atteint des niveaux sans précédent dans le golfe du Saint-Laurent (GSL), à la suite de l'émergence de trois fortes classes d'âge consécutives en 2011–2013. Avec son remarquable rétablissement, le sébaste est sur le point de devenir l'une des ressources halieutiques les plus importantes du GSL. Par conséquent, une compréhension approfondie de la connectivité et de la diversité des patrons de mouvements est essentielle pour estimer l'échelle spatiale de la structure de la population de sébaste du GSL, et fournir des informations importantes pour l'élaboration de stratégies de gestion de l'espèce. Dans cette étude, la spectrométrie de masse à plasma inductif couplé à l'ablation laser (LA-ICP-MS) est utilisée pour extraire les profils d'éléments traces du cœur à la marge de l'otolithe, permettant de reconstruire l'histoire de vie et l'utilisation de l'habitat du sébaste dans le GSL. Une analyse de groupement de séries temporelles a été utilisée pour grouper les individus présentant des profils élémentaires similaires en strontium (Sr) et baryum (Ba) du cœur à la marge de l'otolithe. Les groupes d'individus identifiés ont été interprétés comme présentant des patrons de déplacement similaires et/ou ayant rencontré des conditions environnementales similaires tout au long de leur vie. La présence exclusive de certains groupes de profils d'otolithes dans les secteurs du fjord du Saguenay et de la portion est du GSL fournit des indices plausibles de l'existence de contingents migratoires au sein de la population. De plus, la contribution des deux sources natales identifiés par l'analyse des cœurs d'otolithes aux différents groupes de profils ainsi qu'aux différents sites de capture des sébastes supporte l'hypothèse selon laquelle les processus de connectivité sont dominants

au stade larvaire. Les juvéniles seraient quant à eux probablement moins mobiles. Les résultats de cette étude révèlent de nouvelles connaissances sur les déplacements du sébaste au cours de leur vie et fournissent des informations importantes pour une gestion optimale de l'espèce.

Mots-clés : Chimie de l'otolithe, profil cœur marge, groupement de série temporelle, algorithme de déformation temporelle dynamique, comportement migratoire.

Cet article intitulé « *Investigating migratory contingents and connectivity in the deepwater redfish (sebastes mentella) population of the Gulf of St. Lawrence* » est prêt pour une soumission dans la revue Fisheries oceanography. Cet article a été rédigé en collaboration avec les professeurs Dominique Robert, Olivier Morissette et Pascal Sirois. En tant que premier auteur, j'ai contribué à la préparation des coupes d'otolithes ainsi que l'analyse des échantillons au LA-ICP-MS. J'ai également réalisé les analyses statistiques, l'interprétation des résultats, et rédigé la première version du manuscrit. Tous les auteurs ont contribué au développement du projet et à la conception de ses objectifs. Olivier Morissette, Dominique Robert et Pascal Sirois ont contribué à l'interprétation des résultats et ont participé au processus de révision du manuscrit.

2.2 INVESTIGATING MIGRATORY CONTINGENTS AND CONNECTIVITY IN THE DEEPWATER REDFISH (*SEBASTES MENTELLA*) POPULATION OF THE GULF OF ST. LAWRENCE

Lola Coussau¹, Olivier Morissette², Dominique Robert¹, Pascal Sirois²

¹ Institut des Sciences de la Mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, Canada

² Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, QC, Canada

2.3 ABSTRACT

After three decades of low abundance, the Deepwater redfish (*Sebastes mentella*) biomass has reached unprecedented levels in the Gulf of St. Lawrence, following the emergence of three consecutive strong year classes in 2011–2013. With its remarkable recovery, redfish is poised to become one of the most important fisheries resources in the GSL. Therefore, a better understanding of connectivity and the diversity of fish movement patterns in the GSL redfish population is key information for estimating the spatial scale of the population structure and provide valuable data for developing management strategies for the species. In this study, laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry (LA-ICP-MS) was used to extract otolith core to edge trace element profiles, allowing the reconstruction of individual life histories and redfish habitat use. Time series clustering analysis was used to group individuals with similar otolith core to edge Sr and Ba profiles. The identified clusters were interpreted as groups of fish with similar movement patterns and/or having experienced similar environmental conditions during their lifetime. The exclusive occurrence of some otolith profile clusters in the Saguenay Fjord and Eastern Gulf sectors provides reasonable evidence of the existence of contingents in the population. Furthermore, the contribution of the two natal sources identified by otolith core analysis to the different profile groups and capture locations supports the hypothesis that connectivity processes are dominant at the larval stage. Juveniles, on the other hand, are likely to be less mobile. The results of this study provide new insights into the movements of redfish during their lifetime and provide important information for optimal management of the species.

Keywords: Otolith chemistry, core to edge profile, time series clustering, dynamic time warping, migratory behavior.

2.4 INTRODUCTION

Migrations in fishes serve diverse ecological functions, including access to preferred breeding sites, optimization of foraging opportunities, and avoidance of adverse conditions (Nathan et al., 2008; Secor, 2015). An individual's propensity to engage in migratory behavior results from a balance between the costs and benefits of movement, which are influenced by internal (e.g., energetic status, navigational ability, maturity) and external (e.g., physicochemical factors, prey availability, predators) factors (Secor, 2015). Migration behavior takes many forms over time and space, from transoceanic to diurnal vertical movements and seasonal migrations (Leggett, 1977; Godin, 1997; Lucas & Baras, 2001). Migrations can also vary at the population level and differ among individuals within the same population (Secor, 2015). The coexistence of different migratory behaviors, also known as migratory contingents (Secor, 1999) within a given population, is described as partial migration, a phenomenon observed in a wide range of taxa (reviewed in Chapman et al., 2012; Dodson et al., 2013).

Identifying contingents within a population and assessing the impact of diversity in migratory behavior on stock dynamics is critical for effective management (Secor, 1999). This knowledge is also essential from the perspective of marine resources conservation since the propensity of individuals to migrate and the amplitude of migration drive population-level responses, such as population resilience to environmental change and stability (e.g., through the portfolio effect; Moore et al., 2014).

The use of natural markers such as otolith elemental fingerprint remains the most appropriate method for estimating lifetime movements of individual fish (Campana, 1999; Reis-Santos et al., 2022). This is particularly true for deep-sea species (e.g., *Sebastes* spp.) where the use of artificial tags is precluded by the fatal barotrauma suffered by individuals when brought to the surface (Jarvis and Lowe, 2008). Otoliths are metabolically inert calcified structures that incorporate some chemical elements into the growing structure in relative proportion to their environmental availability (Bath et al., 2000). Even if variation in elemental incorporation can be influenced by physiological processes, dietary effects, or

genetic factors (Kalish, 1989; Clarke et al., 2011; Izzo et al., 2018; Sturrock et al., 2015; Chung et al., 2019), the otolith elemental fingerprint is still considered to be a reliable chemical chronology that reflects the environmental conditions individuals encountered throughout their lifetime (Elsdon et al., 2008). Depending on the research question, the elemental fingerprint is extracted from specific portions of the otolith, all representing key moments in fish ontogeny (Elsdon et al., 2008; Campana, 2005). The determination of stock natal origins and spawning areas is based on the analysis of the elemental composition of the otolith core (Gillanders, 2002a; Thorrold et al., 2001; Standish et al., 2008). The elemental fingerprint of the otolith edge can be used to determine either spatial and/or temporal environmental heterogeneity in trace elemental concentrations, or to investigate the structure of fish stock, both depending on the time period represented by the otolith edge fingerprint (Elsdon et al., 2008; Tanner et al., 2012; Avigliano, 2022). Finally, otolith core to edge profile analysis aims to relate changes in elemental concentrations to potential fish movements (Elsdon et al., 2008; Morissette et al., 2016; Mercier et al., 2012).

Fish movements among different habitats can be detected from otolith trace elements profile based on established thresholds, especially for Sr concentrations due to its conservative relationship with salinity (Jessop et al., 2002). Habitat change can also be inferred by the identification of discontinuities in univariate or multivariate otolith chemical chronologies using either local zoning algorithms (e.g., using a split-moving window; Morissette et al., 2016) or global zoning algorithms (e.g., using the recursive partitioning approach; Hedger et al., 2008; Vignon, 2015). However, unless it has been previously established that migration is the primary factor causing variation in otolith elemental profile, the effect of confounding factors (i.e., ontogenetic, physiological) must be considered before interpreting the identified discontinuities as evidence of habitat change. A conservative approach is to consider the whole elemental profile as a single object and group individuals with similar patterns in core to edge elemental profile. Time series clustering is an appropriate classification method when there is no prior knowledge about classes in the population (Aghabozorgi et al., 2015). In particular, Dynamic Time Warping (DTW) has demonstrated its ability to detect subtle patterns of variation in the otolith profile in comparison to other

methods that summarize chemical information from identified discontinuities (e.g., descriptive statistics calculation) with the risk of omitting or masking valuable information (Hegg & Kennedy, 2021).

Redfish (*Sebastes* spp.) are slow-growing, long-lived species with spasmodic recruitment dynamics, a characteristic making their stocks particularly vulnerable to environmental changes and over-exploitation (Caddy & Culland, 1983; Norse et al., 2012; Licandeo et al., 2020; DFO, 2022). In the Gulf of St. Lawrence, redfish are represented by two morphologically identical species, the Deepwater redfish (*Sebastes mentella*) and the Acadian redfish (*Sebastes fasciatus*). The recent exceptional recruitment event of Deepwater redfish (*S. mentella*) in the early 2010s contributed to the recovery of the GSL stock after several decades of very low abundance and a moratorium on the fishery (Senay et al., 2022). The perspective of the imminent reopening of commercial fishing has created the need for a better knowledge of redfish habitat use, population connectivity and diversity of life-history strategies. This information will improve the knowledge of population structure and will be valuable for resource management and sustainability.

Recent investigations using high-resolution genomic markers applied to *S. mentella* have provided new insights into the structure of the GSL population and indicated the existence of a unique ecotype (Benestan et al., 2020). In addition to the evolutionary timescale offered by genetic studies, otolith chemistry analysis revealed complementary insight into GSL population structure over ecological time scales (Campana et al., 2007; Coussau et al., 2023). In particular, the otolith whole dissolution approach provided evidence of seasonal migration of *S. mentella* outside the GSL (Campana et al., 2007), an observation supported by captures from historical winter trawl surveys (Atkinson, 1984; Morin et al., 1994; Gascon, 2003). The seasonal shift in the distribution of redfish led to the adjustment of GSL redfish management units in 1993 (DFO, 2022). These considerations highlight the importance of monitoring individual movements to align management decisions with the population structure and dynamics (Fogarty & Botsford, 2007; Goethel et al., 2011).

In the present study, we built on Coussau et al. (2023) work that demonstrated the potential of using elemental fingerprints for the estimation of connectivity between early life stages and post-settlement habitat in the GSL redfish population. Our objective was to further investigate population connectivity and diversity in life history patterns by examining variation in elemental concentrations across the full otolith core to edge transect. Our specific objectives were to 1) determine the presence of distinct natal sources in GSL redfish population based on otolith core chemistry and evaluate their respective contribution to post-settlement habitats; 2) identify distinct life history patterns from time series clustering of Sr and Ba otolith profiles; 3) study the spatial distribution of the identified otolith profiles clusters; and 4) estimate the contribution of the putative natal sources to each otolith profiles clusters. The results of this research will improve our understanding of the migratory ecology of redfish and the spatial scale of connectivity processes within the Gulf of St. Lawrence (GSL) population, both of which are important to provide management strategies for the species.

2.5 MATERIAL AND METHODS

2.5.1 Sample collection

The present study considered 129 juvenile redfish that were captured during the annual multidisciplinary scientific bottom trawl survey conducted by Fisheries and Oceans Canada (DFO) in the summer of 2018 in the three sectors of the GSL, the Western Gulf, Central Gulf and North East Gulf sectors (**Figure 2.1; Table 2.1**). This annual survey was carried out in the Estuary and the northern Gulf of St. Lawrence aboard the research trawler CCGS *Teleost* equipped with a Campelen 1800 trawl (Bourdages et al., 2007). Additionally, 12 individuals were collected from the Saguenay Fjord population during the 2019 winter ice fishing season. The total of 141 fish were selected in a size range between 21.0 and 24.5 cm to specifically target Deepwater redfish (*Sebastes mentella*) from the strong recruitment events of 2011,

2012 and 2013. Individuals belonging to Acadian redfish (*Sebastes fasciatus*) species were discarded through anal fin rays count (anal fin rays ≥ 8 for *S. mentella* and ≤ 7 for *S. fasciatus*, Senay et al., 2022). It is important to note that this method of species identification does not replace the certainty provided by genetic analysis to identify *S. mentella* individuals. The bias in species identification from anal fin rays compared to the malate dehydrogenase locus (MDH-A*) is estimated to be greater than 10% (Senay et al., 2022).

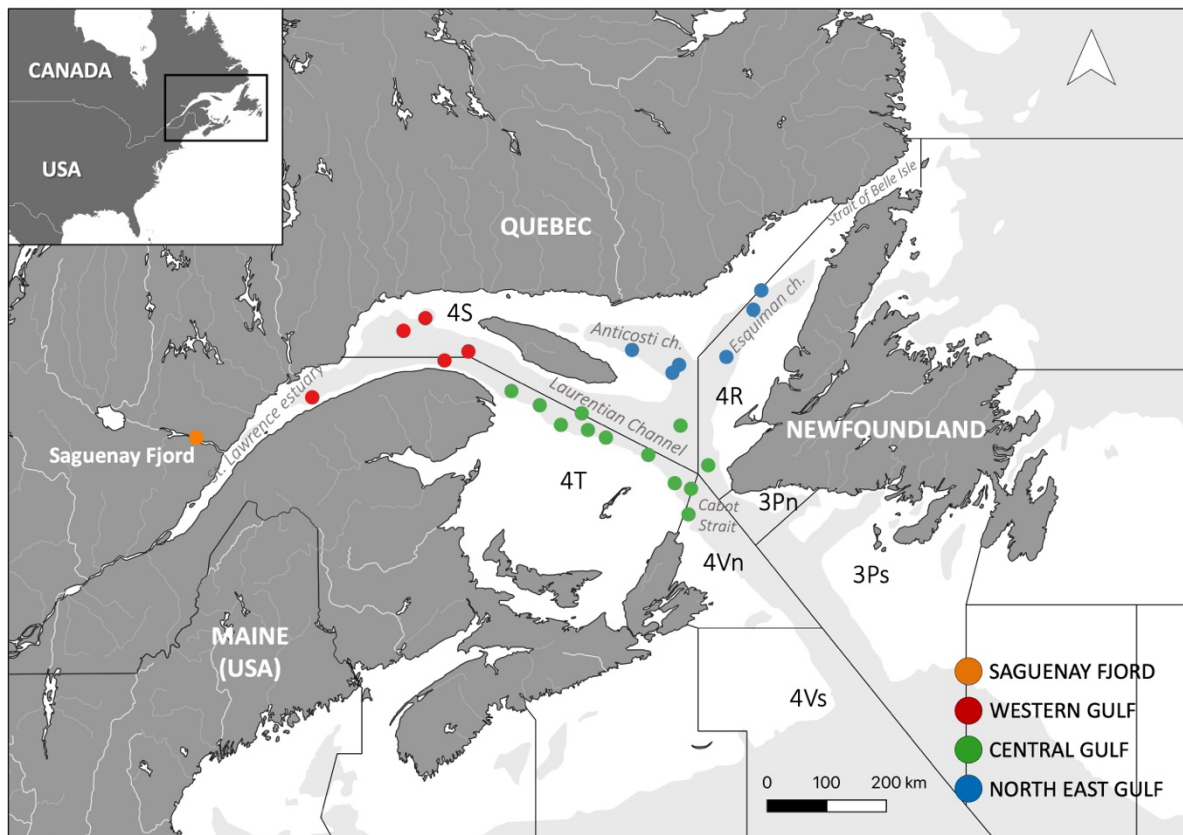


Figure 2.1: Juvenile redfish sampling locations in three sectors of the Gulf of St. Lawrence and Saguenay Fjord. Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) Subdivisions are shown. The redfish stock in the Gulf of St. Lawrence is distributed in Divisions 4RST, as well as Subdivisions 3Pn4Vn from January to May.

Table 2.1: Number of individuals, mean length and mean age per sampling sector and sampling year.

Sector	Sampling year	N	Mean length (cm) ±SD	Mean age (Year)
Saguenay	2019	12	222.4±8.8	5.8
Western Gulf	2018	28	217.9±5.3	6.1
Central Gulf	2018	67	219.5±6.7	6.4
North East Gulf	2018	34	217.8±6.7	6.2

2.5.2 Otolith preparation

Right otoliths from the sagittal pairs were first removed, cleaned of any organic tissues, rinsed, and then dried under a laminar flow fume hood. Subsequently, they were embedded in epoxy resin, specifically a mixture of Miapoxy 100 and Miapoxy 95 in a 4:1 ratio (Freeman, OH, USA). A thin slice of 600 µm crossing the otolith core is then sectioned using a slow-speed diamond-bladed saw (IsoMet saw; Buehler, IL, USA) while employing ultrapure water as both a coolant and lubricant. Following this, the transverse sections underwent a polishing process involving three grades of aluminum oxide sandpaper (1200-µm grade, 3M™) and lapping films (1- and 5-µm grade, 3M™) before being affixed to petrographic slides using thermoplastic glue (Crystalbond™ 509; Aremco™ products, NY, USA).

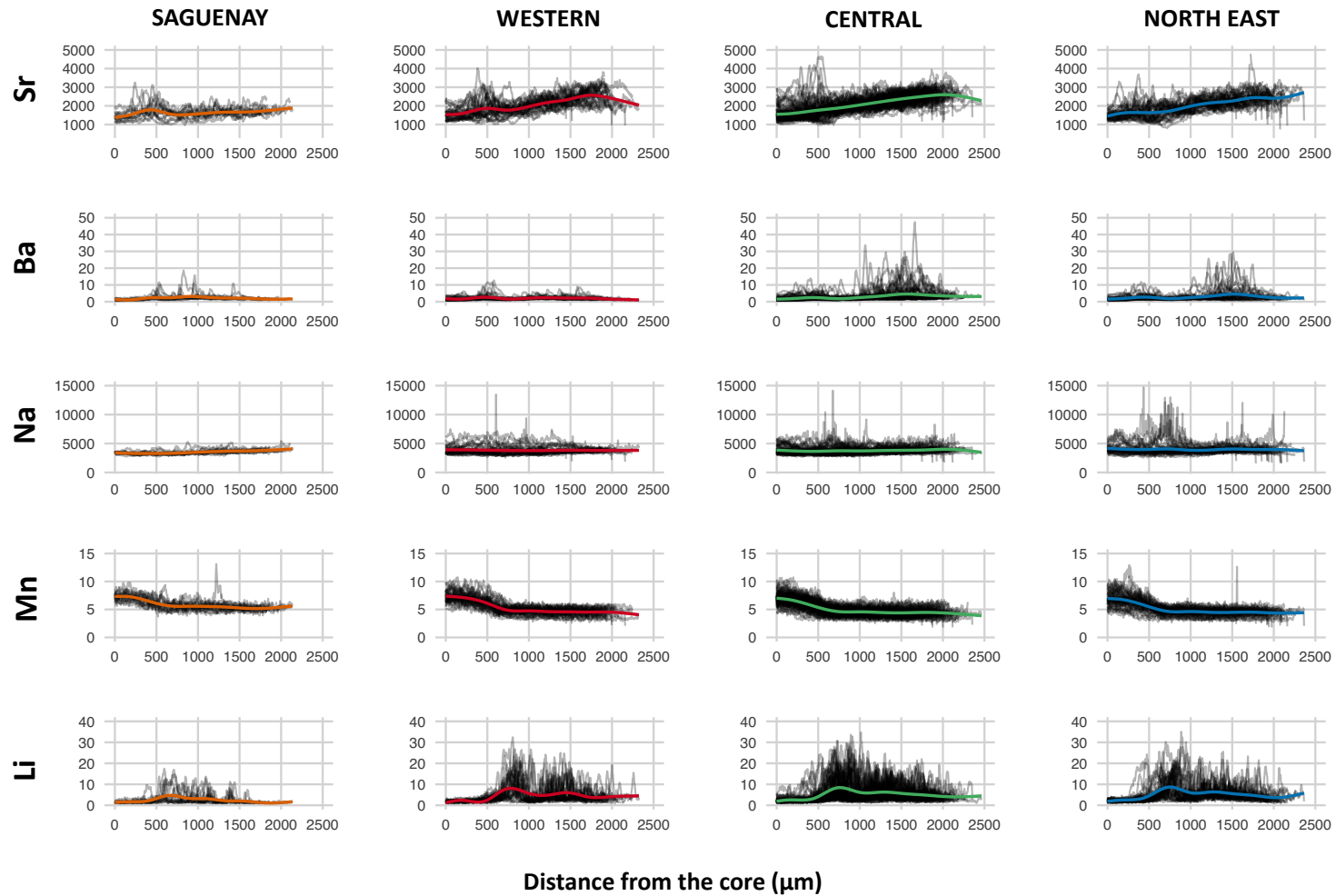
2.5.3 Elemental fingerprint extraction

Otolith elemental concentrations were obtained from laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry [LA-ICP-MS; Resonic Excimer 193nm ArF laser coupled to an Agilent model 7900 ICP-MS], located in LabMaTer facilities (Université du Québec à Chicoutimi, Quebec, Canada). Two types of ablations were performed. First, natal fingerprints were extracted from a 60-second ablation transect within the core portion of the otolith, corresponding to approximately the first month of redfish larval life. Then, to obtain lifetime otolith elemental profiles, ablations were performed along a continuous transect from the core to the ventral edge of the otolith sections. The laser spot energy density was configured at $4 \text{ J}\cdot\text{cm}^{-2}$, operating at a frequency of 30 Hz, with a beam diameter of $33 \text{ }\mu\text{m}$, and an ablation rate of $5 \text{ }\mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$. The material removed by ablation was transported to the ICP-MS using a mixture of Argon and Helium gases, at flow rates of $0.8\text{--}1 \text{ L min}^{-1}$ for Argon, and 350 mL min^{-1} for Helium. Nitrogen (2 mL min^{-1}) was also added to the central gas flow (helium + argon) to increase signal sensitivity (Lazartigues et al., 2014). Before each transect, a 20-second gas blank acquisition was performed. To ensure calibration and maintain quality control in LA-ICP-MS analysis, four reference materials (SRM-610 and SRM-612 sourced from NIST, MD, USA; GSE-1, GP4-A, and MACS-3 obtained from USGS, CO, USA, with precision details available in Lazartigues et al., 2014) were processed at the beginning and at the end of every LA-ICP-MS session, as well as after processing approximately six otoliths. A total of 38 elements and isotopes were measured: ${}^7\text{Li}$, ${}^{11}\text{B}$, ${}^{23}\text{Na}$, ${}^{24}\text{Mg}$, ${}^{25}\text{Mg}$, ${}^{27}\text{Al}$, ${}^{29}\text{Si}$, ${}^{31}\text{P}$, ${}^{34}\text{S}$, ${}^{39}\text{K}$, ${}^{42}\text{Ca}$, ${}^{43}\text{Ca}$, ${}^{44}\text{Ca}$, ${}^{55}\text{Mn}$, ${}^{56}\text{Fe}$, ${}^{57}\text{Fe}$, ${}^{59}\text{Co}$, ${}^{60}\text{Ni}$, ${}^{61}\text{Ni}$, ${}^{63}\text{Cu}$, ${}^{64}\text{Zn}$, ${}^{65}\text{Cu}$, ${}^{66}\text{Zn}$, ${}^{69}\text{Ga}$, ${}^{85}\text{Rb}$, ${}^{86}\text{Sr}$, ${}^{87}\text{Sr}$, ${}^{88}\text{Sr}$, ${}^{111}\text{Cd}$, ${}^{114}\text{Cd}$, ${}^{118}\text{Sn}$, ${}^{119}\text{Sn}$, ${}^{120}\text{Sn}$, ${}^{136}\text{Ba}$, ${}^{137}\text{Ba}$, ${}^{138}\text{Ba}$, ${}^{202}\text{Hg}$, and ${}^{208}\text{Pb}$. ${}^{44}\text{Ca}$ was used as an internal standard and assumed to constitute 38.02% of the otolith mass (Campana, 1999). We then proceeded with the data reduction of isotope counts to elemental concentrations expressed in parts per million (ppm) using the Iolite package for Igor Pro software from Wavemetrics Incorporated (Paton et al., 2011). Otolith elemental profiles were smoothed using a 4-point moving median. We finally examined the ${}^{43}\text{Ca}$ profiles to identify

any irregularities in the otolith matrix and eliminated individuals that presented unstable calcium concentrations.

2.5.4 Data preparation

Several chemical elements and isotopes were excluded from the statistical analysis because the concentrations were below the limit of detection (LOD), calculated as three times the standard deviation of the gas blank divided by the signal sensitivity of the instrument (e.g., Co, Ni, Cu, Zn, Rb, Cd, Pb). Additionally, some chemical elements recorded for calibration (e.g., Ca) or detecting contamination (e.g., Al, Si) were excluded. As a result of this selection process, analysis of otolith core fingerprint focused on five chemical elements: Lithium (Li), sodium (Na), manganese (Mn), strontium (Sr), and barium (Ba) because of their demonstrated ability to discriminate capture locations of redfish within the GSL system (Coussau et al., 2023). In particular, the potential of using Sr and Ba concentrations to detect distinct movement patterns among redfish capture sectors was further supported by visual examination of otolith core to edge profiles (**Supplementary Figure 2.1**)



Supplementary Figure 2.1: Otolith core to edge concentrations in Li, Na, Mn, Sr and Ba and loess smoothing curve plotted by redfish capture sector. Concentrations are expressed in ppm.

2.5.5 Natal fingerprints

The presence of distinct natal fingerprints in the GSL redbfish population was estimated using unsupervised random forest (RF) clustering analysis on the multi-element otolith core fingerprint (Li, Na, Mn, Ba, Sr). This clustering method was chosen based on its proven ability to estimate connectivity patterns between larval and post-settled habitats when the location of the natal source is unknown (Gibb et al., 2017; Régnier et al., 2017; Artetxe-Arrate et al., 2019). See Coussau et al., 2023 for full details on the applied unsupervised RF procedure that was adapted from Shi & Horvath. (2006) and applied to otolith chemistry data. In summary, the analysis involved a two-step process: first, the generation of a dissimilarity matrix using unsupervised random forest, where the class variable (capture location) was ignored. Instead, an artificial dataset was created by random sampling from the product of empirical marginal distributions of different elements. The RF was trained to classify data as real or artificial, and a stepwise selection of predictor variables was applied based on out-of-bag error rate minimization. Second, the dissimilarity matrix produced by unsupervised RF served as input for a partitioning around medoid (PAM) clustering algorithm (Kaufman & Rousseeuw, 1990). The optimal number of clusters was determined using the *clValid* R package (Brock et al., 2008). MANOVA was used to assess whether the identified sources were characterized by significantly different multi-element fingerprints. MANOVA significance was tested using the Pillai trace statistic, which is most robust to violations of multivariate normality (Quinn & Keough, 2002). We were then interested in estimating the contribution of these two natal sources to the different sampling sectors. The possible spatial locations of these sources were hypothesized based on elemental concentrations that characterize each source and recent data on the genetic structure of the GSL population.

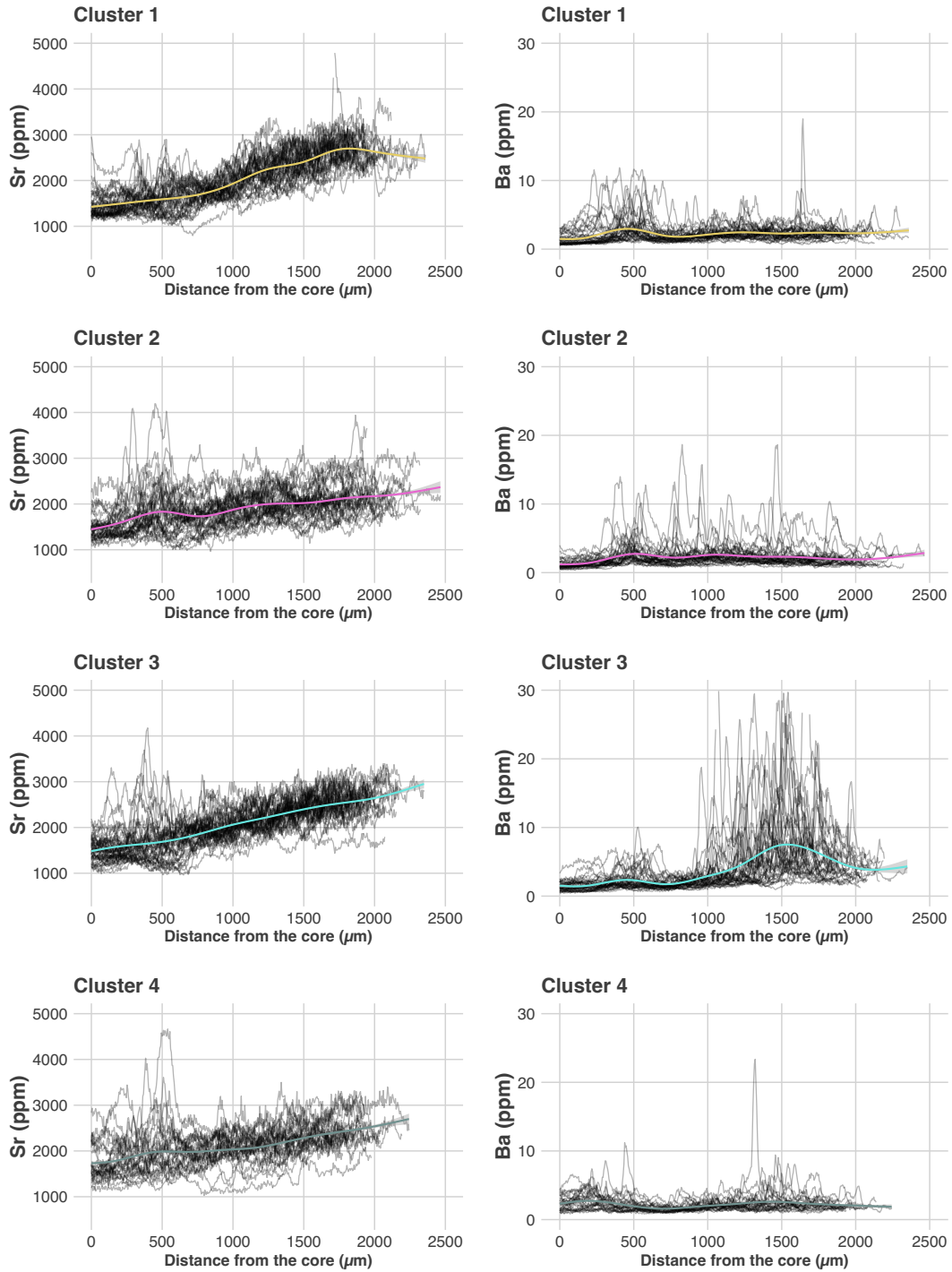
2.5.6 Time series clustering of otolith profiles

From environmental science to finance, time series clustering has proven effective in detecting trends in temporal sequences and objectively grouping objects with respect to

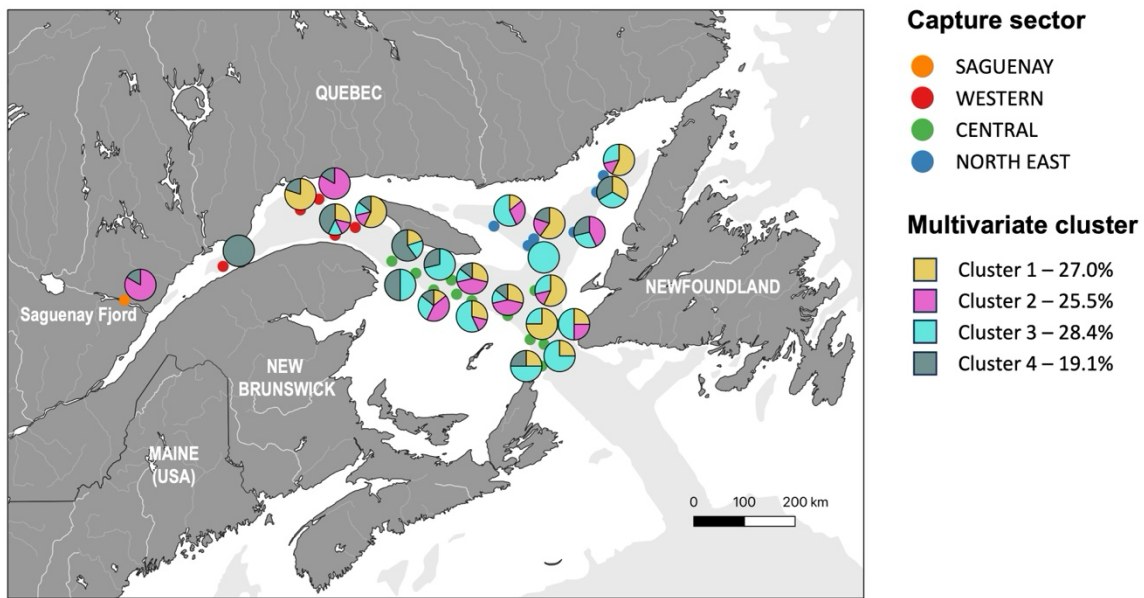
their similarity (Aghabozorgi et al., 2015). The application of time series clustering to otolith chemistry studies is however relatively recent (Hobbs et al., 2019; Hegg & Kennedy, 2021; Xuan & Wang, 2023; Feyrer et al., 2020). In the present study, we performed time-series clustering on otolith Sr and Ba elemental profiles to group individuals with similar life history movement patterns. The focus on Sr and Ba was motivated by 1) the visual examination of otolith elemental profiles, which revealed discernible geographic patterns in elemental concentrations and 2) their demonstrated spatial variation in the GSL system as previously demonstrated by Coussau et al. (2023). In addition, these elements are the most commonly used to reconstruct individual life histories, as numerous studies have shown that otolith concentrations of Sr and Ba are predominantly influenced by environmental factors (Bath et al., 2000; Hüseyin et al., 2020 and references therein). We conducted multivariate time series analysis on both Sr and Ba to evaluate the consistency of life history patterns identified in the univariate analysis. The results from both analyses demonstrated concordance, as illustrated in **Supplementary Figures 2.2 and 2.3**. It is worth noting that the multivariate analysis seemed to be more influenced by the element barium. Therefore, for clarity, we chose to focus on the results of the univariate analysis.

Time series clustering analysis was performed using the dtwclust R package (Sard-Espinosa, 2017). As suggested by Hegg & Kennedy (2021), the otolith profiles of the 141 individuals were reinterpolated to the same length (maximum length of the series). Even though the transect sizes are very similar between individuals captured between the ages of 5 and 7, the reinterpolation allowed for faster computations without compromising the accuracy of the time series clustering (Ratanamahatana & Keogh, 2004). Both univariate and multivariate time series clustering analysis were performed using dynamic Time Warping Distance (DTW) as a dissimilarity measure (Ratanamahatana & Keogh, 2004). The window size was set to 100 which appears to be sufficient to capture a reasonable level of detail in the lifetime change in otolith elemental concentrations. The best number of clusters was evaluated using the cvi function from dtwclust package which computes several cluster validity indices (Sard-Espinosa, 2017). For univariate analysis, 4 was the number of clusters that had the highest consensus among different indices. For multivariate analysis, no consensus was found between the indices, so we visually assessed the quality

of the clustering solutions and determined that 4 was the most appropriate number of clusters. The Sr and Ba profiles corresponding to each cluster identified by time series clustering were plotted using ggplot2 (v3.3.3; Wickham, 2016) for visualization. A loess smoothing curve was added using geom_smooth to show the overall trend of Sr and Ba concentrations for each cluster.



Supplementary Figure 2.2: Sr and Ba concentrations from otolith core to edge of the four clusters identified from multivariate time series clustering.



Supplementary Figure 2.3: Proportion per sampling site of the 4 clusters identified from multivariate time series clustering analysis of Sr and Ba otolith profiles.

2.6 RESULTS

2.6.1 Natal fingerprints

Unsupervised RF clustering based on otolith core concentrations of Li, Na, Mn, Sr and Ba discriminated two natal fingerprints in GSL redfish, with significant differences in multi-elemental concentrations (MANOVA, Pillai's trace statistic = 0.56, $F = 35.38$, $df = 1$, $p < 0.0001$). The elemental fingerprint of source 1 had higher concentrations of Li, Na, Sr, and Ba and lower concentrations of Mn compared to the elemental fingerprint of source 2 (**Figure 2.2A**). Individuals from both sources were captured at all sampling sites (**Figure 2.2B**). However, the dominant source varied among the different sectors of the GSL system. The contribution of source 1 was lowest in the Saguenay fjord (16.7%) and increased from the Western Gulf (35.7%) to the North East Gulf (58.8%). On the opposite, the contribution of source 2 was lowest in the North East Gulf (41.2%) and increased westward to be strongly dominant within the Saguenay fjord (83.3%).

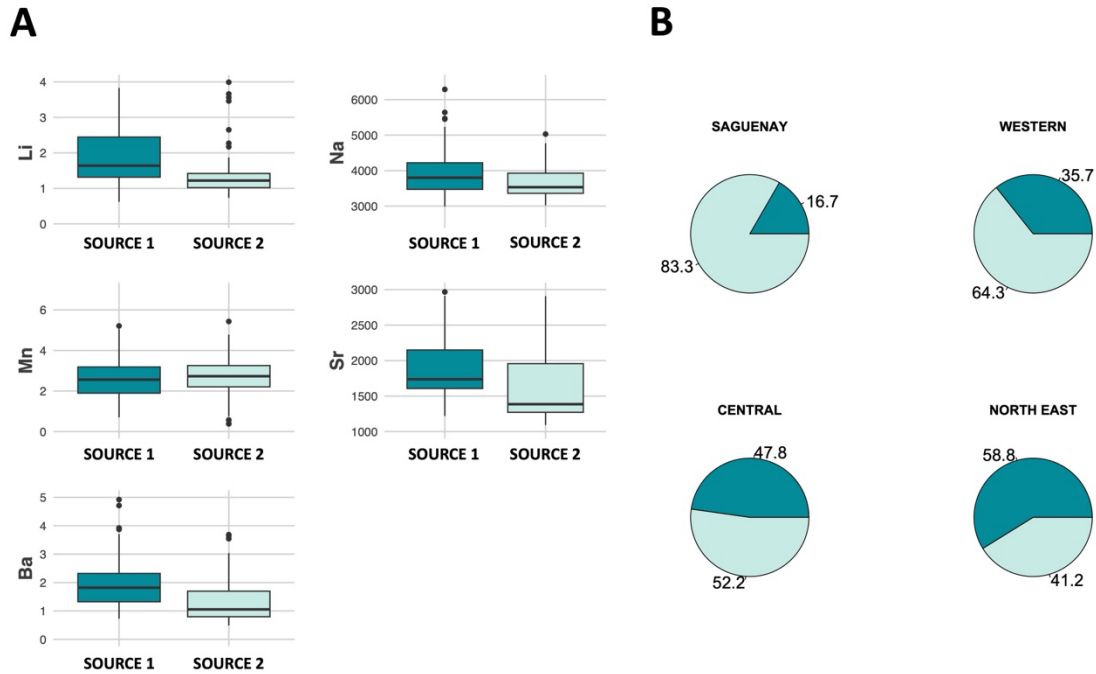


Figure 2.2: A) Boxplot of otolith core concentrations in Li, Na, Mn, Sr and Ba (ppm) from the two putative natal sources identified by unsupervised RF clustering analysis. B) Pie charts showing the percentage contribution of the putative natal sources in each capture sector.

2.6.2 Time series clustering analysis of Sr profiles

Time series clustering of Sr profiles revealed 3 distinct patterns in otolith core to edge transects that were grouped in 3 clusters (**Figure 2.3A**). Cluster 1 consisted of individuals with a distinct peak in Sr concentrations located approximately 500 μm from the otolith core. After this peak, Sr concentrations remained stable throughout life and did not exceed 2500 ppm. This first cluster only represented 13% of all analyzed GSL redbfish individuals (**Figure 2.3B**). Individuals from cluster 2 had lower Sr concentrations during early life stages, with no common peak identified among individuals in the first part of the transect. Beyond 1000 μm from the otolith core, Sr concentrations progressively increased with age, reaching 3000 ppm at the end of the transect. This second cluster was prevalent in the population, representing 47.5% of the sampled individuals. Individuals from cluster 3 showed a peak in strontium concentrations in the first part of the profile, which could

exceed 3000 ppm in some individuals. In the second part of the profile, Sr concentrations increased gradually. Cluster 3 represented 39% of all redfish analyzed.

A spatial structure emerged from the distribution of the 3 identified clusters in the different sampling locations. Redfish caught in the Saguenay Fjord exhibited only the Sr pattern of cluster 1 (**Figure 2.4**), a cluster that was found only in 7 individuals caught in Gulf sectors. For individuals captured in the Gulf sectors, Sr concentrations tended to increase with ontogeny, cluster 3 was however more prevalent in the Laurentian Channel, and cluster 2 was dominant in the North East Gulf and Cabot Strait sectors.

The contribution of the putative natal sources was different among the three Sr clusters. Cluster 1, which was typically found in the Saguenay Fjord and the Western Gulf sector, mainly originated from source 2 (84.2% from source 2 against 15.8% from source 1) (**Table 2.2**). Source 2 was also the predominant source contributing to cluster 2, which dominated in the North East Gulf sector (67.2% from Source 2 against 32.8% from Source 1). Cluster 3, which was found in all GSL sectors, but especially in the Laurentian Channel, originated mainly from source 1 (70.9% from Source 1 versus 29.1% from Source 2).

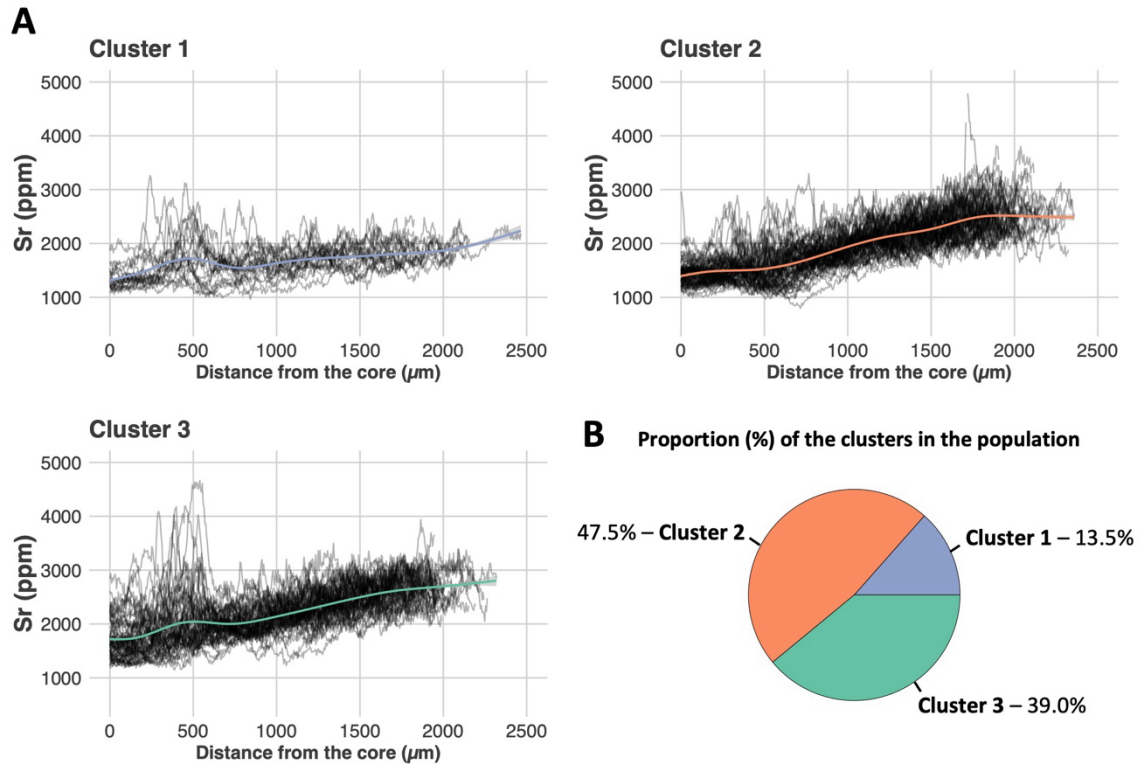


Figure 2.3: A) Sr concentrations from otolith core to edge of the three clusters identified from univariate time series clustering of Sr profiles. B) Proportion (%) of each cluster in the GSL redfish population.



Figure 2.4: Proportion per sampling site of the 3 clusters identified from univariate time series clustering analysis of Sr otolith profiles. The size of the pie is proportional to the number of individuals sampled for each station (3 to 12 individuals).

Table 2.2: Natal sources contribution (%) to clusters identified from time series clustering analysis of Sr and Ba otolith profiles.

Chemical profile	Source 1	Source 2
<i>Strontium</i>		
Cluster 1	15.8 %	84.2 %
Cluster 2	32.8 %	67.2 %
Cluster 3	70.9 %	29.1 %
<i>Barium</i>		
Cluster 1	45.6 %	54.4 %
Cluster 2	66.7 %	33.3 %
Cluster 3	29.2 %	70.8 %

2.6.3 Time series clustering analysis of Ba profiles

Time series clustering of Ba profiles revealed three distinct patterns in otolith core to edge transects (**Figure 2.5A**). Cluster 1 consisted of individuals with the lowest Ba concentrations along the otolith transect, with values not exceeding 10 ppm. This cluster was observed in 40.4% of the sampled individuals (**Figure 2.5B**). Cluster 2 represented individuals with strong consecutive peaks of Ba concentrations in the last two-thirds of the otolith transects. This unique profile was found in 34.1% of the sampled individuals. The remaining 25.5% of the individuals were assigned to group 3, characterized by a first Ba peak around ca. 500 μm , followed by several irregular peaks up the otolith edge.

By looking at the spatial distribution of the three Ba clusters, we found that Ba cluster 2 was exclusive to the Central and North East Gulf sectors. Clusters 1 and 3 were found throughout the entire study area, although the Western Gulf sector was dominated by cluster 1.

Both presumed natal sources contributed to all three Ba clusters (**Table 2.2**). A slight dominance of source 2 was found for individuals in cluster 1 (54.4% for source 1 versus 45.6% for source 2), while source 1 contributed more significantly to cluster 2 (66.7 % for source 1 versus 33.3% for source 2), and source 2 to cluster 3 (70.8% for source 2 versus 29.2% for source 1).

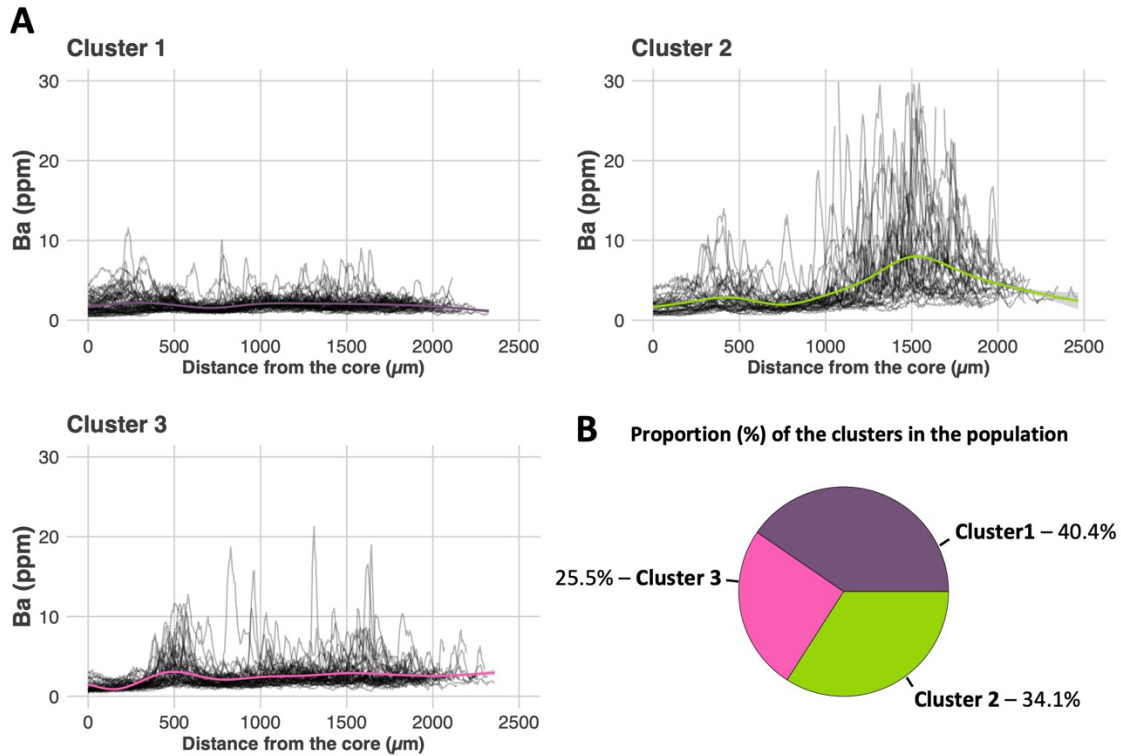


Figure 2.5: A) Ba concentrations from otolith core to edge of the three clusters identified from univariate time series clustering of Ba profiles. B) Proportion (%) of each cluster in the GSL redfish population.

2.7 DISCUSSION

2.7.1 Connectivity patterns

Determining the natal origin of post-settled individuals is a critical aspect of understanding connectivity processes as it provides an estimation of dispersal and migration patterns (Thorrold et al., 2001; Standish et al., 2008; Miller & Shanks, 2004). However, this task poses significant challenges in slow-growing, long-lived and spasmodically recruiting species such as redfish. Typically, natal origin identification relies on the assignment of core elemental fingerprints from juveniles of unknown origin to a reference collection of otolith fingerprints from larvae captured in known geographic locations (Gillanders, 2002a; Thresher, 1999). Therefore, it is recommended to conduct

cohort-specific assignments given that elemental fingerprints rarely remain stable over time (Elsdon et al., 2008). The slow growth of the species makes it difficult to track cohorts over time, as there is a significant time lag between the larval and juvenile stages (Campana et al., 1990). In the absence of ichthyoplankton surveys, preventing us from assembling a reference collection of otolith fingerprints from redfish larvae, connectivity patterns in GSL redfish were inferred from (1) the analysis of the spatial distribution of the putative distinct natal sources to post-settled habitat (2) the clusters of Sr and Ba otolith profiles, and (3) the analysis of the contribution of the putative natal sources to the clusters.

As previously shown in Coussau et al. (2023) study, clustering of redfish otolith cores revealed two distinct multi-elemental fingerprints that were characteristic of either oceanic (warmer, saltier, and more oxygenated waters) or estuarine water masses (less saline and more hypoxic waters). From this observation and the established genomic structure of redfish population in the GSL (Benestan et al., 2020), we hypothesized the existence of two distinct natal sources in the GSL redfish population (Coussau et al. 2023). The variable contribution of the sources between the eastern and western sectors of the GSL was indicative of some spatial structure in connectivity patterns between larval and post-settled habitats. This was particularly evident in the western part of redfish distribution, where we observed the almost exclusive contribution of Source 2 to the Saguenay Fjord. The contribution of both sources to all gulf sites demonstrated the importance of larval transport in the observed connectivity patterns.

The contribution of the putative sources to the different clusters provided a more detailed estimate of the connectivity patterns. Focusing on the western part of the study region, the significant contribution of the estuarine source 2 to Sr cluster 1, which was the only Sr cluster found in the Saguenay Fjord, supports the hypothesis that a portion of the population is structured and exhibits a post-settlement sedentary behavior. There was a similar observation of restricted movement patterns in the east of the GSL where the Ba cluster 2, which was exclusive to the Western and Central Gulf sectors, mainly comes from the marine Source 1. The contribution of the putative natal sources 1 and 2 to Sr clusters 2 and 3, as well as to Ba clusters 1 and 3, however, suggests the existence of an important connectivity among western and eastern GSL.

At the larval stage, connectivity can result from both passive larval dispersal driven by external forces such as water currents, and active navigation (Cowen & Sponaugle, 2009; Kingsford et al., 2002). In later life stages, connectivity results from the active movement of juveniles and adults motivated by intrinsic and extrinsic factors such as habitat, food availability, or mating (Secor, 2015). In GSL redbfish, the spatial restriction of a natal source may indicate the existence of barriers to larval dispersal and/or a flow regime that concentrates larvae in a specific area. Moreover, the spatial restriction of some otolith profile clusters, representing the entire life history of an individual, may indicate both limited larval drift and limited movement of juveniles. The interactions between the currents regime in the GSL system, influencing the distribution of planktonic species (e.g. Sourisseau et al., 2006), and enhanced mobility of redbfish larvae (Kashef et al., 2014) would explain both the retention and the long-distance dispersal processes contributing to the observed spatial distribution of both the natal source and the otolith profile clusters.

Connectivity via the larval stage was also proposed as the most probable explanation to explain the presence of the GSL ecotype in redbfish from the Newfoundland Northeast coast and Labrador shelf (Benestan et al., 2020). Then, as redbfish grow and shift to a more demersal distribution (Atkinson, 1984; Templeman, 1959; Gascon, 2003; Senay et al., 2021), it is probable that individuals become less mobile and that their distribution becomes more structured. The presence of groups of redbfish that may have maintained some degree of segregation throughout their lives was also highlighted by significant differences in whole otolith fingerprints (Campana et al., 2007). The improved resolution provided by the analysis of core to edge otolith profiles to examine connectivity within the GSL redbfish population shows evidence of population structuring from the early life stage.

2.7.2 Diversity of life history strategies

Contingents in fish populations are typically identified as groups of individuals that exhibit similar migratory behaviors between freshwater, brackish, and marine habitats (Walther & Limburg, 2012). In contrast to anadromous and catadromous migration, oceanodromous migration strategies have been poorly studied (Secor, 2015). In particular,

the migration of deep-water marine species has received limited attention (Campana et al., 2007). Despite the potential of *in situ* tagging to overcome the fatal barotrauma suffered by individuals when brought to the surface, very low tag recapture rates remain a significant limitation precluding us from studying redfish movements (Sigurdsson et al., 2006). For this reason, otolith chemical analysis and survey catches remain the most appropriate methods for tracking the movements of deep-sea species like redfish (Campana et al., 2007; Coussau et al., 2023).

The present study identified groups of individuals exhibiting similar patterns of elemental concentrations in otolith profiles indicating shared movement and/or exposure to similar environmental conditions, and/or physiological similarities. Specifically, the exclusive occurrence of some otolith profile clusters to certain capture sectors provides reasonable evidence for similar habitat use and movement patterns among individuals (i.e., possible contingents).

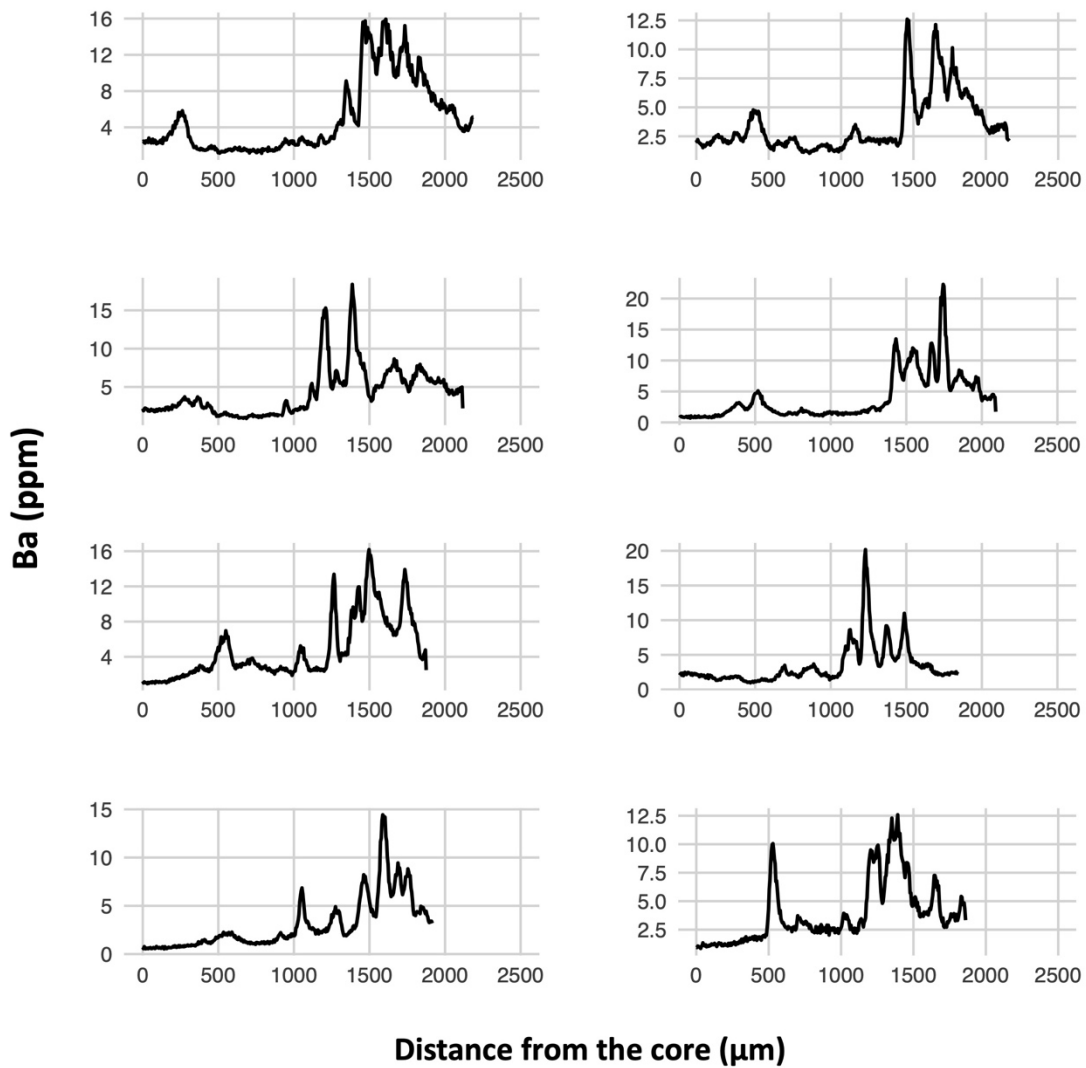
Except for redfish caught in the Saguenay Fjord, all Gulf individuals showed a significant increase in Sr concentration from otolith core to edge. Although physiological control on Sr incorporation into the otolith structure cannot be excluded (especially for marine species Brown Severin, 2009; Sturrock et al., 2015), we argue that the increase in Sr concentrations was most likely attributable to the transition of redfish toward the demersal habitat (Atkinson, 1984; Gascon, 2003; Senay et al., 2021), characterized by saltier and warmer waters (Coussau et al., 2023). All individuals caught in the Saguenay Fjord however were clustered together and exhibited lower and stable Sr concentrations throughout their life. This observation suggests that individuals from the Saguenay fjord experienced different environmental conditions than the deeper channels of the GSL (e.g., lower temperature and salinity) for most of their life. This supports the hypothesis of early recruitment of redfish into the Saguenay sink population based on juvenile immigration from the St. Lawrence estuary (Sirois et al., 2009; Bui et al., 2012), which is further strengthened by the observation of individuals from the strong 2011 year-class in the Saguenay two years after their appearance in the Gulf (Gauthier et al., 2019).

The presence of contingents in redfish population is also supported by the concentration of Ba cluster 2 individuals in the Esquiman Channel and the deepest part of

the Laurentian Channel, not exceeding the Gaspé Peninsula. From this observation, we hypothesized that the typical increase in Ba concentrations in the second part of the otolith transect (i.e., late juvenile stage) was probably related to environmental concentrations rather than physiological and/or ontogenetic effects on otolith elemental incorporation. This is supported by extensive literature indicating that otolith Ba concentrations closely reflect ambient Ba concentrations and bioavailability in the environment (e.g., Bath et al. 2000; Hüsey et al., 2020 and references therein). We also excluded the possible effect of sexual maturation on the increase in the rate of Ba incorporation in redfish otoliths, given that the peaks started at about 1200 μm from the otolith core, corresponding to approximately 3 years of age and a size of 14 cm (Coussau et al., 2024 submitted.). Sexual maturity of redfish is however reached later, at sizes of 18.1 cm and 19.2 cm for males and females respectively (DFO, 2022; Brulé et al., 2024).

Although we were unable to verify the following hypothesis, the very distinct patterns in elemental concentrations observed in individuals belonging to Ba cluster 2 may indicate *Sebastes mentella* winter outmigration from the Gulf. This behavior has been previously identified from whole otolith dissolution analysis (Campana et al., 2007). The consecutive high peaks in Ba concentrations (**Supplementary Figure 2.4**) would represent a southeastward movement of individuals, following the observed west-east gradient in barium concentration in the Laurentian Channel (Coussau et al., 2023; Bassi et al., 2023a). This gradient likely extends beyond Cabot Strait, with the highest Ba concentrations found in otoliths of individuals captured toward the mouth of the Laurentian channel (Campana et al., 2007). To confirm our hypothesis and verify that this seasonal migration outside of the Gulf in winter still exists we suggest (1) creating a collection of reference fingerprints by sampling GSL redfish in summer with wide spatial coverage, and extracting otolith edge fingerprints (i.e. a proxy for sampling location), (2) conduct winter sampling in the presumed winter aggregation area, and extract the fingerprint of the increment formed during the previous summer, and (3) determine the location during the previous summer of individuals sampled in winter by assigning their unknown fingerprint to the reference summer collection.

The present study constitutes the first one to use the high resolution provided by core to edge otolith profile analysis in the slow-growing and long-lived species *Sebastes mentella* to improve our understanding of GSL population connectivity on an ecological timescale. The application of time series clustering to otolith elemental profiles allows a parsimonious interpretation of the diversity of movement behavior in redfish. This information is of great importance for the effective management and conservation of the redfish.



Supplementary Figure 2.4: Ba concentrations from core to edge for 8 of the 36 individuals belonging to Ba cluster 2.

2.7.3 Funding information

This project was co-funded by Fisheries and Oceans Canada (DFO) and Ressources Aquatiques Québec (RAQ) as part of the partnership program “Return of Groundfish in the Estuary and Northern Gulf of St. Lawrence”, supported by the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT).

2.7.4 Acknowledgments

The authors acknowledge all participants in redbfish sampling and otolith collection. We want to thank D. Savard and A. Lavoie from LabMaTer, Université du Québec à Chicoutimi (UQAC) for their assistance during the LA-ICP-MS analysis. We are grateful to A.-L. Fortin (UQAC) for technical assistance, and S. Gagné and I. Allie (UQAC) for help in otolith sample preparation.

2.7.5 Contributions

All authors collectively developed the project's objectives and methodology. L.C. performed sample preparation and LA-ICP-MS analysis. L.C. conducted the statistical analysis and interpretation with additional input from O.M., D.R. and P.S. L.C. wrote the first draft of the manuscript. All authors reviewed, made significant contributions to the draft, and granted final approval for publication.

CHAPITRE 3 : DÉTERMINANTS DE LA CROISSANCE CHEZ LES FORTES COHORTES DE LA POPULATION DE SÉBASTE ATLANTIQUE (*SEBASTES MENTELLA*) DU GOLFE DU SAINT-LAURENT RÉVÉLÉS À PARTIR DES CHRONOLOGIES DE CROISSANCE BASÉES SUR LES ACCROISSEMENTS ANNUELS DES OTOLITHES

3.1 RÉSUMÉ

Le cas du sébaste Atlantique (*Sebastes mentella*) dans le golfe du Saint-Laurent (GSL) est un exemple marquant des fluctuations annuelles drastiques de la force du recrutement, caractéristique des stocks au recrutement spasmodique. Après trois décennies de faible abondance, l'émergence de trois fortes classes d'âge consécutives en 2011-2013 a conduit à une augmentation sans précédent de la biomasse. Chez les stocks spasmodiques tels que le sébaste du GSL, les fortes classes d'âge soutiennent à la fois la biomasse et les captures pendant plusieurs décennies. Il est donc essentiel de mieux comprendre la dynamique de croissance de ces cohortes. Dans la présente étude, nous avons reconstruit les taux de croissance annuels du sébaste en utilisant une chronologie basée sur les accroissements annuels des otolithes et avons ainsi étudié les facteurs responsables de la variation dans la croissance chez les fortes classes d'âge du début des années 2010 et du début des années 1980. La biomasse du stock a été identifiée comme le principal facteur extrinsèque qui influence la croissance du sébaste, ce qui suggère d'intenses pressions de compétition pour la nourriture lorsque la densité d'individus conspécifiques est élevée. Le réchauffement des eaux profondes dans le GSL, où les sébastes adultes s'installent, était positivement corrélé avec la croissance individuelle. Cependant, le réchauffement récent de la couche intermédiaire froide (CIL) présentait une corrélation négative avec la croissance du sébaste, probablement liée à la réduction de l'habitat que cette masse d'eau fournit à diverses espèces d'eau froide dont se nourrit le sébaste, plutôt qu'à un effet direct de la température. La reconstruction des trajectoires de croissance annuelle du sébaste, de la naissance à la capture, a souligné l'importance des effets de report dans le potentiel de croissance des fortes classes d'âge. Ce travail a offert un premier aperçu important des

facteurs responsables de la variation de la croissance dans le stock de sébaste du GSL au recrutement spasmodique et a exploré les conséquences à moyen terme des pressions dépendantes de la densité sur les paramètres biologiques de la population.

Mots-clés : Otolithe, accroissement annuel, densité-dépendance, croissance, modèles à effets mixte, golfe du Saint-Laurent.

Cet article intitulé « *Drivers of growth in strong year-classes of the Deepwater redfish (*Sebastes mentella*) population from the Gulf of St. Lawrence derived from otolith increment-based growth chronologies* », a été soumis pour publication dans la revue *Journal of Fish Biology*. Cet article a été rédigé en collaboration avec les professeurs Dominique Robert, Olivier Morissette et Pascal Sirois. En tant que premier auteur, j'ai contribué à la préparation des coupes d'otolithes, l'estimation de l'âge des individus et de la croissance annuelle à partir du dénombrement des accroissements annuels et de la mesure de leur largeur. J'ai également réalisé les analyses statistiques, l'interprétation des résultats, et rédigé la première version du manuscrit. Tous les auteurs ont contribué au développement du projet et à la conception de ses objectifs. Olivier Morissette, Dominique Robert et Pascal Sirois ont contribué à l'interprétation des résultats et ont participé au processus de révision de l'article.

Ces travaux ont été présentés lors du *7th Otolith Symposium* qui avait lieu à Viña del Mar (Chili) du 9 au 13 octobre 2023.

Les résultats de cette recherche ont également fait l'objet d'un article de vulgarisation scientifique intitulé « *L'otolithe, un outil important pour mesurer la croissance du sébaste après son grand retour dans le golfe du Saint-Laurent* », paru dans la revue *Pêche Impact*, en mars 2024.

3.2 DRIVERS OF GROWTH IN STRONG YEAR CLASSES OF THE DEEPWATER REDFISH (*SEBASTES MENTELLA*) POPULATION FROM THE GULF OF ST. LAWRENCE DERIVED FROM OTOLITH INCREMENT-BASED GROWTH CHRONOLOGIES

Lola Coussau¹, Olivier Morissette², Dominique Robert¹, Pascal Sirois²

¹ Institut des Sciences de la Mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, Canada

² Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, QC, Canada

3.3 ABSTRACT

The case of the Deepwater redfish (*Sebastes mentella*) in the Gulf of St. Lawrence, (GSL) is a compelling example of drastic fluctuations in annual recruitment strength, characteristic of spasmodic stocks. After three decades of low abundance the emergence of three consecutive strong year-classes in 2011–2013 resulted in an unprecedented increase in biomass. In spasmodic stocks such as GSL redfish, strong year classes sustain both the biomass and catch for decades. Therefore, understanding the growth dynamics of these cohorts is essential. In the present study, we reconstructed the annual growth rates of redfish using otolith increment-based annual chronology and investigated the drivers of growth variation in redfish strong year classes of the early 2010s and early 1980s. Stock biomass was identified as the main extrinsic driver of redfish growth, suggesting intense competition for food at high conspecific density. Warming of deep waters in the GSL, where adult redfish settle, positively correlated with individual growth. However, recent warming of the cold intermediate layer showed a negative correlation with redfish growth, likely related to the shrinking of the habitat this water mass provides for various redfish cold-water prey, rather than to a direct effect of temperature. Reconstruction of redfish annual growth trajectories from birth to capture emphasized the importance of carryover effects in the growth potential of strong year classes. This work provided an important first outlook of the factors driving growth variation in GSL redfish spasmodic stock and explored mid-term consequences of density-dependent pressures on biological parameters of the population.

Keywords: Otolith, annual increment, density-dependence, growth, mixed-effect models, Gulf of St. Lawrence.

3.4 INTRODUCTION

The causes and consequences of fluctuations in the size of marine fish populations have extensively been investigated by fish biologists to develop sustainable exploitation strategies in the context of the acceleration of global environmental changes. The main factors driving these fluctuations are environmental and demographic, either operating alone or in combination, with their effects often amplified by fishing pressure (Shelton & Mangel, 2011; van der Sleen et al., 2018). In the context of ongoing global change, temperature has received the most attention across diverse species, developmental stages, and ecosystems (Parmesan & Yohe, 2003; Poloczanska et al., 2013). Evidence shows that temperature changes have significant impacts on fish populations. First, by altering fish vital rates such as growth, maturation, sexual investment, and survival through direct effects on physiological and metabolic processes (Fry 1971; Little et al., 2022). Additionally, temperature changes affect species abundance and distribution (Campana et al., 2020), prey community composition (Perry et al., 2005), and trophic interactions (Edward & Richardson 2004; Durant et al., 2019). Density-dependent survival and growth are other important mechanisms regulating the size of fish populations through a stock-recruitment relationship for pre-recruits (Ricker, 1954; Beverton and Holt, 1957; Pepin, 2015) or food competition for the post-recruit (Lorenzen & Enberg, 2002).

Density-dependence effects on growth can be particularly strong in slow-growing and long-lived fish species characterized by spasmodic recruitment (Caddy & Gulland, 1983; Norse et al., 2012; Licandeo et al., 2020). In these species, the rare occurrence of strong year classes is generally linked to relatively slow growth due to compensatory density-dependence (Rose et al., 2001; Saborido-Rey et al., 2004; Whitten et al., 2013) resulting from reduced feeding success under strong competition for food at high conspecific density (Andersen et al., 2017; Smith and Reay, 1991). These stocks are inherently vulnerable to sudden decline even in the absence of fishing pressure (Caddy & Gulland, 1983), so that understanding the drivers of growth is essential to develop management strategies that prevent the risk of overfishing strong year classes (Licandeo et al., 2020).

Length and age data form the basis of our understanding of fish population fluctuations in abundance, age structure, or demographic parameters (e.g., growth and mortality rates). Fish length and age data are routinely obtained from hard parts such as fin rays, scales, and especially from otoliths. These calcified structures have the property of growing continuously over the life of the fish in correlation with somatic growth. Otoliths form growth increments with an annual periodicity that allows precise age estimation of the fish (Casselman, 1987; Campana, 2001). The annual increments of the otoliths have also been used to back-calculate individual size at earlier ages, allowing the reconstruction of past growth trajectories of fish (Francis, 1990). Back-calculation methods have the advantage of providing growth information on early life stages that may be underrepresented due to sampling constraints (Vigliola and Meekan, 2009). Fitting growth models (e.g., von Bertalanffy) to length-at-age data allows for comparative analysis of growth parameters among regions, populations, sex or cohorts (Saborido-Rey et al., 2004; Campana et al., 2016), and the identification of growth drivers at the population level (Sinclair et al., 2002; Brunel & Dickey-Collas, 2010).

The analysis of individual-level variation in fish growth through linear mixed-effect models is an approach that complements studies on population-level response to environmental change. This approach allows the width of a given annual increment to be analyzed as a function of individual intrinsic factors (i.e., sex and age), and extrinsic factors (i.e., physico-chemical parameters, intra- and interspecific interactions) that occur at the time of its formation (Weisberg et al., 2010; Morrongiello & Thresher, 2015). The approach of biochronology through linear mixed-effects models constitutes a valuable tool for estimating variation in fish growth and its underlying causes, over century-long (Denechaud et al., 2020; Smoliński et al., 2020) or shorter periods (van der Sleen et al., 2018).

In the Gulf of St. Lawrence (GSL), Canada, significant modifications in environmental conditions and ecosystem structure have occurred over the last decades. The GSL is characterized by rising temperatures and increasing bottom layer hypoxia, attributable to the decrease of cold and oxygen-rich Labrador Current water (LCW) inflow in favor of the warm, oxygen-poor Gulf Stream water entering the GSL through Cabot Strait (Blais et al., 2021, Galbraith et al., 2021). These environmental changes have resulted

in an alteration in species composition characterized by the collapse or resurgence of several exploited fish stocks (DFO, 2021; Senay et al., 2021; Bourdages et al., 2022). The case of Deepwater redbfish (*Sebastes mentella*) is a compelling example of drastic fluctuations in the biomass of fish populations in the GSL. This long-lived, late-maturing species (reaching maturity around age 10, Gascon, 2003 and living up to 75 years, Campana, 1990), is characterized by spasmodic recruitment, with stock biomass supported by strong year classes produced decades apart (Caddy and Gulland, 1983). In the GSL stock, the strong year classes from the early 1980s supported the fishery captures until a moratorium was declared in 1995. Following nearly three decades of low abundance, the GSL stock is now experiencing a massive recovery due to unprecedentedly high recruitment events in 2011-2013, estimated to be five times stronger than those in the early 1980s. This remarkable resurgence has led to the announcement of the reopening of the commercial fishery in 2024. Given the spasmodic nature of the recruitment of redbfish, strong year classes are central to both GSL population resilience and persistence. The sustainability of the fishery thus also relies heavily on strong year classes, emphasizing the importance to understand the drivers of growth variation before exploitation. In addition, the 1980s and 2010s year classes emerged under contrasting oceanographic and ecological constraints, offering a unique opportunity to understand the drivers of growth.

In the present study, otoliths were used as annual growth recorders to investigate changes in population-level and individual-level growth in GSL redbfish by focusing on the strong year classes of the early 1980s and early 2010s. First, length-at-age was back-calculated from individuals born in these periods to test the hypothesis that the exceptionally strong year classes from the early 2010s experienced growth reduction due to density-dependent pressures. Second, we built a chronology of otolith annual increment width and designed mixed-effects models to partition the impact of intrinsic and extrinsic drivers of redbfish growth variation. Emphasis was placed on testing the hypothesis of density-dependent and temperature control.

3.5 MATERIAL AND METHODS

3.5.1 Sample collection

The present study specifically targeted the last two strong recruitment events (1980-1981 and 2011-2013) in *Sebastes mentella*, one of the two *Sebastes* species that compose the redfish stock of the GSL. The Atlantic redfish, *Sebastes mentella*, and the Acadian redfish, *Sebastes fasciatus*, presents almost indistinguishable morphologies and have historically been exploited and managed without differentiation (DFO, 2022). Following exceptional recruitment in 2011-2013, *S. mentella* largely dominates the GSL stock with an estimated biomass reaching 3.2 million tons, representing more than 80% of the total demersal biomass estimated by Fisheries and Ocean Canada (DFO) (Senay et al., 2021; DFO, 2022). Redfish sampling was carried out in the northern GSL during the annual multidisciplinary scientific bottom-trawl survey conducted every summer since 1984 by DFO (Bourdages et al., 2003). The early 1980-1981 year classes were sampled during the summer of 1987 by bottom trawl survey aboard the MV Lady Hammond using a Western IIA bottom trawl. The 2011-2013 year classes were sampled during the 2016 and 2018 summers on board the CCGS Teleost equipped with a Campelen 1800 bottom trawl. Individuals from strong year classes were targeted at sizes ranging between 19-24 cm (age 6-7 years) and 16-23 cm (age 5-7 years) respectively for the early 1980s and 2010s cohorts. Sex was determined, and immature fish were excluded from the assessment of growth drivers to minimize the potential effects of maturation on somatic growth. Anal fin rays were counted to differentiate *S. mentella* from *S. fasciatus* within the dataset (Senay et al., 2022). In the absence of genetic identification, the number of anal fin rays remains the main criterion used by DFO to differentiate the two species (anal fin rays ≥ 8 for *S. mentella* and ≤ 7 for *S. fasciatus*). However, this species identification technique still has a non-negligible bias compared to genetic identification (e.g., malate dehydrogenase locus (MDH-A*), estimated at more than 10% (Senay et al., 2022), and we thus cannot exclude the possibility that individuals of *S. fasciatus* were included in the analysis. A total of 384 individuals (102 from the 1980s and 282 from the 2010s) were assigned to *S. mentella* and

considered for population growth parameters estimation and the analysis of growth drivers in redfish population from the GSL.

3.5.2 Ethical statement

Ethical review and approval was not required because the study was conducted in the field using animals killed during DFO scientific surveys.

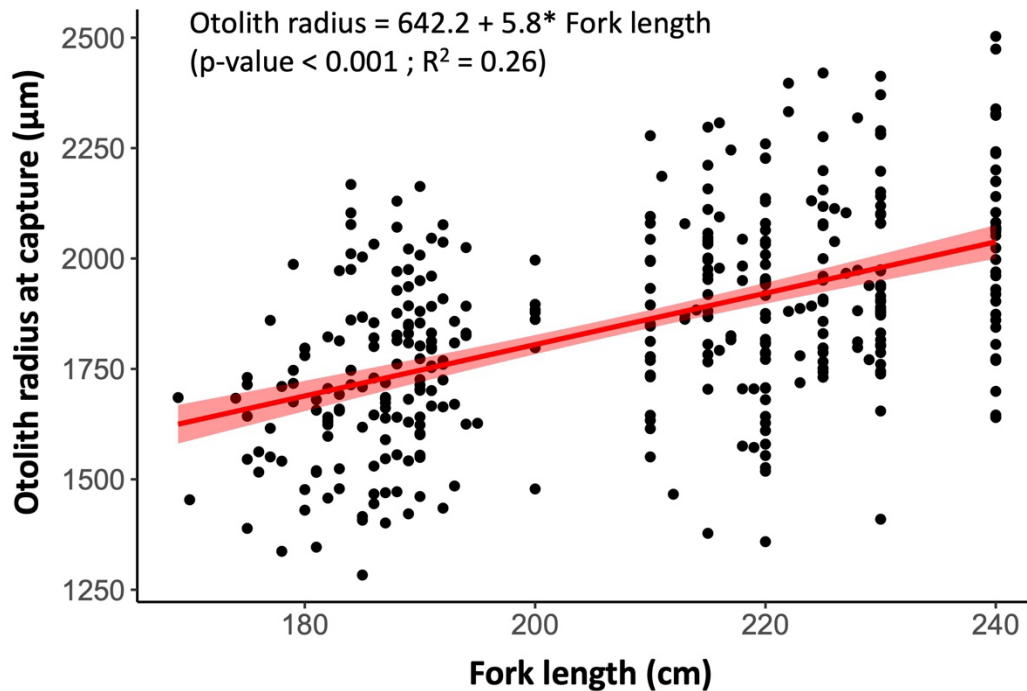
3.5.3 Otolith preparation

Redfish right sagittal otoliths were extracted, cleaned of organic tissues, rinsed and dried under a laminar flow flume hood before being embedded in epoxy resin (in a 4:1 ratio of Miapoxy 100 and Miapoxy 95, Freeman, OH, USA). Otoliths were transversely sectioned (600 μm thick section on average) through the core with a slow-speed diamond-bladed saw (IsoMet saw; Buehler, IL, USA) using ultrapure water as coolant and lubricant. Transverse sections were polished with 3 grades of aluminum oxide polishing (1200- μm grade, 3MTM) and lapping films (1- and 5- μm grade, 3MTM) and mounted on petrographic slides with thermoplastic glue (CrystalbondTM 509; AremcoTM products, NY, USA).

3.5.4 Age estimation and growth measurements

Seasonal formation of annuli has previously been validated in *Sebastes mentella* (Campana et al., 1990; Nedreaas, 1990). In the present study, redfish age estimations were made from otolith transverse section photographs taken under reflected light with a Leica® M125C stereomicroscope coupled with the Leica MC 170 HD-A microscope camera. An annual increment was defined as the succession of a translucent growth zone and an opaque growth zone corresponding to alternated periods of slow and rapid growth. We proceeded by first measuring the otolith radius at capture and placing reading marks on the external border of each opaque zone. Measurement of increment widths was made on the ventral

axis of the otolith, from the core to its edge. The ImageJ software (Schneider et al., 2012) and the ObjectJ plugin (<https://sils.fnwi.uva.nl/bcb/objectj/>) were used to annotate the photographs and take the measurements. The use of otolith increment width as a proxy for somatic growth in redfish from the GSL was confirmed by the correlation of otolith radius with fish length (Supplementary Figure 3.1).



Supplementary Figure 3.1: Relationship between otolith radius and fork length in redfish (*Sebastes* sp.) from the Gulf of St. Lawrence.

3.5.5 Back-calculated growth

The back-calculation of individual length at age was performed based on the scale proportional hypothesis (SPH) that was considered the best fitting model. This evaluation was based on a visual inspection of the general shape of the curve. We also compared the length at age estimations to other models, including the Dahl-Lea, Fraser-Lee, and the body

proportional hypothesis (Ogle, 2013a). The equation of the SPH model (Francis, 1990) is the following:

$$(1) \quad L_i = S_i/S_c(L_c + a/b) - a/b$$

Where L_c and S_c respectively represent the length of the fish and the radius of the calcified structure at the time of capture. L_i and S_i represent the length of the fish and the radius at age i on the calcified structure. The intercept $-\frac{a}{b}$ passes through each observed (S_c, L_c) point.

3.5.6 Von Bertalanffy growth parameter estimation

To compare growth rates between individuals from the 1980s and the 2010s, a Von Bertalanffy growth model (VB) was fitted to the back-calculated length at age data, which is typically applied to redfish growth data (Stransky et al, 2005; Campana et al., 2016). For this, we used the *FSA* R package (Ogle et al., 2023). The process first aimed to find the starting values (L_{inf} , K and t_0) with the Ford and Walford method (*vbStarts* function). The parameters and their confidence intervals were then estimated from a bootstrap procedure (*nsIBoot* function, 999 iterations). We also calculated the omega coefficient ω , calculated as $\omega = k * L_{inf}$, which is considered a good representation of the early life growth rate ($\text{mm} * \text{yr}^{-1}$) near t_0 (Galluci and Quinn, 1979). Differences in the parameters of the VB growth model between the periods were tested by computing Akaike Information Criterion (AICc) to determine the best fitted model following the approach outlined by Ogle (2013b). A general model which includes separate parameter estimates for individuals from the 1980s and 2010s year classes was compared with several other models that assume common parameters between the two periods (**Supplementary Table 3.1**). It is worth noting that the limited size range of the captured individuals may lead to an underestimation of the L_{inf} parameter. However, because we are considering individuals of similar size between the early 1980s and 2010s year classes, the comparison of the VB growth parameter between the two periods is not affected by the limited size range.

Supplementary Table 1: Von bertalanffy growth model comparison between periods. AICc values are compared between a general model, which includes separate parameter estimates for individuals from the 1980s and 2010s year classes, and models that assume common parameters for both periods. The best-fitting model indicated by the lowest AICc value (AICc = 0) is highlighted in bold.

Model	Formula	df	AIC
Mvbgcn	Length ~ Linf[period] * (1 - exp(-K * (Age - t0[period])))	7	17151.07
Mvb1	Length ~ Linf * (1 - exp(-K[period] * (Age - t0[period])))	6	17150.99
Mvb2	Length ~ Linf[period] * (1 - exp(-K * (Age - t0[period])))	6	17149.13
Mvb3	Length ~ Linf[period] * (1 - exp(-K[period] * (Age - t0)))	6	17149.36
Mvb4	Length ~ Linf * (1 - exp(-K * (Age - t0[period])))	5	17206.89
Mvb5	Length ~ Linf * (1 - exp(-K[period] * (Age - t0)))	5	17155.49
Mvb6	Length ~ Linf[period] * (1 - exp(-K * (Age - t0)))	5	17147.57
Mvbcom	Length ~ Linf * (1 - exp(-K * (Age - t0)))	4	17275.63

3.5.7 Selection of predictors for mixed-effects models

The intrinsic and extrinsic parameters considered as explanatory factors for redfish growth variation, here represented by variation in otolith increment width are represented in **Table 3.1**. Intrinsic variables comprise age at increment formation (Age), age-at-capture (AAC) and sex (Sex). We also considered the variable FishID which is a unique identifier assigned to each individual. Year of increment formation (Year) and year-class (Cohort) were also implemented in the analysis.

The extrinsic drivers were environmental, either physico-chemical (i.e., water temperature, dissolved oxygen concentration and temperature of the cold intermediate water layer CIL), demographic (e.g., redfish *Sebastes spp.* biomass) or biological (e.g., redfish prey abundance or biomass).

The average annual temperature for different layers was obtained from the DFO annual research document on physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence (Galbraith et al., 2021). Because redfish migrate to deeper waters as they grow (Atkinson, 1984; Gascon, 2003; Senay et al., 2021), we considered four temperature

parameters: sea surface temperature and temperatures at three different depths (150, 200, and 300 m).

We also tested the annual average temperature and volume of the cold intermediate water layer also obtained from the DFO annual research document on physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence (Galbraith et al., 2021). The CIL is a $< 1^{\circ}\text{C}$ water layer found in the GSL at a depth interval ranging between 30 and 120 m, which results from the melting of the winter ice cover (Gilbert and Pettigrew, 1997). The CIL temperature is likely to have an impact on the survival of redfish larvae that must migrate through the CIL during their development (Gascon, 2003; Burns, 2022). The volume and thermal properties of the CIL are also suspected of playing a role in zooplankton abundance and phenology (Blais et al., 2021).

The last environmental parameter tested was the annual average concentration of dissolved oxygen in the deep layer of the GSL (300 m depth) obtained from the DFO annual research document on chemical and biological oceanographic conditions in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (Blais et al., 2021). Dissolved oxygen depletion in the deep water of the Estuary and Gulf of St. Lawrence has been exacerbated in recent decades, with some areas that have been identified as hypoxic (Blais et al., 2021). This phenomenon is recognized to have a negative impact on several species of fish and invertebrates of the GSL ecosystem (e.g., negative impact on Greenland halibut metabolism, Pillet et al., 2016; loss of habitat for the Northern shrimp, Bourdages et al., 2022).

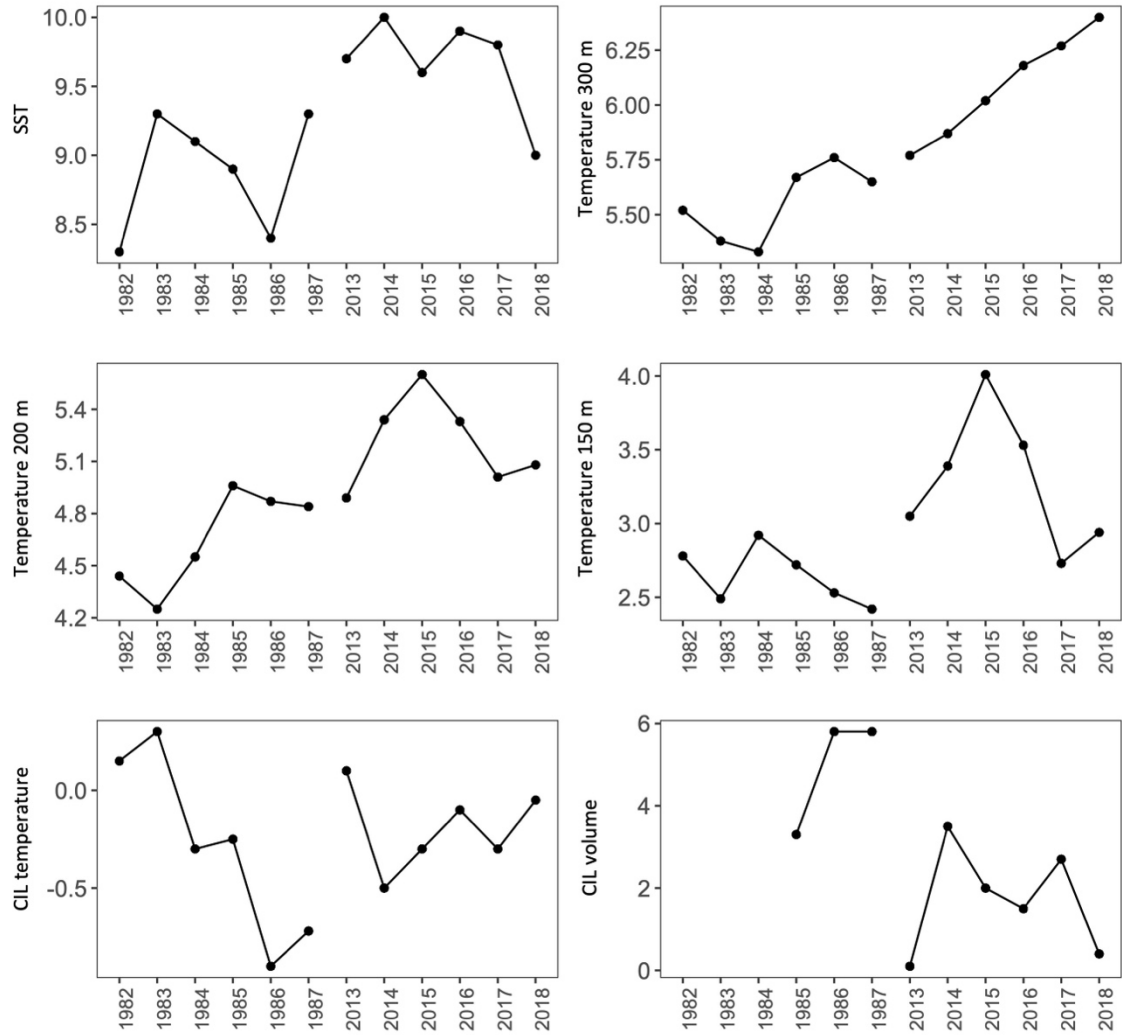
We investigated the potential density-dependent effect on growth by integrating the demographic parameter of the total biomass of redfish (*Sebastes* spp.) (considering both mature and immature fish), obtained from the DFO redfish stock assessment document (DFO, 2022). Including biomass from both mature and immature fish allows us to account for the density-dependent effects on growth resulting from cannibalism of larger redfish (exceeding 30 cm) towards smaller redfish in addition to intraspecific competition for resources.

Finally, to test the influence of prey abundance on growth, we considered the abundance (individuals $\cdot\text{m}^{-2}$) of two copepod species, *Calanus finmarchicus* and *Calanus hyperboreus*, as well as the biomass (kg $\cdot\text{km}^{-2}$) of the northern shrimp, *Pandalus borealis*, as they represent the main prey for small (<20 cm) and larger redfish (>20 cm), respectively

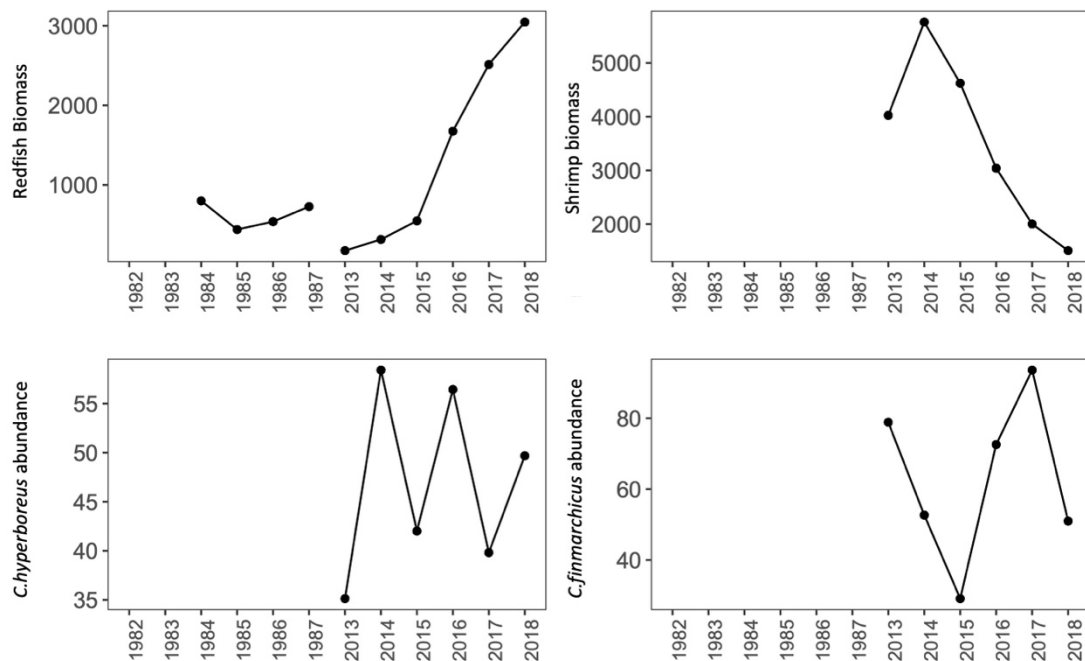
(Brown-Vuillemin et al., 2022, 2023). Copepod and shrimp abundance data were obtained from Blais et al. (2021) and Bourdages et al. (2022), respectively. It should be noted that although redfish can be cannibalistic, we did not consider redfish biomass as a proxy for prey abundance since cannibalism only occurs in large redfish (>30 cm), which are not considered in the present study. The time series of environmental parameters tested in the mixed-effect models are represented in **Supplementary Figures 3.2 and 3.3**.

Table 3.1: Description and data range of parameters used in the mixed-effects model design for the analysis of GSL redfish (*Sebastes* sp.) growth.

Parameter	Description	Variable type	Data-range
Increment	Width of increment (μm)	Response	1982-1987 and 2013-2018
FishID	Unique identifier number	Random	
Year class	Group of individuals born the same spawning season	Random	
Year	Year of increment formation	Random	
Age	Age at increment formation	Fixed, random	
AAC	Age at capture	Fixed	
Sex	Sex of the individual	Fixed	
SST	May to November average sea surface temperature ($^{\circ}\text{C}$)	Fixed	1982-1987 and 2013-2018
T_300	300m depth temperature ($^{\circ}\text{C}$)	Fixed	1982-1987 and 2013-2018
T_200	200m depth temperature ($^{\circ}\text{C}$)	Fixed	1982-1987 and 2013-2018
T_150	150m depth temperature ($^{\circ}\text{C}$)	Fixed	1982-1987 and 2013-2018
CIL_T	Cold Intermediate Layer temperature ($^{\circ}\text{C}$)	Fixed	1982-1987 and 2013-2018
CIL_V	Cold Intermediate Layer volume ($\times 10^3 \text{ km}^3$)	Fixed	1985-1987 and 2013-2018
O_300	300m depth dissolved oxygen concentration (μM)	Fixed	2013-2018
Shrimp_Biomass	Northern shrimp <i>Pandalus borealis</i> annual biomass (kg/km^2)	Fixed	2013-2018
Redfish_Biomass	<i>Sebastes spp.</i> annual biomass (10^3 tons)	Fixed	1984-1987 and 2013-2018
C_hyperboreus	<i>Calanus hyperboreus</i> annual abundance ($\times 10^3$ individual. m^{-2})	Fixed	2013-2018
C_finmarchicus	<i>Calanus finmarchicus</i> annual abundance ($\times 10^3$ individual. m^{-2})	Fixed	2013-2018



Supplementary Figure 3.2: Time series of environmental parameters considered in the LMM design.



Supplementary Figure 3.3: Time series of abundance and biomass parameters considered in the LMM design.

3.5.8 Mixed-effects model of redfish growth

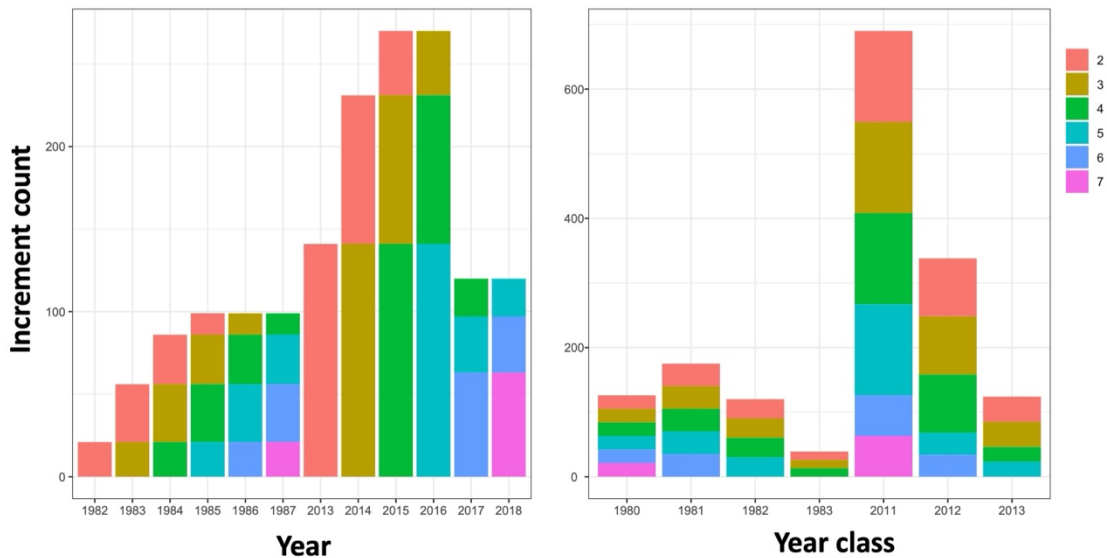
Following the approach developed by Morrongiello & Thresher (2015) based on the work of Weisberg et al. (2010), we designed a series of mixed-effects models with variable fixed and random structures to depict the influence of intrinsic and extrinsic sources of variation in redfish otolith increment width, a proxy for somatic growth. Before the mixed-effects models design, the variables Increment (increment width), Age and AAC were log-transformed to meet model assumptions. Extrinsic predictors were mean-centered and scaled to facilitate model convergence and interpretation of interaction terms (Morrongiello & Thresher, 2015). The width of increments 2 to 7 was included in the design of the mixed-effects models. The number of increment measurements per year of formation and year class is represented in **Supplementary Figure 3.4**. Following Smoliński et al. 2020, the first increment was excluded from mixed-effects analysis because it does not represent a complete year of life but corresponds to the timing from

larval extrusion to the first winter. The relationships between the environmental parameters identified in the best mixed-effects models and the width of the first increment averaged by year of formation were although tested using Pearson correlations after normality and homoscedasticity assumptions were validated (**Supplementary Figure 3.5**).

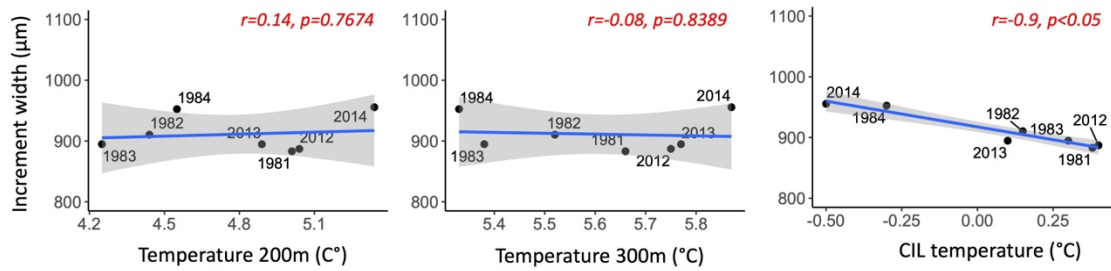
First, we determined the optimal base model that included the full intrinsic structure (Age, AAC and Sex), and introduced a combination of random intercept and slope (**Supplementary Table 3.2**). A random intercept for FishID was included to account for (1) repeated measurements structure of increment measurements and (2) inter-individual variation in growth. Random intercepts for Year and Cohort were added to respectively test for correlation among the width of the increments deposited in the same year, and correlation among the width of increments from individuals belonging to the same year-class. The inclusion of a random Age slope for FishID in mixed models accounts for the individual level of variability in age-related growth rate (Morrongiello & Thresher, 2015). The benefit to model performance of adding random Age slope for Year and random Age slope for Cohort to account for variable growth-year or variable growth-cohort relationships among individuals was also examined. The Akaike criterion corrected for small sample size (AICc; Burnham & Anderson 2004) was used in every step of the model design to rank the tested models and select the optimal one. We also used Δ AICc for model comparison, which is the difference between each model AICc and the lowest value. At this step of model optimization, the best linear unbiased predictors (BLUPs) were extracted from the model with the lowest AICc that only included Year random-effect (model MR2) to visualize the interannual variation in redfish growth over the period covered by the analysis (Morrongiello & Thresher, 2015). We also represented the cohort-specific variation in growth by extracting the BLUPs from the model with the lowest AICc including only the Cohort random-effect (model MR3).

Second, the optimal random-effects structure identified at the first step was used to determine the best intrinsic fixed-effects model among Age, AAC, Sex and a combination of these factors to account for possible age and sex-specific variability in growth rates. In the third step, extrinsic factors were introduced to model optimization. The time series covered by either environmental, biological, or demographic parameters were different, which constrained us to develop two different mixed-effects models for two time periods.

The first model tested the influence of temperature at different depths (surface, 150, 200 and 300 m), temperature of the cold intermediate layer, and redfish biomass on redfish growth for the period between 1982-1987 and 2013-2018. The second model was run for the recent period of 2013-2018 for which other extrinsic factors as the effect of prey abundance/biomass and dissolved oxygen concentration could be added and tested. For performance comparison, models were fitted with the maximum likelihood estimated error (ML). The optimal model (lowest AICc) was then refitted with restricted maximum likelihood estimates of error (REML) to provide unbiased parameter estimates (Zuur et al., 2009). P-values for the fixed effects were obtained using Satterthwaite's approximation for degrees of freedom, implemented through the lmerTest from *lme4* package (Bates et al., 2015) from the Rstudio software (R Core Team, 2020). AICc comparisons were carried out with the *AICcmodavg* (Mazerolle, 2020) and *MuMin* (Bartón, 2023) packages.



Supplementary Figure 3.4: Number of increments for each age (2 to 7) by year of formation and by year class.



Supplementary Figure 3.5: Pearson’s correlations between the environmental parameters identified in the best mixed-effects models and the width of the first increment which was averaged by year of formation.

Supplementary Table 3.2: Design of best mixed-effect model random structure with the full intrinsic structure. The best model ($\Delta\text{AICc} = 0$) is highlighted in bold. df = degrees of freedom, LL = Loglikelihood, AICc = Akaike’s information criterion corrected for small sample sizes, ΔAICc = difference between each model and the model with the lowest AICc.

Model	Random intercept	Random slope	df	logLik	AICc	ΔAICc
MR1	FishID		6	-401.88	815.81	57.99
MR2	FishID + Year		9	-369.86	757.83	0.00
MR3	FishID + Cohort		9	-383.04	784.19	26.36
MR4	FishID + Year + Cohort		10	-369.86	759.85	2.03
MR5	FishID + Year +	Age FishID	8	-384.85	785.79	27.96
MR6	FishID + Year	Age FishID + Age Year	11	-368.34	758.85	1.02
MR7	FishID + Cohort	Age FishID + Age Cohort	11	-381.47	785.10	27.27
MR8	FishID + Cohort+ Year	Age FishID	10	-369.86	759.85	2.03
MR9	FishID + Year	Age FishID + Age Cohort	12	-369.41	763.01	5.19
MR10	FishID + Cohort	Age FishID + Age Year	12	-368.34	760.88	3.05
MR11	FishID + Cohort + Year	Age Fish ID + Year FishID + Cohort FishID	14	-368.43	765.13	7.30

3.5.9 Redfish annual growth trajectories

Given the importance of early growth performance on growth potential in later life stages (e.g. carryover effect; O'Connor et al., 2014), we analyzed the growth trajectory of year classes from the 1980s and the 2010s using autocorrelation analysis of otolith increment width. For this purpose, Pearson's correlation coefficients were calculated between the widths of the increments formed at each age. The correlation coefficients were presented in surface plots, respectively for year classes from the 1980s and the 2010s.

3.6 RESULTS

3.6.1 Von Bertalanffy growth parameters

Individuals from the 1980s strong year classes were larger than individuals from the 2010s (average length of 22.6 ± 1.4 cm for the 1980s versus 20.1 ± 1.8 cm in the 2010s), although age estimation from analysis of otoliths structure revealed that individuals had roughly similar ages (5.7 ± 0.96 years versus 5.3 ± 1.2). This observation suggests that individuals from the 1980s grew faster than those from the 2010s. This was supported by the estimates from the von Bertalanffy growth model on GSL redfish back-calculated size at age (**Figure 3.1**). Comparison of the VB growth curves and growth parameters between the two periods revealed that individuals from the 1980s presented a higher asymptotic size (L_{inf}), a higher growth rate (K) as well as a higher growth rate in early life stage (θ) (**Table 3.2**). However, the difference was significant only for L_{inf} .

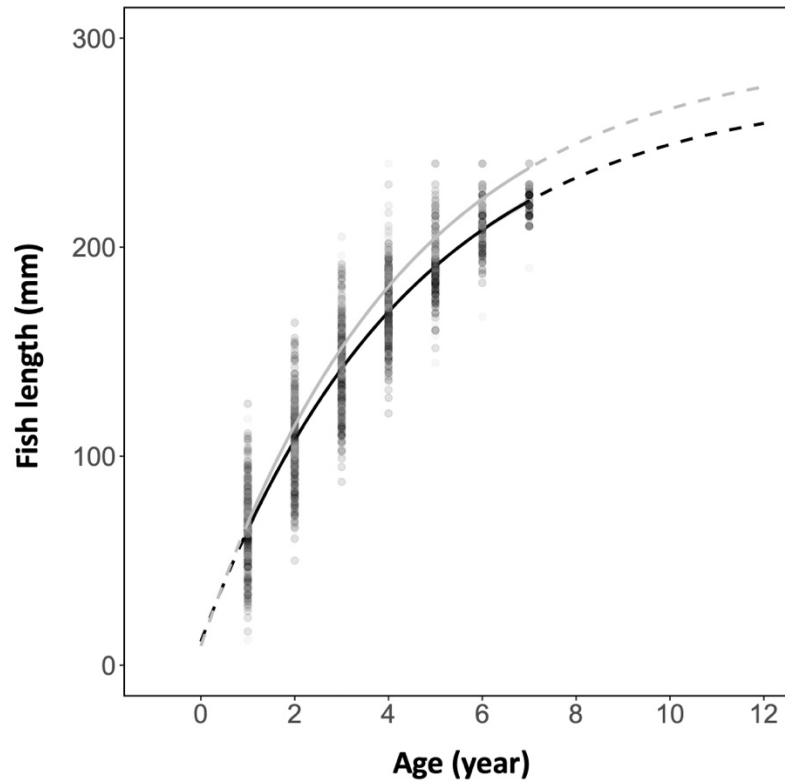


Figure 3.1: Redfish (*Sebastes* sp.) growth curve based on back-calculated length-at-age from otoliths for 1980s year classes in grey and 2010s year classes in black. Solid lines and dashed lines represent the fitted curve respectively for the observed and for the predicted range of ages.

Table 3.2: Number of individuals, mean length (\pm SD), mean age (\pm SD), Von Bertalanffy growth model parameters and associated standard error (SE) for redfish (*Sebastes* sp.) 1980s and 2010s year classes.

Year classes	N	Mean length	Mean age	L_{inf}	SE	K	SE	t0	SE	θ
1980s	100	226.1 \pm 13.61	5.65 \pm 0.96	295.15	13.32	0.23	0.02	-0.14	0.08	68.35
2010s	269	200.9 \pm 17.74	5.27 \pm 1.2	277.22	6.90	0.22	0.01	-0.19	0.05	62.54

3.6.2 Best mixed-effects model design

In the design of the best mixed-effect modelling of GSL redfish growth, the best random-effects structure identified by AICc was a random intercept for the Year parameter and both a random intercept and an Age slope for FishID (**Supplementary Table 3.2**, model MR2). The best model supported by the lowest AICc for the intrinsic terms integrated Age and AAC terms (**Supplementary Table 3.3**, model MI4). The associated marginal R^2 of 0.30 indicated that the fixed-effects explained 30% of the variation in redfish growth. With a conditional R^2 of 0.50, the entire model (both fixed and random structure) explained 50% of the observed variation in growth. Among the four different temperature parameters, T_300 and T_200 best explained redfish growth for the longest time series and for recent years, respectively (**Supplementary Table 3.4**). According to the AICc criterion, the final optimal model for studying redfish growth variation between the 1980s and the 2010s was model M6 (**Supplementary Table 3.5**). The fixed extrinsic structure considered in model M6 was the redfish biomass *Sebastes* spp. and temperature of the cold intermediate layer (CIL_T). The addition of extrinsic factors into the model design increased the percentage of explained variance to 52% (**Table 3.3**). For the 2010s, the best model with lowest AICc was model M9 and included redfish biomass as the only fixed extrinsic parameter. The second-best model M10, which included both temperature at 200m depth and redfish biomass, had a Δ AICc very close to that of M9 and was therefore considered for interpretation. The two models had a similar R^2 of 0.55 indicating that 55% of the variation in redfish growth was explained by their fixed and random structures.

Supplementary Table 3.3: Design of best mixed-effect model fixed intrinsic structure. The best model ($\Delta\text{AICc} = 0$) is highlighted in bold.

Model	Fixed	df	logLik	AICc	ΔAICc
MI1	Age + Sex + AAC	9	-359.17	736.45	1.92
MI2	Age	7	-366.00	746.07	11.54
MI3	Age + Sex	8	-380.36	776.82	42.29
MI4	Age + AAC	8	-359.22	734.53	0.00
MI5	Age*Sex	9	-365.98	750.07	15.54
MI6	Age*Sex + AAC	10	-359.15	738.43	3.91

Supplementary Table 3.4: Design of best mixed-effect model for temperature effect for the two times series. The best models ($\Delta\text{AICc} = 0$) are highlighted in bold.

<i>1982-1987 & 2013-2018 Nobs = 1535 Nind = 369 Nyear = 10</i>					
Model	Fixed	df	logLik	AICc	ΔAICc
T1	T_300	9	-354.68	727.47	0.00
T2	T_200	9	-359.09	736.30	8.82
T3	T_150	9	-359.37	736.84	9.37
T4	SST	9	-358.38	734.87	7.39
<i>2013-2018 Nobs = 1152 Nind = 270 Nyear = 6</i>					
Model	Fixed	df	logLik	AICc	ΔAICc
T1	T_300	9	-273.02	564.20	21.27
T2	T_200	9	-262.39	542.93	0.00
T3	T_150	9	-262.71	543.58	0.65
T4	SST	9	-264.86	547.87	4.94

Supplementary Table 3.5: Design of best mixed-effect model fixed extrinsic structure for a) 1980s and 2010s cohorts and b) for 2010s cohorts. The best models ($\Delta\text{AICc} = 0$) are highlighted in bold.

a) 1982-1987 & 2013-2018 <i>Nobs</i> = 1535 <i>Nind</i> = 369 <i>Nyear</i> = 11					
Model	Fixed	df	logLik	Aicc	ΔAICc
M0		8	-359.69	735.48	48.82
M1	T_300	9	-354.94	727.99	41.34
M2	Redfish Biomass	9	-334.44	687.01	0.35
M3	CIL_temp	9	-358.06	734.24	47.59
M4	T_300 + Redfish Biomass	10	-334.19	688.52	1.87
M5	T_300 + CIL_T	10	-353.82	727.79	41.13
M6	Redfish Biomass + CIL_T	10	-333.25	686.65	0.00
M7	T_300 + Redfish Biomass + CIL_T	11	-333.16	688.49	1.84
b) 2013-2018 <i>Nobs</i> = 1152 <i>Nind</i> = 270 <i>Nyear</i> = 6					
Model	Fixed	df	logLik	Aicc	ΔAICc
M8	T_200	9	-262.59	543.34	5.29
M9	Redfish Biomass	9	-259.95	538.06	0.00
M10	T_200 + Redfish Biomass	10	-259.15	538.50	0.44
M11	T_200 + Redfish Biomass + CIL_T	11	-259.00	540.23	2.18
M12	T_200+ Redfish Biomass + CIL_T + O_300	12	-258.66	541.59	3.54
M13	T_200 + Redfish Biomass + CIL_T + O_300 + Shrimp Biomass	13	-256.65	539.61	1.56
M14	T_200 + Redfish Biomass + CIL_T + O_300 + Shrimp Biomass + C+hyperboreus summer + C+finmarchicus summer	13	-256.65	539.61	1.56
M15	T_200 + Redfish Biomass + CIL_T + O_300 + Shrimp Biomass + C+hyperboreus fall + C+finmarchicus fall	13	-256.65	539.61	1.56
M16	T_200 + Redfish Biomass + CIL_T + O_300 + Shrimp Biomass + C+hyperboreus anual + C+finmarchicus anual	13	-258.53	541.34	3.28
Mbio	Redfish Biomass + Shrimp Biomass + C+hyperboreus anual + C+finmarchicus anual	12	-259.32	540.87	2.82
Menv	T_200+ CIL_T + O_300	11	-262.59	543.34	5.29

Table 3.3: Variance component and parameter estimates describing growth variation in redfish (*Sebastes* sp.) for a) the best mixed-effects model M6 for 1980s and 2010s, b) the best mixed-effect model M9 for 2010s, and c) the second best mixed-effect model M10 for 2010s. Significant p-value are highlighted in bold.

a) <i>Model M6</i>		<i>Nobs = 1535 Nind = 369 Nyear = 10</i>				
	Random effect	Variance	Std dev	Correlation		
FishID	(Intercept)	0.09	0.31			
Age FishID		0.06	0.24	-0.91		
Year	(Intercept)	0.0005	0.02			
Residuals		0.07	0.27			
	Fixed effect	Estimate	SE	df	t-value	p-value
	(Intercept)	5.92	0.05	181.20	110.97	< 0.001
Age		-0.40	0.04	36.73	-8.99	< 0.001
AAC		-0.38	0.08	138.57	-4.46	< 0.001
Redfish Biomass		-0.06	0.02	21.76	-3.49	0.0021
CIL_temp		-0.02	0.01	10.70	-1.46	0.1733
Conditional R ²		0.52				
Marginal R ²		0.34				
b) <i>Model M9</i>		<i>Nobs = 1152 Nind = 270 Nyear = 6</i>				
	Random effect	Variance	Std dev	Correlation		
FishID	(Intercept)	0.10	0.32			
Age FishID		0.07	0.26	-0.91		
Year	(Intercept)	0.0002	0.02			
Residuals		0.07	0.26			
	Fixed effect	Estimate	SE	df	t-value	p-value
	(Intercept)	5.85	0.06	118.30	92.75	< 0.001
Age		-0.33	0.05	15.62	-6.30	< 0.001
AAC		-0.44	0.09	82.75	-5.00	< 0.001
Redfish Biomass		-0.09	0.018	8.42	-4.738	0.0013
Conditional R ²		0.55				
Marginal R ²		0.37				

c) *Model M10*

Nobs = 1152 Nind = 270 Nyear = 6

Random effect		Variance	Std dev	Correlation		
FishID	(Intercept)	0.10	0.32			
Age FishID		0.07	0.26	-0.91		
Year	(Intercept)	0.0002	0.01			
Residuals		0.07	0.26			
Fixed effect		Estimate	SE	df	t-value	p-value
	(Intercept)	5.87	0.07	344.86	88.62	<0.001
Age		-0.38	0.07	400.39	-5.46	<0.001
AAC		-0.38	0.10	327.50	-3.83	<0.001
T_200m		0.03	0.02	10.03	1.16	0.2747
Redfish Biomass		-0.06	0.03	107.80	-2.50	0.0139
Conditional R ²		0.55				
Marginal R ²		0.37				

3.6.3 Growth variation

The extracted best linear unbiased predictors (BLUPs) for the Year random effect allowed us to visualize interannual variation in growth (**Figure 3.2**). Annual growth was higher on average for the 1980s year classes than for the 2010s year classes. Larger increments were observed in 1986 and 2015. The annual growth was predicted to be the lowest for 2018. BLUPs for Cohort random effect showed that the 1980, 1981 and 1982 year classes presented larger increment widths and that the 2012 and 2013 year classes presented the smallest.

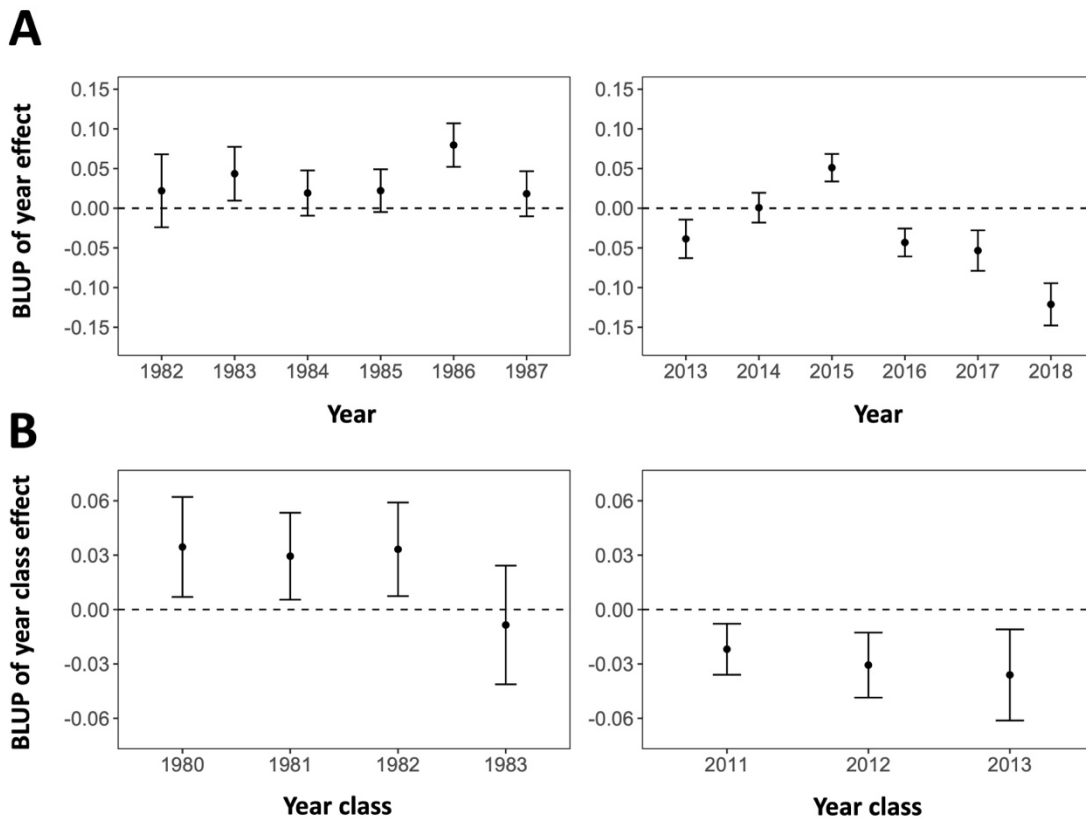


Figure 3.2: Redfish (*Sebastes* sp.) predicted A) interannual variation in growth, and B) between cohort variation in growth, represented by best linear unbiased predictors (BLUP \pm SE) respectively based on Year random effect estimates from model MR2 and Cohort random effect estimates from model MR3.

3.6.4 Intrinsic source of variation in growth

All factors combined, Age at increment formation was the main factor responsible for growth variation for both M6 and M9 models. Increment widths gradually declined as individuals aged. We observed a negative relationship between redfish growth and Age at capture (ACC), individuals captured at older ages presented lower growth. There was also significant individual variability in growth as demonstrated by the relatively high proportion of variance explained by FishID.

3.6.5 Extrinsic source of variation in growth

The final model M6 designed to investigate the drivers of growth for the longest time series available reported that redfish biomass presented a significant negative relationship with redfish growth (p-value = 0.002) (**Table 3.3**). Within the range of redfish biomass observed for the period, model M6 predicted a decrease in growth of 17.68% (**Table 3.4; Figure 3.3**). The temperature of the CIL was the second extrinsic factor that was kept by the AICc criterion in model M6, although it was not significant (p-value = 0.17). Growth was predicted to decrease by 6.81% with increasing temperature of the CIL (within the range of experienced CIL temperature values). A significant negative correlation was although found between CIL temperature and first increment width ($r = -0.9$; p-value = 0.0004).

In recent years (2013 to 2018, model M9), redfish biomass has remained one of the main extrinsic drivers of redfish growth (p-value = 0.0013), with a predicted decrease in growth of 23.72%. The second best AICc model M10 retained temperature at 200m depth that was not significant (p-value = 0.27) but presented a positive relationship with growth. Model M10 predicted a 5.12% increase in growth with warming temperatures and a decrease in growth of 18.43% with increasing stock biomass.

There was no significant correlation between the first increment width and any of the temperature parameters identified in the mixed effect models (200m: $r = 0.14$; p -value = 0.7674; 300m: $r = -0.08$, p -value=0.8389).

Table 3.4: Predicted percentage of change in redfish (*Sebastes* sp.) growth with extrinsic factors from best mixed-effects models.

Mixed effect model	Extrinsic factor	Predictor range	Predicted % of change in growth
<i>Model M6</i> 1982-1987 & 2013-2018	Redfish biomass	170 – 3000 Kt	-17.68
	CIL_temp	-0.9 – 0.1°C	-6.81
<i>Model M9</i> 2013-2018	Redfish biomass	170 – 3000 Kt	-23.72
<i>Model M10</i> 2013-2018	Redfish biomass	170 – 3000 Kt	-18.43
	T_200m	4.9 – 5.6°C	5.12

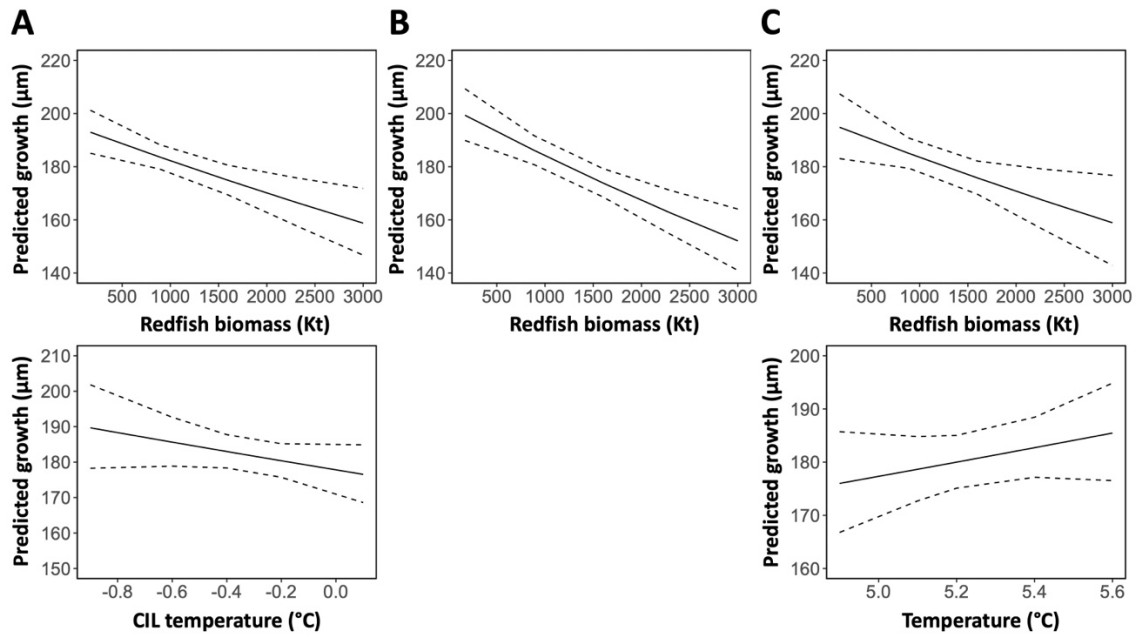


Figure 3.3: Predicted effects of environmental variables on redfish (*Sebastes* sp.) growth A) from model M6, B) from model M9 and C) from model M10. The dotted lines represent 95% confidence intervals.

3.6.6 Redfish annual growth trajectories

Autocorrelation analysis using Pearson's correlation of otolith annual increment widths indicated district average growth trajectories between 1980s strong year classes and the exceptional 2011-2013 year classes (**Figure 3.4**). Individuals from the 1980s year classes generally exhibited a positive correlation between increment widths since the first year of life. Only one exception is noted, with the weak negative correlation observed for increments 4 and 5. For individuals belonging to 2010s year classes, positive correlations were detected after age three, while the previous increment widths were negatively correlated.

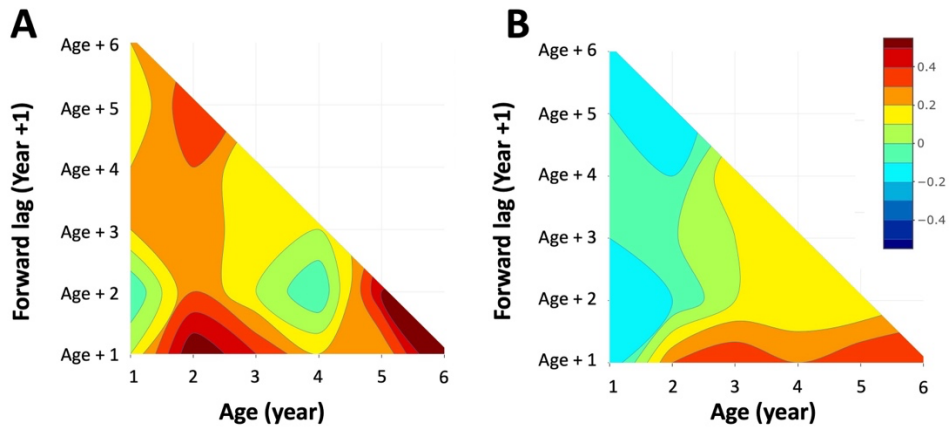


Figure 3.4: Pearson correlation coefficients between increment width relative to age of formation, and the width of the next annual increment formed at age+1, age+2...age+n, for redfish (*Sebastes* sp.) A) 1980s year classes and B) 2010s year classes.

3.7 DISCUSSION

The present study provides new perspectives on intrinsic and extrinsic drivers of growth variation in GSL redfish during the strong recruitment events that emerged under contrasting biotic and abiotic conditions in the 1980s and 2010s. A comparison of von Bertalanffy growth parameters derived from back-calculated individual length-at-age revealed slower growth rates and smaller sizes at age in the 2010s relative to the 1980s. Density-dependence was identified as the main determinant driving growth variation between the two periods. The notable increase in temperature in the GSL system from the 1980s to the 2010s was associated with both positive and negative effects on redfish growth. Growth was positively linked to increasing temperatures of the deep layer of the water column, where individuals settle at the pre-adult stage. However, a negative relationship between growth and increasing temperature in the cold intermediate layer was observed. Rather than being attributable to a direct effect of CIL temperature on redfish growth, this observation could be explained by the negative relationship between the abundance of the copepod *Calanus hyperboreus*, one of the main prey of early juvenile redfish (Brown-

Vuillemin et al., 2022; Brown-Vuillemin et al., 2023), and CIL temperature (Blais et al., 2021). Finally, the analysis of growth trajectories through increment autocorrelation highlighted the importance of a carryover effect in the growth potential of strong year classes of redbfish.

3.7.1 Density-dependent feedback on growth

Challenging the paradigm that density-dependent effects on survival outweigh density-dependent effects on growth in fish populations (Lorenzen & Enberg, 2002; Lorenzen, 2008), several studies have emphasized that density-dependence in growth is more frequent than expected and often occurs in conjunction with density-dependence in recruitment (Lorenzen & Enberg, 2002; Zimmerman et al., 2018). Ecologically, density-dependent growth during the juvenile and adult stages of fish results from the reduction of individual feeding success through intraspecific competition for prey (Beverton & Holt, 1957; Lorenzen & Enberg, 2002). Work from Zimmermann et al. (2018) revealed that population regulation in several species of the genus *Sebastes* represents a case where density-dependent growth during the pre-adult and adult stages can overcome the density-dependent effects on survival during early life. The importance of density-dependent mechanisms in regulating growth could be attributable to the fact that *Sebastes* species are typically characterized by spasmodic recruitment, leading to the extreme dominance of a single strong year class within the stock at the decadal scale (Licandeo et al., 2021; DFO, 2022). An inverse relationship between growth rate and year-class strength has been documented in several species of the genus *Sebastes* (Saborido-Rey et al., 2004).

Results from our model combined with estimated growth trajectories indicated that growth variation among strong year classes in GSL redbfish was primarily driven by stock density, and likely resulted from very high competition for food. It is worth noting that the lack of monitoring of abundance or biomass indices of other key zooplankton and invertebrate prey species in the GSL (e.g. the amphipod *Themisto* sp, the pink shrimp

Pasiphaea multidentata, Brown-Vuillemin et al., 2022) likely prevented us from capturing the full effect of prey availability on redfish growth. Recruitment of *S. mentella* from the GSL in the early 2010s was of unprecedented level relative to any other recruitment event since the stock has been monitored, including the strong year classes from the early 1980s (DFO, 2022). Following the onset of the strong 2011-2013 year classes, redfish reached a record estimated biomass of 4.4 million tons in 2019, representing about 90% of the total biomass sampled in the annual DFO bottom trawl survey (DFO, 2022). In comparison, the 1988 redfish biomass, which followed the 1980-1981 year classes was more than 5 times lower, estimated to be ca. 800,000 tons (DFO, 2022).

The extreme nature of the recruitment event of the 2010s likely exacerbated density-dependent feedbacks, which were more evident than in the 1980s. In a study of redfish diet composition over three decades, Brown-Vuillemin et al. (2022) noted the emergence of cannibalism in the 2010s as a response to the onset of the strong year classes. Cannibalism is considered a significant regulator of fish population density (Ricker, 1954; Smith & Reay, 1991) and its occurrence has been documented in several populations experiencing high conspecific density (reviewed by Pereira et al, 2017). In the case of GSL redfish, the sudden increase in cannibalism was interpreted as a density-dependent response in the context of rapidly decreasing shrimp abundance (Brown-Vuillemin et al., 2022; Bourdages et al., 2022). In addition to the change in diet composition, a significant decrease in size at maturity was observed in individuals from the 2011–2013 year classes (DFO, 2022), a characteristic often attributed to suboptimal growth (Trippel et al., 1995). Histological examination of the gonads in individuals of *S. mentella* from the recent strong year classes revealed a reduction in the size at which 50% of individuals are mature (L_{50}) from 21.7 cm to 18.1 cm for males and from 23.6 cm to 19.2 cm for females (DFO, 2022; Brulé et al., 2024). These changes in diet composition and size at maturity suggest that the slow growth associated with the extreme abundance of the recent 2011-2013 cohorts was due to strong competition pressure for prey resources.

The strength of the density-dependent feedback on growth will likely increase as the 2011–2013 year classes mature. This is attributed to the projected further decline in the

biomass of redfish preferred prey, the northern shrimp (*Pandalus borealis*), combined with increased individual energy requirements as the deep waters of the GSL warm (Brett, 1979). In addition, cannibalism is expected to intensify as individuals reach larger sizes and transition to a more piscivorous diet (Brown-Vuillemin et al., 2022) which is likely to affect juvenile redfish survival and limit the emergence of new strong year classes in the mid-term. Ultimately, a better mechanistic understanding of the density-dependent dynamics that occur following the emergence of strong year classes would facilitate the development of management strategies designed to maximize the long-term growth potential of the stock (Licandeo et al., 2020).

3.7.2 Temperature effect on growth variation

Temperature is recognized as the main driver of growth in marine ectotherms including fish (Brett, 1979; Jobling, 1996). As the current warming of marine ecosystems on the global scale is predicted to intensify in forthcoming years (IPCC, 2019; Fox-Kemper et al., 2021), determining the effect of temperature on fish growth has become a primary goal of otolith biochronology studies. These investigations have revealed either positive (Denechaud et al., 2020), negative (e.g., after exceeding the thermal optimum, Martino et al., 2019) or contrasting (Smolinski et al., 2020) age-dependent responses to temperature. Variability in temperature has also been identified as a key factor regulating North Atlantic groundfish growth and stock dynamics (Swain et al., 2003), including redfish (Devine & Haedrich 2011).

In the present study, the 2010s otolith chronology revealed that GSL redfish growth positively correlated with temperature in their deep-water habitat, which has undergone rapid warming in the past two decades (Galbraith et al., 2021). Gene expression data on the growth of GSL redfish supports our findings of a positive link between growth and temperature (Martínez-Silva et al., 2022). While increasing temperature is positively linked to growth in redfish, its effect on the production of preferred redfish prey may be the opposite. For example, local stocks of the northern shrimp (*Pandalus borealis*) have been rapidly declining since 2019, which has been attributed to the warming of their habitat combined with

predation by redbfish (Bourdages et al., 2022; Brown-Vuillemin et al., 2022). In the context of decreasing prey availability, the higher energy requirements to fuel fast growth at high temperatures could explain the relatively slow growth trajectory exhibited by redbfish in the 2010s.

Our results also showed that the temperature of the CIL was negatively associated with the growth rate of redbfish. The lower growth of redbfish in the 2010s coincided with a warmer CIL temperature (mean -0.1°C during 2012-2018), compared to the 1980s (mean -0.3°C during 1982-1987). In species that spend part of their life cycle in association with the CIL, such as Atlantic cod, it has been hypothesized that cold CIL temperatures would negatively affect growth, condition, and possibly feeding rates of individuals (Gilbert and Pettigrew, 1997; Dutil et al., 1999). In redbfish, because juveniles and adults distribute in the relatively warm deep layer and do not associate closely with the CIL, we hypothesize that the observed CIL temperature effect on growth variation operates indirectly through prey availability, rather than through direct exposure to cold temperatures. Variability in the temperature and thickness of the CIL determines the extent of habitat available for several cold-water species occurring in the GSL. For example, Blais et al. (2021) and Starr et al. (2002) reported that high biomass of respectively the large calanoid *Calanus hyperboreus* and that of the amphipod *Themisto* sp. was associated with years of cold CIL temperature. Northern shrimp abundance is also dependent on a cold CIL (Le Corre et al., 2021). Given that *C. hyperboreus* and *Themisto* sp., as well as Northern shrimp respectively represent the preferred prey of small-size and mid-size redbfish (Brown-Vuillemin et al., 2022), future redbfish growth potential in the GSL will depend on the cost-benefit balance of habitat suitability under warming waters and intensifying competition for declining prey availability.

3.7.3 Intrinsic factors driving variation in growth

The decrease of increment widths with age is a consistent observation in otolith chronology studies and depicts the expected decline in fish somatic growth with age. Another interesting observation is the negative correlation between the fixed Age-at-capture (AAC)

effect with individual growth rate, which mostly seems to be related to increment width becoming narrower at older ages. The limited age structure of the dataset and the design of the mixed-effect model did not allow speculation on a possible selection process in favor of slow-growing individuals which would explain why individuals captured at older ages would have exhibited a slower growth rate.

Additionally, the limited age structure and cohort overlapping in our data likely contributed to the relatively small R^2 values observed from the different models, as well as the important residual variance. Including year classes from both high and low abundance in our statistical analysis would likely provide a more robust test of our hypothesis regarding environmental control on redfish growth through density-dependent pressure and temperature. However, we were limited by the spasmodic nature of the GSL redfish recruitment which systematically results in the underrepresentation of year classes characterized by recruitment failure. These weak year classes are too scarce to be quantitatively sampled by a random stratified monitoring survey.

Another notable observation is that among the random factors controlled in the mixed-effects models, the greatest variance in growth was attributable to inter-individual variability. We hypothesized that density-dependent pressure in strong recruitment events could explain the high inter-individual variability in growth observed in GSL redfish.

3.7.4 Importance of carryover effect in redfish growth

In animals, including fish, an individual's growth potential can be determined by past growth performance. This ecological concept, referred to as the “carry-over effect”, can be observed between adjacent life stages, through an individual’s life, or even across generations (O’Connor et al., 2014). The carry-over of growth potential can occur from the early larval stage of fish, which is reflected by strong autocorrelation of individual growth rate (Pepin et al., 2015), including in *S. mentella* from the GSL (Burns et al., 2021). In general, strong growth autocorrelation is observed under a fast mean growth rate (Tanaka et al., 2023). In year classes from the 1980s, a carry-over effect was clearly visible, with individuals

characterized by stable growth trajectories shortly after age 1. The fast or slow growth achieved during early stages thus carried over to later life stages.

Interestingly, there was more variability in the growth trajectories of the exceptionally strong 2010s year classes, for which a carry-over effect in growth was observed later in life. Before age 3, there was a negative correlation, albeit weak, in the width of successive annuli. The most likely mechanism that explains this negative correlation is density dependence: by following the dynamics of resource availability, individuals can compensate either by accelerating their growth rate to catch up or by slowing the transition between developmental stages to ensure better survival and maintenance of growth potential (Metcalf & Monaghan, 2001; Ali et al., 2003). In a situation where food is not limiting, it is less likely that an individual characterized by fast initial growth will end up growing slowly later in life. We thus hypothesized that during the exceptional 2011-2013 recruitment events, intense competition for food was responsible for the observed compensation in growth in the early life stages. The positive carryover effect in growth at a later life stage can be explained by the shift in redfish diet toward larger prey with higher nutritional value (Brown-Vuillemin et al., 2022).

Growth compensation in redfish exceptionally strong year classes was likely accompanied by early maturation, as indicated by a reduction in L_{50} of about 4 cm for both males and females compared to the last strong recruitment event in the 1980s (DFO, 2022; Brulé et al., 2024). The reduction in growth potential resulted in a significant reduction in the projected asymptotic length of individuals in the recent strong year classes. It is expected that the L_{inf} will not exceed 30 cm, which represents a decrease of almost 10 cm when compared to individuals from the 1980s cohorts (DFO, 2022).

In anticipation of the reopening of the fishery, the recent 2011-2013 year classes should sustain catches until the next episode of strong recruitment in the stock occurs. Our findings are consistent with other recent studies on the status of GSL redfish stock (Licandeo et al., 2020; DFO 2022; Brown-Vuillemin et al., 2022; Martínez-Silva et al., 2022; Brulé et al., 2024) which suggest that the growth potential of these strong recent year classes may be

destabilized by the significant density-dependent pressures inherent in this spasmodic stock. The current temperature increase, combined to the decreasing oxygen saturation levels observed in the GSL, are likely to exacerbate the density-dependent control on growth through prey depletion and increased energy requirements.

3.7.5 Funding information

This project was co-funded by Fisheries and Oceans Canada (DFO) and by the Ressources Aquatiques Québec research network (RAQ) as part of the partnership program “Return of Groundfish in the Estuary and Northern Gulf of St. Lawrence” supported by the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT) (#2020-RS4-265329). D.R. was supported by the Canada Research Chair Program.

3.7.6 Acknowledgments

We want to thank Fisheries and Oceans Canada (DFO) for providing otolith samples. We are also grateful to S. Gagné (UQAC), I. Allie (UQAC), and A.-L. Fortin (UQAC), who assisted with sample preparation, age estimations and otolith section annotations.

3.7.7 Contributions

All authors collectively developed the project's objectives and methodology. L.C. performed sample preparation and age estimations. L.C. conducted the statistical analysis and interpretation with additional input from O.M., D.R. and P.S. L.C. wrote the first draft of the manuscript. All authors reviewed, made significant contributions to the draft, and granted final approval for publication.

CONCLUSION GÉNÉRALE

7. SYNTHÈSE DES RÉSULTATS

7.1 Pouvoir discriminant de l’empreinte élémentaire dans le golfe du Saint-Laurent

La pertinence de l’utilisation de l’empreinte élémentaire des otolithes pour reconstruire les mouvements des poissons repose sur l’existence d’une variabilité spatiale des concentrations en éléments chimiques dans le système étudié (Bath et al., 2000 ; Elsdon & Gillanders, 2003a ; Elsdon et al., 2008). Cette variabilité spatiale est souvent associée à des relations prédictives avec certains paramètres environnementaux tels que la salinité ou la température, comme c’est le cas par exemple pour le strontium et le baryum (Elsdon & Gillanders, 2003a, b ; Miller, 2009 ; Izzo et al., 2018). Ainsi, la présence de gradients spatiaux dans les paramètres environnementaux tels que la température, les concentrations en oxygène dissous, ou encore la salinité, fait du GSL un environnement propice à l’application de la chimie des otolithes (**Figure 12**).

Les travaux présentés au **chapitre 1** ont permis de confirmer le pouvoir discriminant de l’empreinte élémentaire des otolithes dans le système du GSL. Nos résultats mettent en évidence 4 éléments chimiques : le lithium (Li), le sodium (Na), le strontium (Sr), et le baryum (Ba), dont les concentrations mesurées à la marge des otolithes permettent de distinguer clairement les individus du Saguenay de ceux du GSL, ainsi que les individus capturés dans le secteur ouest du GSL de ceux capturés dans les deux secteurs de l’est. En particulier, le Ba et le Sr se sont démarqués par leur capacité de discrimination spatiale élevée.

Nous avons identifié la présence d’un gradient spatial marqué, d’ouest en est, dans les concentrations en Ba, qui semble refléter le gradient longitudinal des concentrations en

oxygène dissous dans l'eau. Ce gradient longitudinal également observé chez le flétan du Groenland (Bassi et al., 2023a) semble débiter au niveau de l'estuaire du Saint-Laurent, comme démontré chez le capelan (Lazartigues et al., 2016), et s'étendre jusqu'à l'extérieur du détroit de Cabot (Campana et al., 2007). La variabilité spatiale des concentrations en Sr dans les otolithes semble, quant à elle, refléter les variations longitudinales et en profondeur des paramètres de température et de salinité de l'eau. Ces résultats sont cohérents avec les observations faites dans plusieurs autres systèmes caractérisés par des gradients environnementaux marqués (Secor & Rooker, 2000 ; Elsdon & Gillanders, 2003a ; Macdonald & Cook, 2010 ; Tanner et al., 2013).

C'est finalement sur la base de cette variabilité spatiale observée dans les concentrations en Sr et Ba dans entre les différents secteurs du GSL que ces deux éléments ont été sélectionnés pour les analyses des profils cœur-marge des otolithes dans le **chapitre 2**.

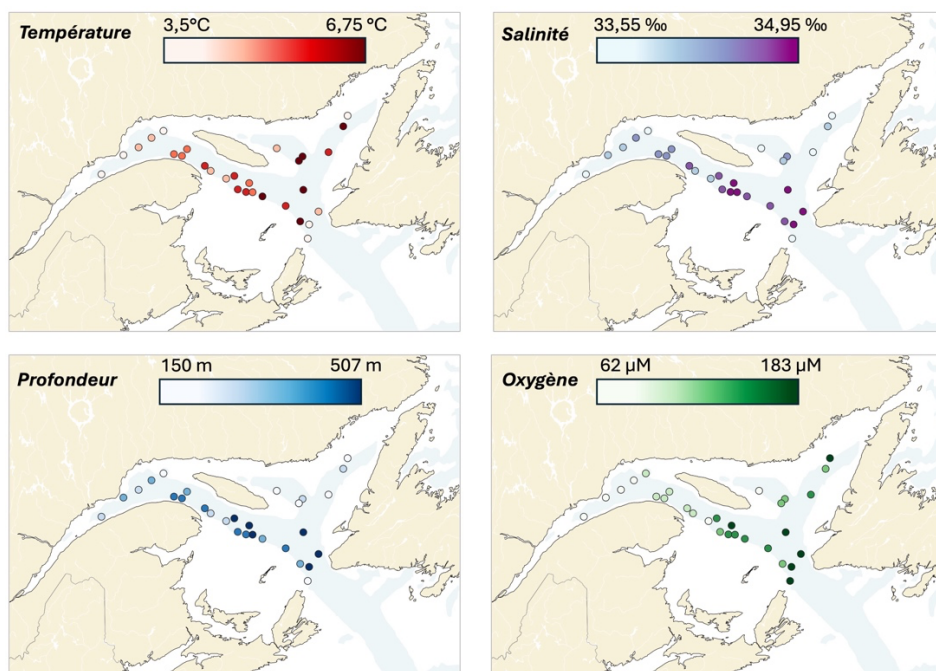


Figure 12 : Variabilité spatiale des paramètres environnementaux relevés aux stations d'échantillonnage des sébastes. Les mesures sont effectuées à l'aide d'un CTD équipé d'un capteur d'oxygène dissous déployé sur le chalut.

7.2 Origines natales

L'identification des origines natales et l'estimation de leur contribution aux habitats juvéniles ou adultes constituent la base de la caractérisation des patrons de connectivité au sein des populations de poissons marins (Thorrold et al., 2001 ; Standish et al., 2008). Dans le cas du sébaste, l'absence de relevés ichtyoplanctoniques récents ne nous permet pas de localiser précisément les zones d'extrusion des larves issues des dernières fortes cohortes. Dans ce contexte, nos travaux ont démontré que l'analyse de l'empreinte élémentaire du cœur de l'otolithe représente une méthode alternative utile pour évaluer la diversité des sources larvaires dans la population du GSL.

D'un point de vue méthodologique, nous avons mis en évidence au **chapitre 1** la pertinence d'utiliser l'analyse de groupement *random forest non supervisée* pour investiguer les patrons de connectivité entre les stades de vie lorsque la connaissance sur la localisation des habitats larvaires fait défaut (Gibb et al., 2017 ; Régnier et al., 2017 ; Wright et al., 2018a ; Artetxe-Arrate et al., 2019). Cette méthode d'analyse s'est avérée particulièrement adaptée en raison 1) de sa capacité à traiter un jeu de données présentant un nombre non négligeable de données manquantes et 2) de sa robustesse face aux observations aberrantes.

D'un point de vue écologique, nos travaux ont révélé l'existence présumée de deux sources larvaires dans la population, grâce à l'identification de deux empreintes élémentaires significativement différentes dans les cœurs d'otolithes de sébastes. Les concentrations élémentaires associées à chacune des sources, l'une plus typique de masses d'eau océaniques, et l'autre de masses d'eaux estuariennes, ainsi que les patrons de contribution spatiale des sources aux habitats pré-adultes offrent une première estimation de l'échelle spatiale de la connectivité à une échelle écologique. En particulier, la contribution pratiquement exclusive de la source estuarienne dans le fjord du Saguenay, ainsi que sa prédominance dans le secteur ouest du GSL, suggèrent l'existence de mécanismes de rétention des larves, et une échelle spatiale de dispersion plus limitée dans cette zone. À l'opposé, bien qu'un gradient d'ouest

en est soit perceptible, la contribution des deux sources aux trois secteurs du GSL est indicatrice de processus de dispersion des larves sur de plus grandes distances.

Finalement, les conclusions des travaux présentés au **chapitre 1** ont permis d'établir les bases nécessaires au chapitre 2 et à l'analyse des profils complets d'otolithe.

7.3. Connectivité et diversité des comportements migratoires

La haute résolution obtenue grâce à l'analyse des profils cœur-marge des otolithes offre l'opportunité d'approfondir la compréhension des patrons de connectivité à l'échelle de la vie entière des individus. Cette approche contribue également à affiner nos connaissances sur la diversité des mouvements chez le sébaste, qui était jusqu'à présent limitée à l'analyse de l'empreinte élémentaire obtenue à partir de la dissolution complète de l'otolithe (Campana et al., 2007).

D'un point de vue méthodologique, le **chapitre 2** constitue la toute première étude à utiliser l'analyse des profils d'otolithe pour décrire les mouvements chez le sébaste. Notre approche est d'autant plus innovante qu'elle se base sur la méthode de groupement de séries temporelles et sur l'algorithme de déformation temporelle dynamique (*Dynamic Time Warping*). Cette dernière considère chaque profil cœur-marge comme une série temporelle, et permet de grouper ensemble les profils présentant des variations similaires dans leurs concentrations élémentaires. Bien que cette méthode de groupement n'ait été appliquée que récemment à l'analyse des profils d'otolithes (Hobbs et al., 2019 ; Feyrer et al., 2020 ; Hegg & Kennedy, 2021 ; Xuan & Wang, 2023), les résultats prometteurs obtenus, sans connaissance préalable de l'existence de groupements au sein d'une population (Aghabozorgi et al., 2015), laissent présager une utilisation croissante dans le futur.

D'un point de vue écologique, les groupes de profils (clusters) sont interprétés comme 1) des ensembles d'individus ayant effectué des mouvements similaires 2) ayant rencontré des conditions environnementales semblables et/ou 3) présentant des similitudes sur le plan

physiologique. Sur ce principe, nous suggérons que l'hypothèse la plus crédible pour expliquer la présence exclusive de groupes de profils dans certaines localisations du GSL est l'existence de contingents dans la population. Le terme contingent se définit, selon Secor (2015), comme des groupes d'individus d'une même population qui présentent un comportement de migration similaire pendant les principales phases de leur cycle de vie. En particulier, les individus du Saguenay présentent des profils de Sr caractéristiques qui les distinguent des individus du GSL, suggérant que leur isolement géographique s'est produit tôt dans leur développement. Cette observation supporte l'hypothèse selon laquelle le recrutement des individus dans la population puits du fjord du Saguenay repose sur l'immigration de jeunes stades de vie depuis l'estuaire du GSL (Sirois et al., 2009). Nous avons également constaté que les individus dont les profils de Ba présentant des pics caractéristiques en fin de transect sont concentrés exclusivement dans la portion est du GSL. Cette observation suggère que ces individus ont pu être exposés à des conditions environnementales particulières, ou ont adopté un comportement de migration collectif. En particulier, ces concentrations élevées en Ba pourraient être indicatrices d'une migration hivernale des sébastes hors du GSL, une hypothèse que nos travaux ne permettent cependant pas de confirmer. Finalement, le patron de contribution des sources natales aux différents groupes de profils supporte l'hypothèse selon laquelle les processus de connectivité interviennent davantage au stade larvaire, tandis que le stade pré-adulte serait quant à lui moins mobile. Cette hypothèse est étayée par 1) la période planctonique relativement prolongée chez le sébaste, 2) par les capacités natatoires avancées dont sont pourvues les larves à l'extrusion leur permettant à la fois de se maintenir dans un milieu favorable ou de migrer activement, en conjonction avec 3) le régime des courants dans le système du GSL affectant la distribution des organismes planctoniques (par exemple Sourisseau et al., 2006).

7.3 Croissance annuelle du sébaste

Le recrutement chez le sébaste du GSL, et plus généralement chez les espèces du genre *Sebastes*, est qualifié de « spasmodique » (Planque et al., 2012 ; Ralston et al., 2013 ; Licandeo et al., 2020). Les évènements de fort recrutement responsables de la reconstitution du stock sont rares, et leur prédiction très complexe. Dans la population de sébaste du GSL, trois décennies ont séparé l'apparition des dernières fortes cohortes. Une période pendant laquelle les changements climatiques se sont accélérés, avec des répercussions possibles sur le potentiel de croissance des individus. Les hypothèses formulées dans le **chapitre 3** de cette thèse découlent de l'observation d'une réduction des tailles à l'âge ainsi que de la taille à la maturité sexuelle chez les cohortes 2011-2013 (MPO, 2021, 2022), suggérant l'existence de mécanismes affectant leur potentiel de croissance.

D'un point de vue méthodologique, nous avons mis en évidence au **chapitre 3** la pertinence d'utiliser les chronologies dérivées des otolithes pour étudier les facteurs responsables de la variabilité dans la croissance entre les cohortes 2011-2013 et celles apparues au début des années 1980. L'utilisation des modèles linéaires mixtes a permis 1) de partitionner la variance de la croissance entre des facteurs intrinsèques et extrinsèques, 2) de considérer l'interdépendance des mesures répétées sur un même individu et 3) d'explorer la variabilité interindividuelle dans la réponse de la croissance.

D'un point de vue écologique, le dernier chapitre de cette thèse a mis en évidence deux principaux facteurs responsables de la variabilité dans la croissance du sébaste : la biomasse du stock et la température. La densité sans précédent de sébaste à la suite de l'arrivée des cohortes 2011-2013 a généré une pression de compétition intense pour la nourriture, qui serait en cause dans la baisse du potentiel de croissance de cohortes les plus récentes. En ce qui concerne la température, nos résultats corroborent ceux de Martínez-Silva et al. (2022) et confirment que le réchauffement de l'habitat du sébaste affecte positivement la croissance. À l'inverse, le réchauffement de certaines masses d'eau du GSL, comme la couche intermédiaire froide (CIL), est à l'origine de la perte d'habitat de certaines proies du

sébaste d'origine arctique, ce qui viendrait potentiellement affecter la croissance du sébaste de manière indirecte. Les résultats de ce chapitre soulignent finalement que le potentiel de croissance futur du sébaste dans le GSL dépendra d'un équilibre coût-bénéfice entre la qualité de son habitat dans des eaux de plus en plus chaudes, et l'intensification des pressions de compétition pour des stocks de proies en déclin. Considérant l'augmentation des coûts métaboliques avec la prévision du réchauffement des eaux du GSL, il est probable que la réduction de la taille des individus se maintienne chez les futures cohortes qui apparaîtront dans le stock.

8. LIMITES DE L'ÉTUDE

8.1 Barotraumatisme

Étudier la connectivité et les mouvements chez le sébaste vient avec son lot de défis. Le premier vient de la mortalité associée au barotraumatisme subi par les individus capturés à grandes profondeurs et remontés trop rapidement en surface. Ce barotraumatisme touche particulièrement les espèces physoclistes, dont l'anatomie particulière de la vessie natatoire empêche l'élimination efficace des gaz lors d'une réduction rapide de la pression ambiante. Les gaz présents prennent alors de l'expansion, entraînant un gonflement excessif de la vessie, et pouvant provoquer sa rupture. La décompression des gaz peut aller jusqu'à l'expulsion des organes par l'œsophage et la bouche et conduire à la mort de l'individu (Rummer & Bennett, 2005 ; Jarvis & Lowe, 2008).

Cette particularité contraint l'utilisation de marqueurs artificiels pour suivre les mouvements chez le sébaste (télémetrie acoustique, balises satellites, etc.) malgré qu'ils offrent en général des interprétations moins équivoques des comportements migratoires sur de courtes échelles temporelles par rapport aux marqueurs naturels tels que l'empreinte élémentaire de l'otolithe. Malgré le potentiel d'effectuer un marquage *in situ* des sébastes

pour éviter le barotraumatisme, les très faibles taux de recapture des marques restent un défi majeur pour pouvoir appliquer cette méthode de suivi aux espèces d'eau profonde (Sigurdsson et al., 2006). L'analyse de l'empreinte élémentaire de l'otolithe demeure la méthode la plus appropriée pour étudier les déplacements chez le sébaste (Campana et al., 2007), et présente l'avantage de permettre un suivi de l'ensemble des stades ontogéniques de l'individu.

8.2 Complexe *Sebastes* sp.

L'ensemble des travaux présentés dans cette thèse considère l'espèce *Sebastes mentella*, l'une des deux espèces de sébaste présentes en sympatrie dans le GSL, et responsable de son retour fulgurant dans l'écosystème après des décennies de faible abondance. Bien que l'inclusion possible d'individus de l'espèce *Sebastes fasciatus* ne puisse être totalement écartée en l'absence d'une identification génétique, plusieurs paramètres et précautions prises permettent de minimiser ce risque. Tout d'abord, nos analyses se concentrent exclusivement sur les fortes cohortes apparues dans la population du GSL, celles du début des années 1980 (pour le chapitre 3) et celles du début des années 2010 (pour les chapitres 1, 2, et 3). Des analyses génétiques ont permis d'attribuer ces fortes cohortes à l'espèce *Sebastes mentella* à plus de 90% (MPO, 2018, 2022). De plus, nous avons écarté *Sebastes fasciatus* de nos analyses sur la base du dénombrement des rayons mous de la nageoire anale, le critère méristique utilisé par le MPO pour discriminer les espèces dans les relevés de recherche. Pour *S. mentella* le nombre de rayons mous est supérieur ou égal à 8, alors qu'il est inférieur ou égal à 7 pour *S. fasciatus* (Ni, 1982 ; Senay et al., 2021). Cette technique d'identification présente cependant un biais estimé autour de 10 % par rapport à une identification par la génétique (par exemple par locus de la malate déshydrogénase MDH-A*, Senay et al., 2022). Il est important de noter que ce biais est en faveur de la surestimation de *S. fasciatus* (Senay et al., 2022), diminuant ainsi la probabilité d'avoir inclus des individus de cette espèce dans nos analyses. Le potentiel de discrimination entre *S.*

mentella et *S. fasciatus* à l'aide de la morphométrie des otolithes, tel que démontré par les travaux de Stransky & MacLellan. (2005), mérite d'être réévalué et devrait faire l'objet d'un projet de recherche dans un futur proche.

8.3 Approche méthodologique adaptée à la croissance lente du sébaste

Le sébaste est une espèce à croissance lente, nécessitant près d'une décennie pour atteindre la maturité sexuelle et recruter dans le stock adulte (Campana, 1999). Cette particularité complexifie l'étude de la connectivité entre les stades ontogéniques, séparés par de longues périodes. En effet, les études ayant pour objectif d'identifier géographiquement l'origine natale d'une population adulte reposent généralement sur la méthodologie suivante : l'empreinte élémentaire du cœur de l'otolithe est extraite chez la population adulte d'origine inconnue, afin d'être réassignée à une collection d'empreintes élémentaires de référence provenant d'otolithes de larves capturées dans des localisations géographiques connues (**Figure 13**). La variabilité temporelle de l'empreinte élémentaire est un phénomène fréquemment observé qui nécessite que les réattributions d'empreintes élémentaires soient spécifiques à la cohorte étudiée (Elsdon et al., 2008). Par conséquent, retracer l'origine géographique exacte des cohortes 2011-2013 aurait nécessité (1) un échantillonnage exhaustif des larves issues de ces cohortes dans le GSL, une tâche qui représente un défi logistique, technique et financier majeur, et (2) le suivi de la cohorte pendant près d'une décennie afin d'échantillonner la population adulte dont on veut estimer l'origine. Face à ce défi, la présente thèse propose une alternative consistant à estimer le nombre d'origines natales potentielles dans la population de sébaste du GSL, à partir de l'analyse de l'empreinte élémentaire du cœur de l'otolithe. Cette approche est particulièrement indiquée pour estimer les patrons de connectivité en l'absence d'une collection d'empreintes de référence d'habitats larvaires géographiquement identifiés (Tanner et al., 2012 ; Régnier et al., 2017 ; Artetxe-Arrate et al., 2019 ; Avigliano et al., 2020).

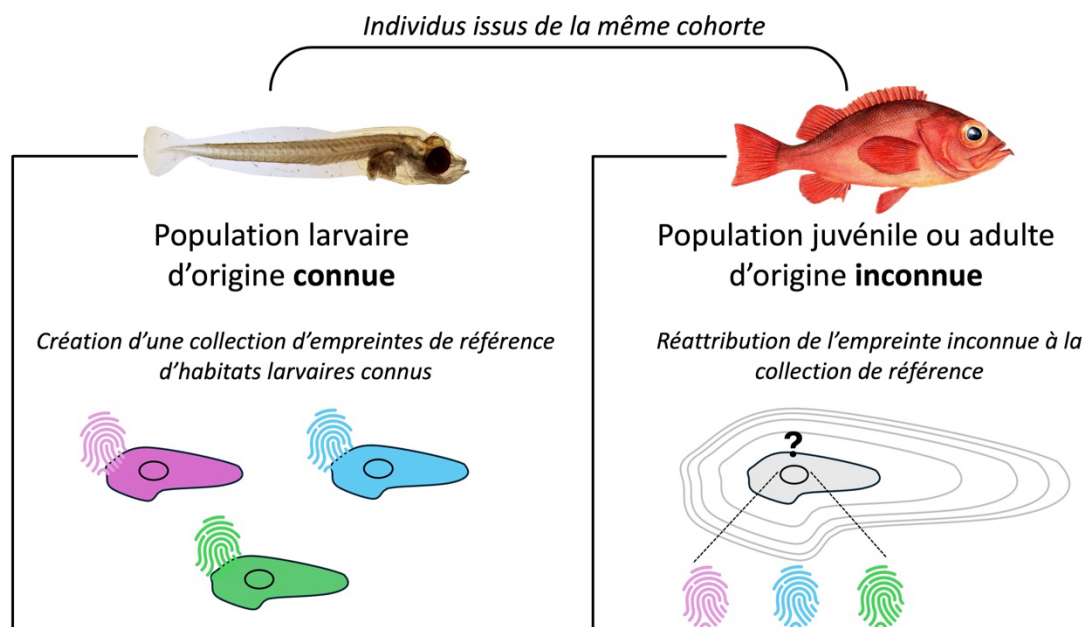


Figure 13 : Approche consistant à déterminer l'origine natale d'une population adulte : 1) réaliser un échantillonnage exhaustif des larves dans le système étudié, 2) extraire l'empreinte élémentaire du cœur de l'otolithe pour créer une collection d'empreintes de référence d'origines connues, 3) réaliser un échantillonnage exhaustif d'individus juvéniles ou adultes, issus de la même cohorte, pour lesquels on souhaite connaître l'origine natale, 4) réattribuer l'empreinte élémentaire de la portion larvaire de l'otolithe des individus d'origine inconnue à la collection d'empreintes de référence.

Nous avons également adapté la méthode d'analyse des profils cœur-marge à la croissance lente du sébaste. En effet, chez les espèces à croissance lente, il y a davantage de risque que les changements d'habitat entre les stades ontogéniques puissent être confondus avec 1) la variabilité temporelle de l'empreinte élémentaire dans un environnement où l'individu reste stationnaire, ou 2) l'influence d'un contrôle physiologique sur l'incorporation des éléments chimiques dans les otolithes. Par conséquent, les méthodes d'analyse visant à détecter des discontinuités dans les profils d'otolithes, telles que les algorithmes de zonage local ou global (par exemple Hedger et al., 2008 ; Vignon, 2015) sont exclues. En effet, à moins qu'il n'ait été établi au préalable que la migration est le principal facteur responsable des variations observées dans les concentrations en éléments chimiques entre les stades

larvaire et adulte, une grande précaution est requise dans leur interprétation. Ce projet de thèse a donc privilégié une approche parcimonieuse, où toute l'information chimique est conservée, plutôt que résumée. L'ensemble du profil élémentaire est considéré comme un même objet, et les individus partageant des profils similaires sont groupés ensemble grâce à une analyse de groupement de séries temporelles. Ces groupes d'individus sont interprétés comme présentant des traits d'histoire de vie similaires, ou ayant évolué dans des conditions environnementales semblables. Bien que cette approche limite la reconstruction précise des déplacements et la localisation spatiale des habitats occupés par le sébaste, elle demeure la plus prudente.

8.4 Approche méthodologique adaptée au changement de distribution en profondeur du sébaste

Un défi important dans la reconstruction des mouvements du sébaste grâce à la chimie de l'otolithe est le changement de distribution des individus vers des habitats plus profonds au cours de l'ontogénie. Les larves qui se développent dans la couche de surface (premiers 50 mètres de la colonne d'eau) pendant plusieurs mois, migrent ensuite vers les habitats juvéniles plus en profondeur, et finissent par s'établir au niveau des talus des chenaux profonds à l'âge adulte (Runge & de Lafontaine, 1996 ; Sévigny et al., 2000 ; Gascon, 2003 ; Senay et al., 2021). Dans notre étude, le déplacement des sébastes en profondeur est suggéré par 1) des concentrations en Sr systématiquement plus importantes dans les marges d'otolithes chez les individus capturés dans les chenaux profonds en 2018 par rapport à ceux capturés en 2016, qui coïncident avec 2) une profondeur moyenne de capture des sébastes plus importante en 2018 qu'en 2016 et 3) une augmentation graduelle de la concentration en Sr le long des profils d'otolithe d'autant plus marquée dans les secteurs de capture du GSL les plus profonds. Ce comportement complexifie les interprétations des mouvements à partir de l'empreinte élémentaire qui varie en 3 dimensions, le risque étant de confondre les mouvements verticaux avec les mouvements horizontaux. Afin de prévenir ce risque, il est

nécessaire de considérer le même stade ontogénique dans les réattributions d'empreintes élémentaires.

9. PERSPECTIVES DE RECHERCHE

9.1 Structure des stocks de l'Atlantique Nord-Ouest

Nos travaux ont permis de mettre en évidence l'échelle spatiale de variabilité de l'empreinte élémentaire, et démontré la pertinence de l'analyse de la chimie de l'otolithe pour discriminer des groupes d'individus ayant vécu dans des conditions environnementales distinctes. Une perspective de recherche de ce projet de doctorat serait d'utiliser la chimie de l'otolithe afin de déterminer la structure des stocks de sébaste de l'Atlantique Nord à une échelle temporelle écologique, c'est à dire pertinente pour la prise en compte des processus écologiques et biologiques se déroulant à l'échelle de la vie de l'individu.

Si l'on s'affranchit des contraintes financières et logistiques associées à la couverture spatiale pour un échantillonnage exhaustif des sébastes sur toute leur aire de distribution dans l'Atlantique Nord, il serait intéressant de mettre en perspective la description de la structure des stocks de sébaste à une échelle évolutive grâce à la génétique (Benestan et al., 2020) avec l'échelle écologique apportée par la chimie de l'otolithe. Une approche holistique renforcerait la robustesse des inférences sur la structure des stocks (Begg & Waldman, 1999). Pour ce faire, les sébastes seraient échantillonnés à l'âge adulte selon la même couverture spatiale d'échantillonnage que Benestan et al. (2020), soit de la mer du Labrador jusqu'au détroit de Davis. L'empreinte élémentaire serait extraite de la marge des otolithes par LA-ICP-MS, de sorte que la fenêtre temporelle qu'elle représente garantisse le potentiel de dispersion des individus entre les différents sites échantillonnés. L'influence de l'âge sur l'empreinte élémentaire devra être testée (par exemple à l'aide d'un modèle linéaire mixte qui considérerait le rayon de l'otolithe comme covariable). Les individus seraient ensuite

réattribués à leurs sites de capture respectifs grâce à une méthode statistique de classification, telle que l'analyse en fonction discriminante ou la classification *random forest*, par exemple. Des empreintes spatialement distinctes ainsi que des taux élevés de classification des individus dans leurs sites respectifs de capture suggéreraient l'existence de plusieurs stocks distincts. Un exercice similaire de classification à partir de l'empreinte du stade larvaire ou juvénile permettrait d'évaluer le degré de connectivité entre les différents stocks.

9.2 Processus d'incorporation des éléments chimiques dans les otolithes

Déterminer les mouvements exacts des individus est certainement l'objectif ultime des études utilisant la chimie de l'otolithe, toutefois, comme en témoigne notre expérience au cours de cette thèse, il est difficile à atteindre en pratique. L'une des raisons principales est le manque d'une compréhension fine des effets environnementaux, physiologiques, ontogéniques, et de leurs interactions, sur les processus d'incorporation des éléments chimiques dans les otolithes. Les études en laboratoire sont pertinentes pour appréhender ce type d'hypothèse (par exemple chez *Sebastes menlanops*, Miller, 2009), et offrent des résultats moins équivoques que les études sur le terrain (par exemple chez *Sebastes jordani*, Woodson et al., 2013). Cependant, les processus affectant l'incorporation des éléments étant spécifiques à l'élément, à l'espèce, ainsi qu'au système étudié, il serait pertinent de tester ces relations de manière spécifique chez *Sebastes mentella* dans le GSL. En particulier, il serait intéressant 1) de vérifier la relation entre la composition chimique de l'eau ambiante et celle des otolithes en calculant des coefficients de partition, 2) de tester l'effet de paramètres environnementaux tels que la température, l'oxygène dissous ou encore la salinité sur l'incorporation des éléments dans l'otolithe, 3) de tester l'influence du régime alimentaire, ou encore 4) de l'effet de changements physiologiques ou ontogéniques lorsque les individus sont maintenus en conditions environnementales constantes et/ou connues.

Un projet en cours, en collaboration entre l'Université du Québec à Rimouski, l'Université du Québec à Chicoutimi et Pêches et Océans Canada, impliquant un cheptel de

100 sébastes de l'espèce *Sebastes fasciatus* élevés en conditions contrôlées propose de tester l'effet de la diète sur l'empreinte élémentaire des otolithes (Gandin et al., *comm. pers.*). Les profils d'otolithes seront comparés entre des individus nourris pendant 6 mois exclusivement avec du capelan (*Mallotus villosus*), exclusivement avec de la crevette nordique (*Pandalus borealis*) ou avec un mélange des deux. Ce genre d'étude appliqué à *S. mentella* permettrait d'apporter des précisions quant aux hypothèses écologiques avancées dans le présent projet de thèse. Une comparaison entre les deux espèces de sébaste nous permettrait également d'obtenir plus d'informations sur les différences ou les similitudes interspécifiques quant aux processus d'incorporation des éléments chimiques dans les otolithes.

9.3 Migration saisonnière des sébastes hors du GSL

Une question non résolue dans les travaux présentés au chapitre 2 concerne le comportement migratoire saisonnier des sébastes hors du GSL en hiver. Ce comportement a été observé dans les relevés hivernaux effectués entre 1978 et 1993 (Atkinson, 1984 ; Morin et al., 1994), et suggéré par l'analyse de la chimie de l'otolithe chez des individus capturés au début des années 2000 (Campana et al., 2007). Cependant, nous ne savons pas si cette migration est toujours actuelle. Dans notre étude, nous ne disposons pas d'empreintes élémentaires caractéristiques de la zone supposée de concentration hivernale des sébastes, ce qui nous a empêchés de pouvoir attribuer les variations dans les profils élémentaires à des comportements précis ou à des habitats identifiés spatialement. Une approche permettant de vérifier cette hypothèse consisterait à 1) échantillonner les sébastes du GSL en été avec la couverture spatiale la plus large possible, 2) extraire l'empreinte élémentaire de la marge des otolithes, proxy du lieu de capture, afin de créer une collection d'empreintes élémentaires de référence, 3) effectuer un échantillonnage hivernal dans la zone de regroupement présumée des sébastes hors du GSL et 4) réattribuer l'empreinte élémentaire de l'été précédent la capture des sébastes en hiver, à la collection d'empreintes estivales de référence, et ainsi vérifier si les individus ont effectué une migration saisonnière hors du GSL (**Figure 14**). Le

relevé hivernal du MPO en 2024 permettra de récolter des otolithes de sébastes capturés dans la région 3Pn, 4Vn et 3Ps de l'OPANO, à partir desquels il sera possible de tester nos hypothèses.

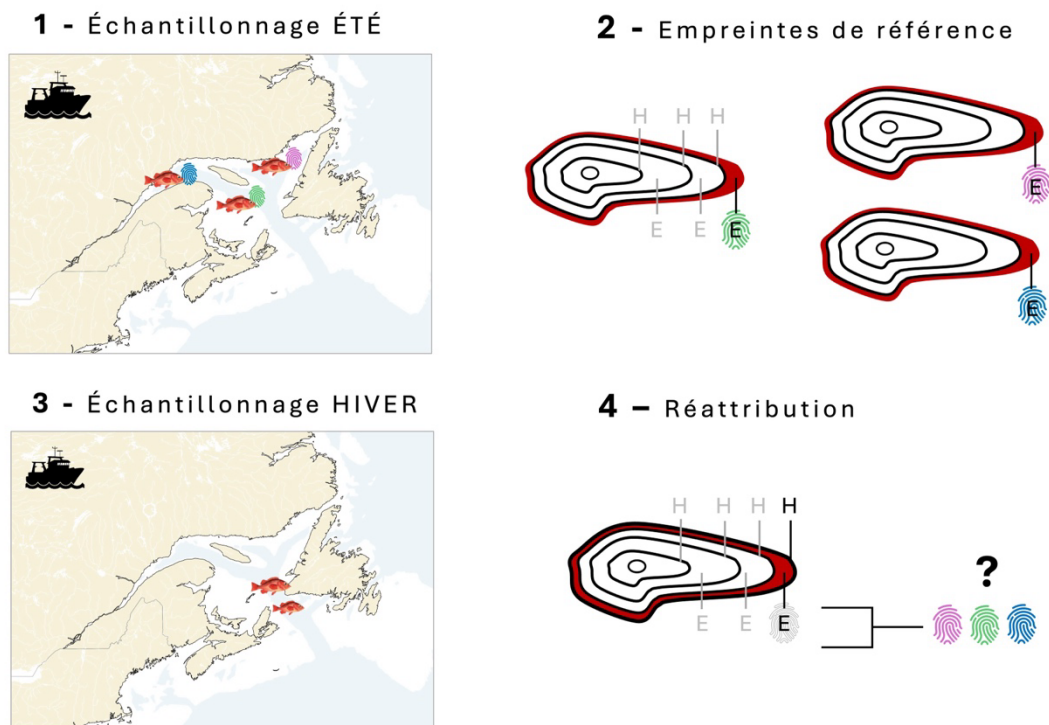


Figure 14 : Approche méthodologique proposée pour tester l'hypothèse de la migration hivernale des sébastes hors du GSL. L'anneau de croissance formé à l'hiver est marqué par la lettre « H » et celui formé à l'été par la lettre « E ».

9.4 Chronologies dérivées d'otolithes sur le long terme

Un intérêt croissant s'est manifesté ces dernières années pour les chronologies dérivées d'otolithe, ou biochronologies, et le potentiel d'utilisation des modèles linéaires mixtes pour étudier la variabilité de la croissance individuelle des poissons en réponse à différents

facteurs de leur environnement (Weisberg et al., 2010 ; Morrongiello & Thresher, 2015 ; Denechaud et al., 2020, **Figure 15**). Ce projet de thèse a accompli deux objectifs majeurs : 1) démontrer la pertinence des modèles linéaires mixtes pour étudier les facteurs intrinsèques et extrinsèques influençant la croissance individuelle chez le sébaste et 2) élaborer un protocole rigoureux pour la lecture d'âge ainsi que pour la mesure de la largeur des accroissements annuels chez le sébaste. L'acquisition de chronologies dérivées d'otolithes continues sur plusieurs décennies, issues de cohortes de différentes abondances, serait très pertinente afin d'affiner nos hypothèses sur les facteurs responsables de la variabilité de la croissance du sébaste. En particulier, l'intégration de paramètres climatiques dans les modèles d'évaluation des stocks de sébaste nécessite une compréhension approfondie de leurs effets (Cadigan et al., 2022). Dans cette perspective, l'analyse des chronologies dérivées d'otolithes apparaît comme une approche prometteuse pour approfondir notre hypothèse selon laquelle la croissance du sébaste est principalement régulée par la densité-dépendance plutôt que par un contrôle environnemental par la température. Un tel projet pourrait se concrétiser en exploitant les archives d'otolithes détenues par le MPO, provenant de la pêche commerciale et des relevés de recherche, et couvrant au moins les trois dernières décennies.

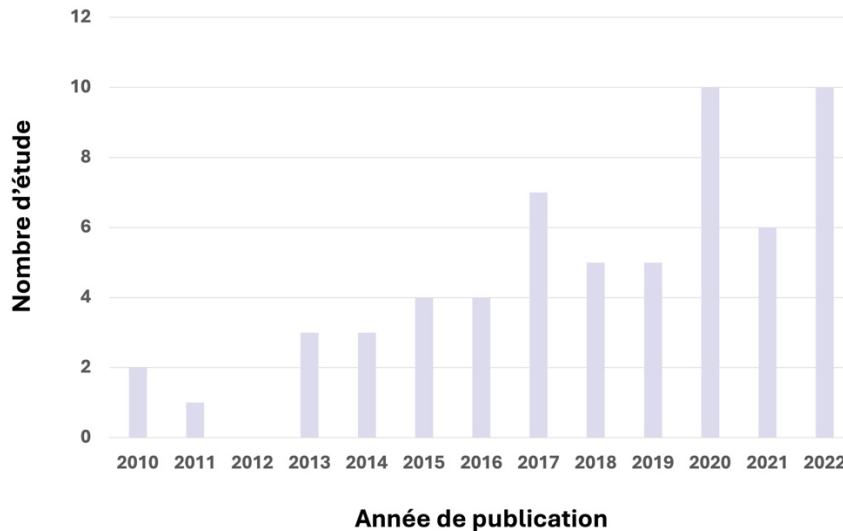


Figure 15 : Résultat d'une recherche *Web of Science* effectuée le 23 janvier 2023 présentant le nombre de publications par année contenant les deux mots clés « otolith biochronology » et « linear mixed-effect model » au cours de la période 2010-2022.

9.5 Le retour du sébaste dans le golfe du Saint-Laurent, un projet multidisciplinaire

Le projet « Retour des poissons de fond dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent » est une initiative multidisciplinaire dont les résultats des études menées sur l'écologie trophique, la dynamique du recrutement, ainsi que la réponse de l'expression génique de la croissance aux paramètres environnementaux, peuvent être interconnectés afin de fournir une description de la biologie et de l'écologie de l'espèce la plus complète possible.

Expression génique de la croissance et métabolisme – Les travaux de Martínez-Silva et al. (2022) ont permis d'identifier des indicateurs moléculaires de la régulation de la croissance et du métabolisme chez *S. mentella*. Dans leur étude, la variable poids a été utilisée comme proxy de la croissance afin d'identifier les gènes impliqués dans sa régulation. Pour affiner ces résultats, il serait intéressant de comparer l'expression des gènes avec une mesure directe de la croissance somatique de l'individu, déterminée à partir des otolithes. L'expression génique étant une mesure relativement instantanée, il serait pertinent d'utiliser

spécifiquement la taille du dernier accroissement de l'otolithe, ce dernier représentant la croissance du sébaste au cours de la dernière année de vie.

Martínez-Silva et al. (2022) ont également démontré que la température était un facteur clé influençant les variations de croissance et de condition des sébastes dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. Les auteurs ont observé une corrélation positive entre la température et le poids des individus, suggérant, à l'instar des résultats présentés dans le chapitre 3 de cette thèse, que les sébastes pourraient tirer un avantage écologique de l'accélération des changements environnementaux dans le GSL. Cette observation ouvre la voie à de nouvelles recherches sur les processus sous-jacents à cette relation positive. Il serait en effet intéressant d'examiner si cette corrélation est due 1) à un lien direct avec le métabolisme et l'allocation des ressources énergétiques, 2) à un lien indirect avec la qualité et la disponibilité des ressources en nourriture, ou 3) à une interaction entre ces deux facteurs. Des expériences en laboratoire évaluant l'augmentation de la température (et de la baisse des concentrations en oxygène) sur le taux métabolique chez *Sebastes* sp. (Guitard et al., *in prep*) permettront de tester ces différentes hypothèses.

Écologie trophique – Dans les travaux de la thèse de Brown-Vuillemin (2023) 3 approches méthodologiques sont combinées pour fournir une analyse détaillée du régime alimentaire du sébaste au cours de l'ontogénie, avec un niveau taxonomique élevé, et une approche quantitative de sa composition. Les résultats de cette étude peuvent être comparés à nos propres conclusions concernant la croissance et les mouvements du sébaste, déterminés par l'analyse de la structure et de la chimie des otolithes.

Comme abordé dans la section « *Processus d'incorporation des éléments chimiques dans les otolithes* », les concentrations de certains éléments chimiques mesurés dans les otolithes peuvent varier en fonction du régime alimentaire (Walther et al., 2010 ; Hüssy et al., 2020). Brown-Vuillemin (2023) a révélé une transition dans le régime alimentaire des sébastes au cours de leur développement. Il serait intéressant d'examiner si ce changement de régime, dominé dans un premier temps par le zooplancton, puis par des crevettes, et enfin par des poissons, se reflète dans les profils d'otolithes.

D'un point de vue écologique, le comportement de résidence ou de migration des sébastes pourrait être en lien avec la recherche en nourriture, l'abondance ou la qualité nutritionnelle de ses proies (par exemple Olsson et al., 2006), avec des répercussions potentielles sur la croissance (par exemple Gillanders et al., 2015). Chez le sébaste du GSL, le lien essentiel entre croissance et ressources en nourriture est illustré par la réduction du potentiel de croissance chez les cohortes 2011-2013, attribuée aux niveaux d'abondance sans précédent du stock et à l'intensité des pressions de compétition pour la nourriture. Brown-Vuillemin et al. (2022) ont mis en évidence des variations spatiales dans le régime alimentaire des sébastes, avec par exemple une contribution dominante de la crevette nordique dans les secteurs du chenal Esquiman et de l'ouest du GSL, où sa densité est la plus élevée. Si de futures recherches confirment le comportement résident des individus à l'âge adulte, l'intégration d'une composante spatiale dans l'étude des facteurs déterminants de la croissance serait pertinente.

Finalement, dans une tout autre perspective, considérer l'étude des isotopes stables du carbone $\delta^{13}\text{C}$ et de l'azote $\delta^{15}\text{N}$ dans les otolithes, en complément des éléments trace, permettrait d'améliorer nos connaissances sur la position trophique et les comportements alimentaires des sébastes (Grønkjær et al., 2013 ; Chung et al., 2023).

Déterminants de la croissance et du recrutement – Certains facteurs identifiés dans notre étude comme responsables de la variabilité dans la croissance chez le sébaste sont également impliqués dans la variabilité du recrutement (Burns, 2022). C'est le cas de la température et du volume de la couche intermédiaire froide (CIL), deux paramètres corrélés négativement. Nos résultats suggèrent qu'une augmentation de la température de la CIL (associée à une diminution de son volume) affecte négativement la croissance, ceci s'expliquant possiblement par une relation indirecte impliquant la réduction de l'habitat disponible pour les proies du sébaste d'origine arctique. Les travaux de la thèse de Burns (2022) suggèrent que l'augmentation de la température de la CIL et la diminution de son volume seraient, cette fois-ci, positivement corrélées avec la force du recrutement. Ces résultats nuancés soulignent la complexité des relations entre les facteurs qui favorisent la

croissance, et ceux qui favorisent la survie larvaire chez le sébaste. Il serait pertinent d'explorer de façon plus approfondie ces interactions.

La thèse de Burns. (2022) a également mis en évidence le lien essentiel qui unit le sébaste dans le GSL et le copépode *C. finmarchicus*. Dans notre étude, l'abondance de *C. finmarchicus* est un paramètre qui n'a pas été retenu dans la construction du meilleur modèle linéaire à effet mixte expliquant la variabilité dans la croissance du sébaste. Il serait intéressant, comme abordé dans la section « *Biochronologie sur le long terme* », d'obtenir des chronologies dérivées d'otolithes avec un plus grand nombre de données afin d'avoir une meilleure estimation du rôle de l'abondance de *C. finmarchicus* sur la croissance des jeunes stades de vie du sébaste.

Les mécanismes densité-dépendant révélés dans notre étude sur la croissance du sébaste semblent également intervenir dans la détermination de la force du recrutement. Burns. (2022) a mis en évidence que les événements de fort recrutement avaient lieu lorsque la biomasse du stock reproducteur (BSR) était à son plus faible niveau. L'hypothèse avancée pour expliquer cette absence apparente d'une relation stock-recrutement chez le sébaste est un contrôle densité-dépendant en lien avec le comportement cannibale des gros sébastes sur les plus jeunes (Burns, 2022 ; Cadigan et al., 2022). Les mécanismes dépendant de la densité semblent être d'une grande importance pour ce stock au recrutement spasmodique, et une attention particulière doit continuer de leur être portée dans l'élaboration de stratégies de gestion adaptées à la dynamique particulière de ce stock.

10. CONCLUSION

Le retour exceptionnel du sébaste dans le GSL a créé un besoin important d'actualiser les connaissances sur la biologie et l'écologie de l'espèce, et son interaction avec l'écosystème. L'objectif principal étant d'appliquer ces connaissances à la conception de mesures de gestion garantissant la durabilité de la pêcherie dans le GSL. Grâce à l'utilisation des propriétés structurelles et chimiques des otolithes, et avec l'appui d'une approche méthodologique innovante, ce projet de doctorat a contribué de manière significative aux objectifs initiaux du projet « Retour des poissons de fond dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent », offrant une meilleure compréhension de la connectivité, des mouvements, ainsi que de la croissance des individus.

Spécifiquement, nos travaux ont permis 1) de confirmer le potentiel d'utilisation de la chimie de l'otolithe pour étudier la connectivité au sein de la population de sébaste du GSL, 2) d'élucider les points d'origine des fortes cohortes, mettant en évidence l'existence de 2 sources potentielles dans la population du GSL, 3) d'étudier les processus de connectivité au cours de l'ontogénie à une échelle écologique, 4) d'identifier la présence d'une diversité dans les comportements migratoires, 5) de constater une réduction du potentiel de croissance chez les cohortes récentes, et finalement 6) d'identifier les facteurs extrinsèques et intrinsèques responsables de la variabilité dans la croissance du sébaste.

Finalement, entre le début et la fin de ce doctorat, la situation sur la pêche au sébaste aura évolué. Le 26 janvier 2024, la réouverture de la pêche commerciale dans le golfe du Saint-Laurent a été annoncée, mettant fin à 30 années de moratoire. Cette nouvelle très attendue ne marque cependant pas la fin des études sur le sébaste. Nous avons proposé quelques avenues de recherche qui pourraient faire suite au présent projet de thèse, dans le but de poursuivre les efforts d'alignement des stratégies de gestions avec la biologie et le comportement de l'espèce. Ces efforts doivent se poursuivre pour assurer la durabilité de la ressource face aux défis environnementaux à venir.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aghabozorgi, S., Shirkhorshidi, A. S., & Wah, T. Y. (2015). Time-series clustering—a decade review. *Information systems*, 53, 16-38.
- Ait Youcef, W., Lambert, Y., & Audet, C. (2015). Variations in length and growth of Greenland halibut juveniles in relation to environmental conditions. *Fisheries Research*, 167, 38-47.
- Ali, M., Nicieza, A., & Wootton, R. J. (2003). Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and Fisheries*, 4, 147-190.
- Andersen, K. H., Jacobsen, N. S., Jansen, T., & Beyer, J. E. (2017). When in life does density dependence occur in fish populations? *Fish and Fisheries*, 18, 656-667.
- Artetxe-Arrate, I., Fraile, I., Crook, D. A., Zudaire, I., Arrizabalaga, H., Greig, A., & Murua, H. (2019). Otolith microchemistry: a useful tool for investigating stock structure of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Indian Ocean. *Marine and Freshwater Research*, 70, 1708-1721.
- Atkinson, D. B. (1984). Distribution and abundance of beaked redfish in the Gulf of St. Lawrence, 1976-81. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 5, 189–197.
- Atkinson, D. B. & D. Power. (1991). The redfish stock issue in 3P, 4RST and 4VWX. Canadian Atlantic Fisheries Scientific Advisory Committee, Research Document. 91/38. 47p.
- Avigliano, E. (2022). Optimizing the methodological design in fish stock delineation from otolith chemistry: review of spatio-temporal analysis scales. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 30, 330-345.
- Avigliano, E., Ibañez, A., Fabrè, N., Callico Fortunato, R., Méndez, A., Pisonero, J., & Volpedo, A. V. (2020). White mullet *Mugil curema* population structure from Mexico and Brazil revealed by otolith chemistry. *Journal of Fish Biology*, 97, 1187-1200.
- Baker, R. R. (1978) *The Evolutionary Ecology of Animal Migration*. Hodder and Stoughton, London.

- Barnes, T. C., & Gillanders, B. M. (2013). Combined effects of extrinsic and intrinsic factors on otolith chemistry: Implications for environmental reconstructions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70, 1159–1166.
- Bartón, K. (2023). Package ‘MuMIn’. Version, 1.47.5. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bassi, L., Tremblay, R., Ferchaud, A. L., Bernatchez, L., Robert, D., & Sirois, P. (2023a). Connectivity and natal sources of Greenland halibut in the Gulf of St. Lawrence inferred from otolith chemistry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 80, 1301-1312.
- Bassi, L., Tremblay, R., Morissette, O., & Sirois, P. (2023b). Otolith elemental fingerprints reveal source-sink dynamics between two Greenland halibut nurseries in the St. Lawrence Estuary and Gulf. *Marine Ecology Progress Series*, 731, 217-229.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Bath, G. E., Thorrold, S. R., Jones, C. M., Campana, S. E., McLaren, J. W., & Lam, J. W. (2000). Strontium and barium uptake in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochimica et Cosmochimica acta*, 64, 1705-1714.
- Begg, G. A. & Waldman, J. R. (1999). An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research*, 43, 35-44.
- Benestan, L. M., Rougemont, Q., Senay, C., Normandeau, E., Parent, E., Rideout, R., Bernatchez, L., Lambert, Y., Audet, C., & Parent, G. J. (2020). Population genomics and history of speciation reveal fishery management gaps in two related redfish species (*Sebastes mentella* and *Sebastes fasciatus*). *Evolutionary Applications*, 14, 588-606.
- Bernier, R. Y., Jamieson, R. E. & Moore, A. M. (2018). Rapport de synthèse sur l'état de l'océan Atlantique. Rapport Technique Canadien des Sciences Halieutiques et Aquatiques 3167 : iii + 159 p.
- Beverton, R. J. H. & Holt, S. J. (1957). On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Investigations*, London, Series II, 19, 1-533.
- Bewers, J. M., Macaulay, I. D., & Sundby, B. (1974). Trace metals in the waters of the gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 11, 939–950.

- Blais, M., Galbraith, P. S., Plourde, S., Devred, E., Clay, S., Lehoux, C. & Devine L. (2021). Chemical and Biological Oceanographic Conditions in the Estuary and Gulf of St. Lawrence during 2020. Fisheries and Oceans Canada Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document 2021/060. iv + 67 p.
- Blais, M., Galbraith, P. S., Plourde, S., Scarratt, M., Devine, L., & Lehoux, C. (2019). Chemical and biological oceanographic conditions in the estuary and gulf of St. Lawrence during 2018. Fisheries and Oceans Canada Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document 2019/059, iv + 64 pp.
- Block, B. A., Teo, S. L., Walli, A., Boustany, A., Stokesbury, M. J., Farwell, C. J., Weng, K. C., Dewar, H. & Williams, T. D. (2005). Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. *Nature*, 434, 1121-1127.
- Bolle, L. J., Hunter, E., Rijnsdorp, A. D., Pastoors, M. A., Metcalfe, J. D., & Reynolds, J. D. (2005). Do tagging experiments tell the truth? Using electronic tags to evaluate conventional tagging data. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 236-246.
- Bouchard, C., Thorrold, S. R., & Fortier, L. (2015). Spatial segregation, dispersion and migration in early stages of polar cod *Boreogadus saida* revealed by otolith chemistry. *Marine Biology*, 162, 855–868.
- Bourdages, H. Roux, M.-J., Marquis, M. C., Galbraith, P., & Isabel, L. (2022). Assessment of northern shrimp stocks in the Estuary and Gulf of St. Lawrence in 2021: commercial fishery and research survey data. DFO Canadian Science Advisory Secretariat. Research Document 2022/027. xiv + 195.
- Bourdages, H., D. Archambault, B. Morin, A. Fréchet, L. Savard, F. Grégoire & M. Bérubé. (2003). Résultats préliminaires du relevé multidisciplinaire de poissons de fond et de crevette d'août 2003 dans le nord du golfe du Saint-Laurent. Secrétariat canadien de consultation scientifique de Pêche et Océans Canada, Document de recherche 2003/078.
- Bourdages, H., Savard, L., Archambault, D., & Valois, S. (2007). Results from the August 2004 and 2005 comparative fishing experiments in the northern gulf of St. Lawrence between the CCGS Alfred needler and the CCGS teleost. DFO Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 2750: ix + 57 p.
- Breiman, L. & A. Cutler. (2003). Random Forests Manual v4.0. Technical Report, University of California, Berkeley.
- Brett, J. R. (1979). Environmental factors and growth. In: Fish Physiology. Volume 8. Bioenergetics and Growth. Hoar, W. S., Randall, D.J., & Brett JR (eds). New York, USA: Academic Press. 599-675 pp.

- Brock, G., Pihur, V., Datta, Susmita., & Datta, Somnath. (2008). cIValid: an R package for cluster validation. *Journal of Statistical Software*, 25, 1–22.
- Brown-Vuillemin, S., Chabot, D., Nozères, C., Tremblay, R., Sirois, P., & Robert, D. (2022). Diet composition of redbfish (*Sebastes* sp.) during periods of population collapse and massive resurgence in the Gulf of St. Lawrence. *Frontiers in Marine Science*, 9, 963039.
- Brown-Vuillemin, S., Tremblay, R., Chabot, D., Sirois, P., & Robert, D. (2023). Feeding ecology of redbfish (*Sebastes* sp.) inferred from the integrated use of fatty acid profiles as complementary dietary tracers to stomach content analysis. *Journal of Fish Biology*, 102, 1049-1066.
- Brown-Vuillemin, S. (2023). Étude du régime alimentaire du sébaste (*Sebastes* sp.) dans le golfe du Saint-Laurent : utilisation complémentaire de trois approches méthodologiques (Mémoire de thèse, Université du Québec à Rimouski).
- Brown, R. J., & Severin, K. P. (2009). Otolith chemistry analyses indicate that water Sr: Ca is the primary factor influencing otolith Sr: Ca for freshwater and diadromous fish but not for marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66, 1790-1808.
- Brûlé, C., Benhalima, K., Roux, M. J., Parent, G. J., Chavarria, C., & Senay, C. (2024). Reduction in size-at-maturity in unprecedentedly strong cohorts of redbfish (*Sebastes mentella* and *S. fasciatus*) in the Gulf of St. Lawrence and Laurentian Channel. *Journal of Fish Biology*, 104, 1366-1385.
- 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, 15-28.
- Buckel, J. A., Sharack, B. L., & Zdanowicz, V. S. (2004). Effect of diet on otolith composition in *Pomatomus saltatrix*, an estuarine piscivore. *Journal of Fish Biology*, 64, 1469–1484.
- Bui, A. O. V., Castonguay, M., & Ouellet, P. (2012). Distribution and abundance of larval and juvenile fish in the Lower St. Lawrence Estuary: Connectivity among the Gulf, the Estuary, and the Saguenay Fjord. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences. 2981: ix + 46 pp.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, 33, 261–304.

- Burns, C. M., Lauzon, F., Plourde, S., Sirois, P., & Robert, D. (2020). Interannual variability of diet composition and prey preference of larval redfish (*Sebastes* spp.) in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Plankton Research*, 42, 581-594.
- Burns, C. M., Pepin, P., Plourde, S., Veillet, G., Sirois, P., & Robert, D. (2021). Revealing the relationship between feeding and growth of larval redfish (*Sebastes* sp.) in the Gulf of St. Lawrence. *ICES Journal of Marine Science*, 78(10), 3757-3766.
- Burns, C. (2022). Régime alimentaire, croissance, et facteurs de recrutement des larves de sébaste (*Sebastes mentella*) dans le golfe du Saint-Laurent (Mémoire de thèse, Université du Québec à Rimouski).
- Caddy, J. F., & Gulland, J. A. (1983). Historical patterns of fish stocks. *Marine Policy*, 7, 267-278.
- Cadigan, N. G., & Campana, S. E. (2016). Hierarchical model-based estimation of population growth curves for redfish (*Sebastes mentella* and *Sebastes fasciatus*) off the Eastern coast of Canada. *ICES Journal of Marine Science*, 74, 687-697.
- Cadigan, N. G., Duplisea, D. E., Senay, C., Parent, G. J., Winger, P. D., Linton, B., & Kristinsson, K. (2022). Northwest Atlantic redfish science priorities for managing an enigmatic species complex. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 79, 1572-1589.
- Cadrin, S. X., Bernreuther, M., Daniélsdóttir, A. K., Hjörleifsson, E., Johansen, T., Kerr, L., Kristinsson, K., Mariani, S., Nedreaas, K., Pampoulie, C., Planque, B., Reinert, J., Saborido-Rey, F., Sigurdsson, T., & Stransky, C. (2010). Population structure of beaked redfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats. *ICES Journal of Marine Science*, 67, 1617–1630.
- Campana, S. E., & Neilson, J. D. (1985). Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42, 1014-1032.
- Campana, S. E., Zwanenburg, K. C., & Smith, J.N. (1990). $^{210}\text{Pb}/^{226}\text{Ra}$ determination of longevity in redfish. *Canadian Fisheries and Aquatic Sciences*, 47, 163-165.
- Campana, S. E. (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series*, 188, 263-297.
- Campana, S. E., & Casselman, J. M. (1993). Stock discrimination using otolith shape analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50, 1062-1083.
- Campana, S. E., Chouinard, G.A., Hanson, J.M., Fréchet, A., & Bratley, J. (2000). Otolith elemental fingerprints as biological tracers of fish stocks. *Fisheries Research*, 46, 343–357.

- 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, 197-242.
- Campana, S. E., & Thorrold, S. R. (2001). Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 30-38.
- Campana, S. E. (2004). Photographic atlas of fish otoliths of the Northwest Atlantic Ocean (No. 133). NRC Research press, Ottawa.
- Campana, S. E. (2005). Otolith elemental composition as a natural marker of fish stocks. In *Stock identification methods* Academic Press. 227-245 pp.
- Campana, S. E., Valentin, A., Sévigny, J. M., & Power, D. (2007). Tracking seasonal migrations of redbfish (*Sebastes* spp.) in and around the Gulf of St. Lawrence using otolith elemental fingerprints. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64, 6-18.
- Campana, S. E., Valentin, A. E., MacLellan, S. E., & Groot, J. B. (2016). Image-enhanced burnt otoliths, bomb radiocarbon and the growth dynamics of redbfish (*Sebastes mentella* and *S. fasciatus*) off the eastern coast of Canada. *Marine and Freshwater Research*, 67, 925-936.
- Casselman, J. M. (1987). Determination of age and growth. In *The Biology of Fish Growth* (Weatherley, A. H. & Gill, H. S., eds). New York: Academic Press. 209–242 pp.
- Chapman, B. B., Hulthén, K., Brodersen, J., Nilsson, P. A., Skov, C., Hansson, L. A., & Brönmark, C. (2012). Partial migration in fishes: causes and consequences. *Journal of fish biology*, 81, 456-478.
- Chen, L., Liu, Y., Hu, Z., Gao, S., Zong, K., & Chen, H. (2011). Accurate determinations of fifty-four major and trace elements in carbonate by LA-ICP-MS using normalization strategy of bulk components as 100%. *Chemical Geology*, 284, 283–295.
- Cheung, W. W., Sarmiento, J. L., Dunne, J., Frölicher, T. L., Lam, V. W., Deng Palomares, M. L., Watson, R., & Pauly, D. (2013). Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. *Nature Climate Change*, 3, 254-258.
- Chung, M. T., Trueman, C. N., Godiksen, J. A., Holmstrup, M. E., & Grønkjær, P. (2019). Field metabolic rates of teleost fishes are recorded in otolith carbonate. *Communications Biology*, 2, 24.

- Clarke, L. M., Thorrold, S. R., & Conover, D. O. (2011). Population differences in otolith chemistry have a genetic basis in *Menidia menidia*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68, 105-114.
- Coffey, M., Dehairs, F., Collette, O., Luther, G., Church, T., & Jickells, T. (1997). The Behaviour of Dissolved Barium in Estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 45, 113–121.
- Cooke, S. J., Midwood, J. D., Thiem, J. D., Klimley, P., Lucas, M. C., Thorstad, E. B., Eiler, J., Holbrook, C. & Ebner, B. C. (2013). Tracking animals in freshwater with electronic tags: past, present and future. *Animal Biotelemetry*, 1, 1-19.
- Cossa, D., & Poulet, S.A. (1978). Survey of trace metal contents of suspended matter in the St. Lawrence Estuary and Saguenay Fjord. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 35, 338–345.
- Coussau, L., Robert, D., & Sirois, P. (2023). Spatiotemporal variability in otolith elemental fingerprint and the potential to determine Deepwater redbfish (*Sebastes mentella*) origins and migrations in the Estuary and Gulf of St. Lawrence, Canada. *Fisheries Research*, 265, 106739.
- Coussau, L., Robert, D., Morissette, O., & Sirois, P. (2024). Drivers of growth in strong year-classes of the Deepwater redbfish (*Sebastes mentella*) population from the Gulf of St. Lawrence derived from otolith increment-based growth chronologies [Manuscrit soumis pour publication].
- Cowen, R. K., & Sponaugle, S. (2009). Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science*, 1, 443-466.
- Cowen, R. K., Gawarkiewicz, G., Pineda, J., Thorrold, S. R., & Werner, F. E. (2007). Population connectivity in marine systems an overview. *Oceanography*, 20, 14-21.
- Crain, C. M., Halpern, B. S., Beck, M. W., & Kappel, C. V. (2009). Understanding and managing human threats to the coastal marine environment. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162, 39-62.
- Cushing, D. H., (1962). Recruitment to the North Sea Herring Stocks, Fisheries Investigations Series II, vol. 23. Number 5, London. pp. 45e71.
- Cushing, D. H. (1975). *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge University Press, UK, Cambridge. 277 pp.
- Cushing, D. H. (1982). *Fisheries Biology: A Study in Population Dynamics*. 2nd Edition. University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, USA. 295 pp.

- Dannevig, E. H. (1956). Chemical composition of the zones in cod otolith. *Journal du Conseil permanent international pour l'exploration de la mer* 21, 156-159.
- de Lafontaine, Y. (1990). Ichthyoplankton communities in the St. Lawrence Estuary: composition and dynamics. In: El-Sabh MI, Silverberg N. (Eds) *Oceanography of a large-scale estuarine system: the St. Lawrence*. Springer-Verlag, New York. 321–343 pp.
- de Pontual, H., Lagardère, F., Amara, R., Bohn, M., & Ogor, A. (2003). Influence of ontogenetic and environmental changes in the otolith microchemistry of juvenile sole (*Solea solea*). *Journal of Sea Research*, 50, 199–211.
- Degens, E. T., Deuser, W. G. & Haedrich, R. L. (1969). Molecular structure and composition of fish otoliths. *Marine Biology*, 2, 105-113.
- Denechaud, C., Smoliński, S., Geffen, A. J., Godiksen, J. A., & Campana, S. E. (2020). A century of fish growth in relation to climate change, population dynamics and exploitation. *Global Change Biology*, 26, 5661-5678.
- Devine, J. A., & Haedrich, R. L. (2011). The role of environmental conditions and exploitation in determining dynamics of redfish (*Sebastes* species) in the Northwest Atlantic. *Fisheries Oceanography*, 20, 66-81.
- DFO. (2021). Assessment of the Gulf of St. Lawrence (4RST) Greenland halibut stock in 2020. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Science Advisory Report 2021/017.
- DFO. (2022). Redfish (*Sebastes mentella* and *Sebastes fasciatus*) Stocks Assessment in Units 1 and 2 in 2021. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Science Advisory Report 2022/039.
- Dodson, J. J., Aubin-Horth, N., Thériault, V., & Páez, D. J. (2013). The evolutionary ecology of alternative migratory tactics in salmonid fishes. *Biological Reviews*, 88, 602-625.
- Doubleday, Z. A., Izzo, C., Haddy, J. A., Lyle, J. M., Ye, Q., & Gillanders, B. M. (2015). Long-term patterns in estuarine fish growth across two climatically divergent regions. *Oecologia*, 179, 1079-1090.
- Durant, J. M., Molinero, J. C., Ottersen, G., Reygondeau, G., Stige, L. C., & Langangen, Ø. (2019). Contrasting effects of rising temperatures on trophic interactions in marine ecosystems. *Scientific Reports*, 9, 15213.

- Dutil, J. D., Castonguay, M., Gilbert, D., & Gascon, D. (1999). Growth, condition, and environmental relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf of St. Lawrence and implications for management strategies in the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56, 1818-1831.
- Edwards, M., & Richardson, A (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430, 881–884.
- Elsdon, T. S., & Gillanders, B. M. (2003a). Reconstructing migratory patterns of fish based on environmental influences on otolith chemistry. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 13, 217-235.
- Elsdon, T. S., & Gillanders, B. M. (2003b). Relationship between water and otolith elemental concentrations in juvenile black bream *Acanthopagrus butcheri*. *Marine Ecology Progress Series*, 260, 263-272.
- Elsdon, T. S. & Gillanders, B. M., (2004). Fish otolith chemistry influenced by exposure to multiple environmental variables. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 313, 269–284.
- Elsdon, T. S., & Gillanders, B. M. (2006a). Identifying migratory contingents of fish by combining otolith Sr: Ca with temporal collections of ambient Sr: Ca concentrations. *Journal of Fish Biology*, 69, 643-657.
- Elsdon, T. S., & Gillanders, B. M. (2006b). Temporal variability in strontium, calcium, barium, and manganese in estuaries: implications for reconstructing environmental histories of fish from chemicals in calcified structures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 66, 147-156.
- Elsdon, T. S., Wells, B., Campana, S., Gillanders, B. M, Jones, C. M., Limburg, K. E, Secor, D. H., Thorrold, S. R., & Walther, B. D. (2008). Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: hypotheses, assumptions, limitations and inferences. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 46, 297-330.
- Environnement et Changement climatique Canada. (2023). Indicateurs canadiens de durabilité de l'environnement : État des principaux stocks de poissons. Disponible à : <https://www.canada.ca/fr/environnement-changement-climatique/services/indicateurs-environnementaux/etat-principaux-stocks-poissons.html>.
- FAO. (2003). The ecosystem approach to fisheries. FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries. No. 4, Suppl. 2. Rome, FAO. 2003. 112 p.

- Feyrer, F., Young, M., Fong, D., Limburg, K., & Johnson, R. (2020). Cryptic lives of conspicuous Animals: otolith chemistry chronicles life histories of coastal lagoon fishes. *Frontiers in Marine Science*, 7, 417.
- Fogarty, M. J., & Botsford, L. W. (2007). Population connectivity and spatial management of marine fisheries. *Oceanography*, 20, 112-123.
- Fowler, A. J., Hamer, P. A., & Kemp, J. (2017). Age-related otolith chemistry profiles help resolve demographics and meta-population structure of a widely-dispersed, coastal fishery species. *Fisheries Research*, 189, 77-94.
- Fox-Kemper, B., H. T. Hewitt, C. Xiao, G. Aðalgeirsdóttir, S. S. Drijfhout, T. L. Edwards, N. R. Golledge, M. Hemer, R. E. Kopp, G. Krinner, A. Mix, D. Notz, S. Nowicki, I. S. Nurhati, L. Ruiz, J.-B. Sallée, A. B. A. Slangen., & Y. Yu. (2021). Ocean, Cryosphere and Sea Level Change. In *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1211–1362.
- Francis, R. I. C. C. (1990). Back-calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology*, 36, 883-902.
- Francis, R. I. C. C. (2016). Growth in age-structured stock assessment models. *Fisheries Research*, 180, 77-86.
- Fry, F. E. J. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. *Fish Physiology*, 6, 1–98.
- Galbraith, P. S., Chassé, J., Caverhill, C., Nicot, P., Gilbert, D., Lefaiivre, D., & Lafleur, C. (2019). Physical Oceanographic Conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2018. DFO Canadian Scientific Advisory Secretariat. Research Document, 2019/046. v + 79 p.ii.
- Galbraith, P. S., Chassé, J., Shaw, J.-L., Dumas, J., Caverhill, C., Lefaiivre, D., & Lafleur, C., (2020). Physical oceanographic conditions in the gulf of St. Lawrence during 2019. DFO Canadian Scientific Advisory Secretariat. Research Document, 2020/30, iv + 88 pp.
- Galbraith, P. S., Chassé, J., Shaw, J.-L., Dumas, J., Caverhill, C., Lefaiivre, D., & Lafleur, C. (2021). Physical Oceanographic Conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2020. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document, 2021/045. iv + 81 p

- Galbraith, P. S., Chassé, J., Dumas, J., Shaw, J.-L., Caverhill, C., Lefaivre, D., & Lafleur, C. (2022). Physical Oceanographic Conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2021. DFO Canadian Scientific Advisory Secretariat. Research Document, 2022/034. iv + 83 p.
- Gary, S. F., Fox, A. D., Biastoch, A., Roberts, J. M., & Cunningham, S. A. (2020). Larval behaviour, dispersal and population connectivity in the deep sea. *Scientific reports*, 10, 10675.
- Gascon, D. (2003). Redfish multidisciplinary research zonal program (1995-1998). DFO Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 2462, xiii + 139 p.
- Gauthier, J., Marquis, M.-C., Ouellette-Plante, J., & Nozères, C. (2019). Gillnet scientific survey in the Saguenay fjord, 2000-2018. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document. 2019/039. iv + 45 p.
- Gauthier, S., & Rose, G. A. (2005). Diel vertical migration and shoaling heterogeneity in Atlantic redfish: effects on acoustic and bottom-trawl surveys. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 75e85.
- Gawarkiewicz, G., Monismith, S., & Largier, J. (2007). Observing larval transport processes affecting population connectivity: progress and challenges. *Oceanography*, 20, 40-53.
- Ghinter, L., Lambert, Y., & Audet, C. (2021). Juvenile greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) growth in the context of rising temperature in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Research*, 233, 105766.
- Gibb, F. M., Régnier, T., Donald, K., & Wright, P. J. (2017). Connectivity in the early life history of sandeel inferred from otolith microchemistry. *Journal of Sea Research*, 119, 8-16.
- 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(S1), 57-67.
- Gilbert, D. (2004). Propagation of temperature signals from the northwest Atlantic continental shelf edge into the Laurentian Channel. *ICES CM*, 2004, N-7.
- 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, 1654-1666.

- Gillanders, B. M. (2002a). Connectivity between juvenile and adult fish populations: do adults remain near their recruitment estuaries?. *Marine Ecology Progress Series*, 240, 215-223.
- Gillanders, B. M. (2002b). Temporal and spatial variability in elemental composition of otoliths: implications for determining stock identity and connectivity of populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 669-679.
- Gillanders, B. M., & Kingsford, M. J. (2003). Spatial variation in elemental composition of otoliths of three species of fish (family Sparidae). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 56, 1–16.
- Gillanders, B. M., Izzo, C., Doubleday, Z. A., & Ye, Q. (2015). Partial migration: growth varies between resident and migratory fish. *Biology letters*, 11, 20140850.
- Godin, J. G. J. (1997). Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford University Press, pp 10-36.
- Goethel, D. R., Quinn, T. J., & Cadrin, S. X. (2011). Incorporating spatial structure in stock assessment: movement modeling in marine fish population dynamics. *Reviews in Fisheries Science*, 19, 119-136.
- Grammer, G. L., Morrongiello, J. R., Izzo, C., Hawthorne, P. J., Middleton, J. F., & Gillanders, B. M. (2017). Coupling biogeochemical tracers with fish growth reveals physiological and environmental controls on otolith chemistry. *Ecological Monographs*, 87, 487–507.
- Grønkjær, P., Pedersen, J. B., Ankjærø, T. T., Kjeldsen, H., Heinemeier, J., Steingrund, P., Nielsen, J.M., & Christensen, J. T. (2013). Stable N and C isotopes in the organic matrix of fish otoliths: validation of a new approach for studying spatial and temporal changes in the trophic structure of aquatic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70, 143-146.
- Halliday, R. G., & Pinhorn, A. T. (2009). The roles of fishing and environmental change in the decline of Northwest Atlantic groundfish populations in the early 1990s. *Fisheries Research*, 97, 163-182.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H. S., Madin, E. M. P., Perry, M. T., R. Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., & Watson, R. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319, 948–952.

- Hamer, P. A., & Jenkins, G. P. (2007). Comparison of spatial variation in otolith chemistry of two fish species and relationships with water chemistry and otolith growth. *Journal of Fish Biology*, 71, 1035-1055.
- Harden Jones, F. R. (1968). *Fish Migration*. Edward Arnold, London, UK. 325 pp.
- Harrison, S., & Taylor, A. D. (1997). Empirical evidence for metapopulation dynamics. In *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*, pp. 27–42. Ed. by I. A. Hanski, and M. E. Gilpen. Academic Press, New York. 512 pp.
- Hastings, A., & Botsford, L. W. (2006). Persistence of spatial populations depends on returning home. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 6067-6072.
- Hedger, R. D., Atkinson, P. M., Thibault, I., & Dodson, J. J. (2008). A quantitative approach for classifying fish otolith strontium: calcium sequences into environmental histories. *Ecological Informatics*, 3, 207-217.
- Hegg, J. C., & Kennedy, B. P. (2021). Let's do the time warp again: non-linear time series matching as a tool for sequentially structured data in ecology. *Ecosphere*, 12, e03742.
- Heimbrand, Y., Limburg, K. E., Hüsey, K., Casini, M., Sjöberg, R., Palmén Bratt, A. M., Levinsky, S-E., Karpushevskaja, A., Radtke, C. & Öhlund, J. (2020). Seeking the true time: Exploring otolith chemistry as an age-determination tool. *Journal of Fish Biology*, 97, 552-565.
- 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* 1,5-38.
- Hobbs, J. A., Lewis, L. S., Willmes, M., Denney, C., & Bush, E. (2019). Complex life histories discovered in a critically endangered fish. *Scientific Reports*, 9, 16772.
- Houde, E. D. (1987). Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium*, 2,17-29.
- Hussey, N. E., Kessel, S. T., Aarestrup, K., Cooke, S. J., Cowley, P. D., Fisk, A. T., Harcourt R. G., Holland, K. N., Iverson, S. J., Kocik, J. F., Mills Flemming, J. E., & Whoriskey, F. G. (2015). Aquatic animal telemetry: a panoramic window into the underwater world. *Science*, 348, 1255642.

- Hüssy, K., & Mosegaard, H. (2004). Growth and otolith accretion characteristics modelled in a bioenergetics context. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 1021–1031.
- Hüssy, K., Gröger, J., Heidemann, F., Hinrichsen, H.-H., & Marohn, L. (2015). Slave to the rhythm: Seasonal signals in otolith microchemistry reveal age of eastern Baltic cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science*, 73, 1019–1032.
- Hüssy, K., Limburg, K. E., Pontual, H., De, Thomas, O. R. B., Cook, K., Heimbrand, Y., Blass, M., Sturrock, A. M., Hüssy, K., Limburg, K. E., Pontual, H., De, & Thomas, O. R. B. (2020). Trace element patterns in otoliths: the role of biomineralization. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 29, 445-477.
- Hutchings, J. A. & Myers, R. A. (1994). What can be learned from the collapse of a renewable resource? Atlantic cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51, 2126–2146.
- Hutchings J. A., & Myers R. A. (1995) The biological collapse of Atlantic cod off Newfoundland and Labrador: An exploration of historical changes in exploitation, harvesting technology, and management. In: Arnason R, Felt L (eds) *The North Atlantic fisheries: successes, failures and challenges*, Vol 3. The Institute of Island Studies, Charlottetown, P.E.I., p. 37-93.
- Hutchings, J. A. (1996). Spatial and temporal variation in the density of northern cod and a review of hypotheses for the stock's collapse. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 943–962.
- IPCC (2019). Summary for Policymakers. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate [H.-O. Pörtner, D. C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, N.M. Weyer (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA. 3–35 pp.
- Izzo, C., Reis-Santos, P., & Gillanders, B. M. (2018). Otolith chemistry does not just reflect environmental conditions: A meta-analytic evaluation. *Fish and Fisheries*, 19, 441-454.
- Jarvis, E. T., & Lowe, C. G. (2008). The effects of barotrauma on the catch-and-release survival of southern California nearshore and shelf rockfish (Scorpaenidae, *Sebastes* spp.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65, 1286–1296.
- Jessop, B. M., Shiao, J. C., Iizuka, Y., & Tzeng, W. N. (2002). Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology Progress Series*, 233, 217-229.

- Jobling, M. (1996). Temperature and growth: modulation of growth rate via temperature change. In: *Global Warming: Implications for Freshwater and Marine Fish*. London UK. Wood CM, McDonald DG (eds). 225–253 pp.
- Kalish, J. M. (1989). Otolith microchemistry: validation of the effects of physiology, age and environment on otolith composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 132(3), 151-178.
- Kashef, N. S., Sogard, S. M., Fisher, R., & Largier, J. L. (2014). Ontogeny of critical swimming speeds for larval and pelagic juvenile rockfishes (*Sebastes* spp., family Scorpaenidae). *Marine Ecology Progress Series*, 500, 231-243.
- Kaufman, L., & Rousseeuw, P. J. (1990). Finding Groups in Data: An Introduction to Cluster Analysis. *Wiley Series in Probability and Mathematical Statistics*. John Wiley & Sons, New York.
- Kerr, L. A., & Secor, D. H. (2009). Bioenergetic trajectories underlying partial migration in Patuxent River (Chesapeake Bay) white perch (*Morone americana*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66, 602-612.
- Kerr, L. A., & Campana, S. E. (2014). Chemical composition of fish hard parts as a natural marker of fish stocks. In *Stock identification methods*. Academic Press. 205-234 pp.
- Kingsford M. J, Leis J. M, Shanks A, Lindeman K. C, Morgan S. G, & Pineda J. (2002). Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bulletin of Marine Science*, 70, 309–40.
- Koutitonsky V. G., & Bugden G. L. (1991). The physical oceanography of the Gulf of St Lawrence: a review with emphasis on the synoptic variability of the motion. In: Theriault J.-C. (Ed.), *The Gulf of St Lawrence: Small Ocean or Big Estuary?* *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 113, 57–90.
- Kritzer, J. P., & Sale, P. F. (2004). Metapopulation ecology in the sea: from Levins' model to marine ecology and fisheries science. *Fish and Fisheries*, 5, 131-140.
- Largier, J. L. (2003). Considerations in estimating larval dispersal distances from oceanographic data. *Ecological Applications*, 13, S71–S89.
- Lauzier, L. M. & Trites, R. W. (1958). The Deep Waters in the Laurentian Channel. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 15, 1247–1257.
- Lazartigues, A. V., Plourde, S., Dodson, J. J., Morissette, O., Ouellet, P., & Sirois, P. (2016). Determining natal sources of capelin in a boreal marine park using otolith microchemistry. *ICES Journal of Marine Science*, 73, 2644-2652.

- Lazartigues, A. V., Sirois, P., & Savard, D. (2014). LA-ICP-MS analysis of small samples: Carbonate reference materials and larval fish otoliths. *Geostandards and Geoanalytical Research*, 38, 225-240.
- Le Corre, N., Pepin, P., Han, G., & Ma, Z. (2021). Potential impact of climate change on northern shrimp habitats and connectivity on the Newfoundland and Labrador continental shelves. *Fisheries Oceanography*, 30, 331-347.
- Leaman, B. M., & Nagtegaal, D. A. (1987). Age validation and revised natural mortality rate for yellowtail rockfish. *Transactions of the American Fisheries Society*, 116, 171–175.
- Lear, W. H., & L. S. Parsons (1993). History and management of the fishery for northern cod in NAFO Divisions 2J, 3K and 3L. In: *Perspectives on Canadian fisheries management*, L. S. Parsons and W. H. Lear (eds).
- Lear, W. H. (1998). History of fisheries in the Northwest Atlantic: the 500-year perspective. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 23, 41-74.
- Leggett, W. C. (1977). The ecology of fish migrations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8, 285-308.
- Leis, J. M. (2006). Are larvae of demersal fishes plankton or nekton? *Advances in Marine Biology*, 51, 57-141.
- Lennox, R. J., Paukert, C. P., Aarestrup, K., Auger-Méthé, M., Baumgartner, L., Birnie-Gauvin, K., Bøe, K., Brink, K., Brownscombe, J. W., Chen, Y., Davidsen, J. G., Eliason, E. J., Filous, A., Gillanders, B. M., Helland, I. P., Horodysky, A. Z., Januchowski-Hartley, S. R., Lowerre-Barbieri, S. K., Lucas, M. C., Martins, E. G., Murchie, K. J., Pompeu, P. S., Power, M., Raghavan, R., Rahel, F. J., Secor, D., Thiem, J. D., Thorstad, E. B., Ueda, H., Whoriskey, F. G., & Cooke, S. J. (2019). One hundred pressing questions on the future of global fish migration science, conservation, and policy. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7,286.
- Licandeo, R., Duplisea, D. E., Senay, C., Marentette, J. R., & McAllister, M. K. (2020). Management strategies for spasmodic stocks: a Canadian Atlantic redfish fishery case study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 77, 684-702.
- Little, A. G., Loughland, I., & Seebacher, F. (2020). What do warming waters mean for fish physiology and fisheries? *Journal of Fish Biology*, 97, 328–340.
- Longhurst, A. (2002). Murphy's law revisited: longevity as a factor in recruitment to fish populations. *Fisheries Research*, 56, 125-131.

- Longmore, C., Trueman, C. N., Neat, F., O’Gorman, E. J., Milton, J. A., & Mariani, S. (2011). Otolith geochemistry indicates life-long spatial population structuring in a deep-sea fish, *Coryphaenoides rupestris*. *Marine Ecology Progress Series*, 435, 209-224.
- Lorenzen, K., & Enberg, K. (2002). Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269, 49-54.
- Lorenzen, K. (2008). Fish population regulation beyond “stock and recruitment”: the role of density-dependent growth in the recruited stock. *Bulletin of Marine Science*, 83(1), 181-196.
- Lucas, M. C., & Baras, E. (2001) Migration of freshwater fishes. Blackwell Science, Oxford.
- Macdonald, J. I., & Crook, D. A. (2010). Variability in Sr: Ca and Ba: Ca ratios in water and fish otoliths across an estuarine salinity gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 413, 147-161.
- Maciel, T. R., Avigliano, E., Carvalho, B. M D., Miller, N., & Vianna, M. (2020). Population structure and habitat connectivity of *Genidens genidens* (Siluriformes) in tropical and sub-tropical coasts from Southwestern Atlantic. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 242,106839.
- Martínez-Silva, M. A., Vagner, M., Senay, C., & Audet, C. (2022). Using gene expression to identify the most suitable environmental conditions for growth and metabolism of juvenile deepwater redfish (*Sebastes mentella*) in the Estuary and the gulf of St. Lawrence. *ICES Journal of Marine Science*, 79, 382-393.
- Martino, J. C., A. J. Fowler, Z. A. Doubleday, G. L. Grammer, & B. M. Gillanders. (2019). Using otolith chronologies to understand long-term trends and extrinsic drivers of growth in fisheries. *Ecosphere*, 10, e02553.
- Mayo, R. K., Gifford, V. M., & Jearld Jr, A. (1981). Age validation of redfish, *Sebastes marinus* (L.), from the Gulf of Maine-Georges Bank region. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 2, 13-19.
- Mazerolle, M. J. (2020). AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3-1, <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>.

- McLellan, H. J. (1957). On the distinctness and origin of the slope water off the Scotian Shelf and its easterly flow south of the Grand Banks. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 14, 213–239.
- Mercier, L., Mouillot, D., Bruguier, O., Vigliola, L., & Darnaude, A. M. (2012). Multi-element otolith fingerprints unravel sea–lagoon lifetime migrations of gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Marine Ecology Progress Series*, 444, 175–194.
- Metcalf, N. B., & Monaghan, P. (2001). Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 254–260.
- Miller, J. A., & Shanks, A. L. (2004). Evidence for limited larval dispersal in black rockfish (*Sebastes melanops*): Implications for population structure and marine reserve design. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 1723–1735.
- Miller, J. A. (2009). The effects of temperature and water concentration on the otolith incorporation of barium and manganese in black rockfish *Sebastes melanops*. *Journal of Fish Biology*, 75, 39–60.
- Miller, J. A., & Hurst, T. P. (2020). Growth rate, ration, and temperature effects on otolith elemental incorporation. *Frontiers in Marine Science*, 7, 1–16.
- Mohan, J., Rahman, M. S., Thomas, P., & Walther, B. (2014). Influence of constant and periodic experimental hypoxic stress on Atlantic croaker otolith chemistry. *Aquatic Biology*, 20, 1–11.
- Moore, J. W., Yeakel, J. D., Peard, D., Lough, J., & Beere, M. (2014). Life-history diversity and its importance to population stability and persistence of a migratory fish: steelhead in two large North American watersheds. *Journal of Animal Ecology*, 83, 1035–1046.
- Morales-Nin, B. (1992). Determination of growth in bony fishes from otolith microstructure. FAO Fisheries Technical Paper 322., 52 p. Food and Agriculture Organization. U.N., Rome.
- Morin, B., Power, D., & Gagnon, P. (1994). Distribution of redfish (*Sebastes* spp.) in the Gulf of St. Lawrence and in Laurentian Channel based on RV surveys and commercial fishery catch rates. DFO Atlantic Fisheries Research Document, 1991/94, 52 p.
- Morissette, O., Lecomte, F., Verreault, G., Legault, M., & Sirois, P. (2016). Fully equipped to succeed: migratory contingents seen as an intrinsic potential for striped bass to exploit a heterogeneous environment early in life. *Estuaries and Coasts*, 39, 571–582.

- Morissette, O., & Sirois, P. (2021). Flowing down the river: Influence of hydrology on scale and accuracy of elemental composition classification in a large fluvial ecosystem. *Science of the Total Environment*, 760, 143320.
- Morrongiello, J. R., & Thresher, R. E. (2015). A statistical framework to explore ontogenetic growth variation among individuals and populations: a marine fish example. *Ecological Monographs*, 85, 93-115.
- Morrongiello, J. R., Thresher, R. E., & Smith, D. C. (2012). Aquatic biochronologies and climate change. *Nature Climate Change*, 2, 849-857.
- MPO (2018). Évaluation des stocks de sébaste (*Sebastes mentella* et *S. fasciatus*) des unités 1 et 2 en 2017. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO, 2018/032.
- MPO. (2019). Évaluation du stock de morue franche du nord du golfe du Saint-Laurent (3Pn, 4RS) en 2018. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO. Avis scientifique 2019/032.
- MPO (2021). Évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2020. Secrétariat Canadien de Consultation Scientifique du MPO, Avis Scientifique. 2021/017.
- MPO (2022). Évaluation des stocks de Sébastes (*Sebastes mentella* et *Sebastes fasciatus*) des unités 1 et 2 en 2021. Secrétariat canadien des avis scientifiques du MPO. Avis scientifique 2022/039.
- Mugiya, Y. & Uchimura, T. (1989). Otolith resorption induced by anaerobic stress in the goldfish, *Carassius auratus*. *Journal of Fish Biology*, 35, 813-818.
- Musick, J. A. (1999). Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals. American Fisheries Society Symposium 23 (p. 265pp). American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA.
- Myers, R. A., Hutchings, J. A., and Barrowman, N. J. (1996). Hypotheses for the decline of cod in the North Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 138, 293–308.
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 19052-19059.
- Nedreaas, K. (1990). Age determination of northeast Atlantic *Sebastes* species. *ICES Journal of Marine Science*, 47, 208-230.

- Ni, I. H. (1982). Meristic variation in beaked redfishes, *Sebastes mentella* and *S. fasciatus*, in the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39, 1664-1685.
- Nims, M. K., & Walther, B. D. (2014). Contingents of Southern Flounder from subtropical estuaries revealed by otolith chemistry. *Transactions of the American Fisheries Society*, 143, 721-731.
- Norse, E. A., Brooke, S., Cheung, W. W. L., Clark, M. R., Ekeland, I., Froese, R., Gjerde, K. M., Haedrich, R. L., Heppell, S. S., Morato, T., Morgan, L.E., Pauly, D., Sumaila, R., & Watson, R. (2012). Sustainability of deep-sea fisheries. *Marine Policy*, 36, 307–320.
- O'Connor, M. I., Bruno, J. F., Gaines, S. D., Halpern, B. S., Lester, S. E., Kinlan, B. P., & Weiss, J. M. (2007). Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 1266-1271.
- O'Connor, C. M., Norris, D. R., Crossin, G. T., & Cooke, S. J. (2014). Biological carryover effects: linking common concepts and mechanisms in ecology and evolution. *Ecosphere*, 5, 1-11.
- Ogle, D. H. (2016). Introductory fisheries analyses with R. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL. Quinn
- Ogle, D. H., Doll, J. C., Wheeler, A. P., & Dinno, A. (2023). FSA: Simple Fisheries Stock Assessment Methods. R package version 0.9.5. <https://fishr-core-team.github.io/FSA/>.
- Olsson, I. C., Greenberg, L. A., Bergman, E., & Wysujack, K. (2006). Environmentally induced migration: the importance of food. *Ecology letters*, 9(6), 645-651.
- Pan, X., Ye, Z., Xu, B., Jiang, T., Yang, J., & Tian, Y. (2020). Population connectivity in a highly migratory fish, Japanese Spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*), along the Chinese coast, implications from otolith chemistry. *Fisheries Research* 231, 105690.
- Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H., & Wright P. J (Eds). (2002). Manuel de sclérochronologie des poissons. Coédition Ifremer-IRD. Paris.
- Pannella, G. (1971). Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. *Science*, 173, 1124-1127.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37-42.

- Parsons, L. S., & Lear, W. H. (2001). Climate variability and marine ecosystem impacts: A North Atlantic perspective. *Progress in Oceanography*, 49, 167–188.
- Parsons, S. (2005). Ecosystem considerations in fisheries management: theory and practice. *The International Journal of Marine and Coastal Law*, 20, 381-422.
- Paton, C., Hellstrom, J., Paul, B., Woodhead, J., & Hergt, J. (2011). Iolite: Freeware for the visualisation and processing of mass spectrometric data. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry*, 26, 2508–2518.
- 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, 359-373.
- Pereira, L. S., Agostinho, A. A., & Winemiller, K. O. (2017). Revisiting cannibalism in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27, 499-513.
- Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R., & Reynolds, J. D. (2005). Ecology: Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, 308, 1912–1915.
- Pillet, M., Dupont-Prinet, A., Chabot, D., Tremblay, R., & Audet, C. (2016). Effects of exposure to hypoxia on metabolic pathways in Northern shrimp (*Pandalus borealis*) and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 483, 88-96.
- Pineda, J., Hare, J. A., & Sponaugle, S. U. (2007). Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*, 20, 22-39.
- Pinhorn, A. T., & Halliday, R. G. (1990). Canadian versus international regulation of northwest Atlantic fisheries: management practices, fishery yields, and resource trends, 1960-1986. *North American Journal of Fisheries Management*, 10, 154-174.
- Planque, B., Fromentin, J. M., Cury, P., Drinkwater, K. F., Jennings, S., Perry, R. I., & Kifani, S. (2010). How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *Journal of Marine Systems*, 79, 403-417.
- Planque, B., Johannesen, E., Drevetnyak, K. V., & Nedreaas, K. H. (2012). Historical variations in the year-class strength of beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the Barents Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 69, 547–552.

- Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J., Brander, K., Bruno, J. F., Buckley, L. B., Burrows, M. T., Duarte, C., Halpern, B. S., Holding, J., Kappel, C. V., O'Connor, M. I., Pandolfi, J. M., Parmesan, C., Schwing, F., Thompson, S. A., & Richardson, A. J. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, 3, 919-925.
- Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press.
- Ralston, S., Sakuma, K. M., & Field, J. C. (2013). Interannual variation in pelagic juvenile rockfish (*Sebastes* spp.) abundance—going with the flow. *Fisheries Oceanography*, 22, 288-308.
- Ratanamahatana CA, Keogh E (2004a) Everything you know about dynamic time warping is wrong. In: Third Workshop on Mining Temporal and Sequential Data, 22–25 pp.
- Régnier, T., Augley, J., Devalla, S., Robinson, C. D., Wright, P. J., & Neat, F. C. (2017). Otolith chemistry reveals seamount fidelity in a deepwater fish. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 121, 183-189.
- Reibish, J., 1899. Ueber die Anzahl bei *Pleuronectes platessa* und die Altersbestimmung dieser Form aus den Otolithen. *Wissenschaftler Meeresunter* 4, 233–248.
- Reis-Santos, P., Gillanders, B. M., Tanner, S. E., Vasconcelos, R. P., Elsdon, T. S., & Cabral, H. N. (2012). Temporal variability in estuarine fish otolith elemental fingerprints: implications for connectivity assessments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 112, 216-224.
- Reis-Santos, P., Tanner, S. E., Vasconcelos, R. P., Elsdon, T. S., Cabral, H. N., & Gillanders, B. M. (2013). Connectivity between estuarine and coastal fish populations: Contributions of estuaries are not consistent over time. *Marine Ecology Progress Series*, 491, 177–186.
- Reis-Santos, P., Gillanders, B. M., Sturrock, A. M., Izzo, C., Oxman, D. S., Lueders-Dumont, J. A., Hüseyin, K. Tanner, S. E., Rogers, T., Doubleday, Z. A., Andrews, A. H., Trueman, C., Brophy, D., Thiem, J. D., Baumgartner, L. J., Willmes, M., Chung, M. T., Johnson, R. C., Heimbrand, Y., Limburg, K. E. & Walther, B. D. (2022). Reading the biomineralized book of life: expanding otolith biogeochemical research and applications for fisheries and ecosystem-based management. *Review in Fish Biology and Fisheries*, 33, 411–449.
- Ricker, W. E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Fisheries Research Board Canadian Bulletin*, 191, 1-382.

- Roques, S., Sévigny, J. M., & Bernatchez, L. (2002). Genetic structure of deep-water redbfish, *Sebastes mentella*, populations across the North Atlantic. *Marine Biology*, 140, 297-307.
- Rose, G. A., & Kulka, D. W. (1999). Hyperaggregation of fish and fisheries: how catch-per-unit-effort increased as the northern cod (*Gadus morhua*) declined. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56, 118-127.
- Rose, G. A., DeYoung, B., Kulka, D. W., Goddard, S. V., & Fletcher, G. L. (2000). Distribution shifts and overfishing the northern cod (*Gadus morhua*): a view from the ocean. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57, 644-663.
- Rummer, J. L., & Bennett, W. A. (2005). Physiological effects of swim bladder overexpansion and catastrophic decompression on red snapper. *Transactions of the American Fisheries Society*, 134, 1457-1470.
- Runge, J. A., & de Lafontaine, Y. (1996). Characterization of the pelagic ecosystem in surface waters of the northern Gulf of St. Lawrence in early summer: the larval redbfish-Calanus-microplankton interaction. *Fisheries Oceanography*, 5, 21-37.
- Saborido-Rey, F., Garabana, D., & Cervino, S. (2004). Age and growth of redbfish (*Sebastes marinus*, *S. mentella*, and *S. fasciatus*) on the Flemish Cap (Northwest Atlantic). *ICES Journal of Marine Science*, 61, 231-242.
- Saha, A., Johansen, T., Hedeholm, R., Nielsen, E.E., Westgaard, J.I., Hauser, L., Planque, B., Cadrin, S.X., & Boje, J. (2017). Geographic extent of introgression in *Sebastes mentella* and its effect on genetic population structure. *Evolutionary Applications* 10, 77–90.
- Sarda-Espinosa, A. (2017). Comparing time-series clustering algorithms in R using the dtwclust package. <https://cran.r-project.org/web/packages/dtwclust/vignettes/dtwclust.pdf>
- Savenkoff, C., Gagné, J. A., Gilbert, M., Castonguay, M., Chabot, D., Chassé, J., Comtois, S., Dutil, J-D., S. Galbraith, P. S., Gosselin, J-F., Grégoire, F., Larocque, R., Larouche, P., Lavoie, D., Lebeuf, M., Lesage, V., Maps, F., McQuinn, I. H., Mosnier, A., Nozères, C., Ouellet, P., Plourde, S., Sainte-Marie, B., Savard, L., Scarratt, M. & Starr, M. (2017). Le concept d'approche écosystémique appliqué à l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Canada). *Environmental Reviews*, 25, 26-96.
- Schafer, C. T., Smith, J. N., & Côté, R. (1990). The Saguenay Fiord: A Major Tributary to the St. Lawrence Estuary, in: El-Sabh, M.I., Silverberg, N. (Eds), *Oceanography of a large-scale estuarine system: the St. Lawrence*. Springer. 378–420 pp.

- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9, 671–675.
- Scott, W. B. (1988). Atlantic fishes of Canada. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, 219, 1-731.
- Secor, D. H. (1999). Specifying divergent migrations in the concept of stock: the contingent hypothesis. *Fisheries Research*, 43, 13-34.
- Secor, D. H., Rooker, J. R. (2000). Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? *Fisheries Research*, 46, 359–371.
- Secor, D. H., Rooker, J. R., Zlokovitz, E., & Zdanowicz, V. S. (2001). Identification of riverine, estuarine, and coastal contingents of Hudson River striped bass based upon otolith elemental fingerprints. *Marine Ecology Progress Series*, 211, 245-253.
- Secor, D. H. (2014). The unit stock concept: bounded fish and fisheries. In *Stock identification methods*. Academic Press. 7-28 pp.
- Secor, D. H. (2015). *Migration Ecology of Marine Fishes*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 304 pp.
- Senay, C., Ouellette-Plante, J., Bourdages, H., Bermingham, T., Gauthier, J., Parent, G., Chabot, D. & Duplisea, D. (2021). Unit 1 redfish (*Sebastes mentella* and *S. fasciatus*) stock status in 2019 and updated information on population structure, biology, ecology, and current fishery closures. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document, xi + 119 p.
- Senay, C., Bermingham, T., Parent, G.J., Benoît, H. P., Parent, E., & Bourret, A. (2022). Identifying two Redfish species, *Sebastes mentella* and *S. fasciatus*, in fishery and survey catches using anal fin ray count in Units 1 and 2. DFO Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, viii + 46 p.
- Sévigny, J. M., Gagné, P., De Lafontaine, Y., & Dodson, J. (2000). Identification and distribution of larvae of redfish (*Sebastes fasciatus* and *S. mentella*: Scorpaenidae) in the Gulf of St. Lawrence. *Fishery Bulletin*, 98, 375-388.
- Sévigny, J.-M., Valentin, A., Talbot, A., & Ménard, N. (2009). Connectivité entre les populations du Fjord du Saguenay et celles du golfe du Saint-Laurent. *Revue des sciences de l'eau*, 22, 315–339.
- Shelton, A. O., & Mangel, M. (2011). Fluctuations of fish populations and the magnifying effects of fishing. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 7075–7080.

- Shi, T., & Horvath, S. (2006). Unsupervised learning with random forest predictors. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 15, 118-138.
- Shum, P., Pampoulie, C., Sacchi, C., & Mariani, S. (2014). Divergence by depth in an oceanic fish. *Peer J*, 2, e525.
- Sigurdsson, T., Thorsteinsson, V., & Gústafsson, L. (2006). In situ tagging of deep-sea redfish: application of an underwater, fish-tagging system. *ICES Journal of Marine Science*. 63, 523–531.
- Sinclair, A. F., Swain, D. P., & Hanson, J. M. (2002). Disentangling the effects of size-selective mortality, density, and temperature on length-at-age. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 372-382.
- Sirois, P., Diab, G., Fortin, A. L., Plourde, S., Gagné, J. A., & Ménard, N. (2009). Recrutement des poissons dans le fjord du Saguenay. *Revue des Sciences de l'Eau*, 22, 341-352.
- Smith, C., & Reay, P. (1991). Cannibalism in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1, 41-64.
- Smoliński, S., Deplanque-Lasserre, J., Hjörleifsson, E., Geffen, A. J., Godiksen, J. A., & Campana, S. E. (2020). Century-long cod otolith biochronology reveals individual growth plasticity in response to temperature. *Scientific Reports*, 10, 16708.
- Sourisseau, M., Simard, Y., & Saucier, F. J. (2006). Krill aggregation in the St. Lawrence system, and supply of krill to the whale feeding grounds in the estuary from the gulf. *Marine Ecology Progress Series*, 314, 257-270.
- Spencer, P. D., & Collie, J. S. (1997). Patterns of population variability in marine fish stocks. *Fisheries Oceanography*, 6, 188–204.
- St-Pierre, J. F., & De Lafontaine, Y. (1995). Fecundity and reproduction characteristics of beaked redfish (*Sebastes fasciatus* and *S. mentella*) in the Gulf of St. Lawrence. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Science. 2059: 32 + vii p.
- Standish, J. D., Sheehy, M., & Warner, R. R. (2008). Use of otolith natal elemental signatures as natural tags to evaluate connectivity among open-coast fish populations. *Marine Ecology Progress Series*, 356, 259-268.
- Starr, M., Harvey, M., Galbraith, P. S., Gilbert, D., Chabot, D., & Therriault, J. C. (2002). Recent intrusion of Labrador Shelf waters into the Gulf of St. Lawrence and its influence on the plankton community and higher trophic levels. In 2002 ICES Annual Science Conference and ICES Centenary.

- Stortini, C. H., Chabot, D., & Shackell, N. L. (2017). Marine species in ambient low-oxygen regions subject to double jeopardy impacts of climate change. *Global Change Biology*, 23, 2284-2296.
- Stransky, C., & MacLellan, S. E. (2005). Species separation and zoogeography of redfish and rockfish (genus *Sebastes*) by otolith shape analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 2265-2276.
- Stransky, C., Garbe-Schönberg, C. D., & Günther, D. (2005a). Geographic variation and juvenile migration in Atlantic redfish inferred from otolith microchemistry. *Marine and Freshwater Research*, 56, 677-691.
- Stransky, C., Gudmundsdóttir, S., Sigurdsson, T., Lemvig, S., Nedreaas, K., & Saborido-Rey, F. (2005b). Age determination and growth of Atlantic redfish (*Sebastes marinus* and *S. mentella*): bias and precision of age readers and otolith preparation methods. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 655-670.
- Sturrock, A. M., Hunter, E., Milton, J. A., EIMF, Johnson, R. C., Waring, C. P., & Trueman, C. N. (2015). Quantifying physiological influences on otolith microchemistry. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 806-816.
- Sturrock, A. M., Trueman, C. N., Darnaude, A. M., & Hunter, E. (2012). Can otolith elemental chemistry retrospectively track migrations in fully marine fishes? *Journal of Fish Biology*, 81, 766-795.
- Sturrock, A. M., Trueman, C. N., Milton, J. A., Waring, C. P., Cooper, M. J., & Hunter, E. (2014). Physiological influences can outweigh environmental signals in otolith microchemistry research. *Marine Ecology Progress Series*, 500, 245-264.
- Swain, D. P., Benoît, H. P., Hammill, M. O., & Sulikowski, J. A. (2019). Risk of extinction of a unique skate population due to predation by a recovering marine mammal. *Ecological Applications*, 29, e01921.
- Swain, D. P., Sinclair, A. F., Castonguay, M., Chouinard, G. A., Drinkwater, K. F., Fanning, L. P., & Clark, D. S. (2003). Density-versus temperature-dependent growth of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the Gulf of St. Lawrence and on the Scotian Shelf. *Fisheries Research*, 59, 327-341.
- Swan, S. C., Geffen, A. J., Morales-Nin, B., Gordon, J. D. M., Shimmield, T., Sawyer, T., & Massut, E. (2006). Otolith chemistry: an aid to stock separation of *Helicolenus dactylopterus* (bluemouth) and *Merluccius merluccius* (European hake) in the Northeast Atlantic and Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science*, 63, 504-513.

- 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, 245-254.
- Tanner, S. E., Reis-Santos, P., & Cabral, H. N. (2016). Otolith chemistry in stock delineation: a brief overview, current challenges and future prospects. *Fisheries Research*, 173, 206-213.
- Tanner, S. E., Reis-Santos, P., Vasconcelos, R. P., Fonseca, V. F., França, S., Cabral, H. N., & Thorrold, S. R. (2013). Does otolith geochemistry record ambient environmental conditions in a temperate tidal estuary? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 441, 7-15.
- Tanner, S. E., Vasconcelos, R. P., Cabral, H. N., & Thorrold, S. R. (2012). Testing an otolith geochemistry approach to determine population structure and movements of European hake in the northeast Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. *Fisheries Research*, 125, 198-205.
- Tanner, S. E., Vieira, A. R., Vasconcelos, R. P., Dores, S., Azevedo, M., Cabral, H. N., & Morrongiello, J. R. (2019). Regional climate, primary productivity and fish biomass drive growth variation and population resilience in a small pelagic fish. *Ecological Indicators*, 103, 530-541.
- Templeman, W. (1959). Redfish distribution in the North Atlantic. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada*, 120, 120-173.
- Thomas, O. R., Ganio, K., Roberts, B. R., & Swearer, S. E. (2017). Trace element-protein interactions in endolymph from the inner ear of fish: implications for environmental reconstructions using fish otolith chemistry. *Metallomics*, 9, 239-249.
- Thorrold, S. R., Latkoczy, C., Swart, P. K., & Jones, C. M. (2001). Natal homing in a marine fish metapopulation. *Science*, 291, 297-299.
- Thorrold, S. R., Jones, G. P., Hellberg, M. E., Burton, R. S., Swearer, S. E., Neigel, J. E., Morgan, S. G., & Warner, R. R. (2002). Quantifying larval retention and connectivity in marine populations with artificial and natural markers. *Bulletin of Marine Science*, 70, 291-308.
- Thorson, G. (1946). Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund). *Meddelelser fra Kommissionen for Havundersogelser, Serie Plankton*, 4, 1-523.

- Thorstad, E. B., Rikardsen, A. H., Alp, A., & Økland, F. (2013). The use of electronic tags in fish research—an overview of fish telemetry methods. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 13, 881-896.
- Thresher, R. E. (1999). Elemental composition of otoliths as a stock delineator in fishes. *Fisheries Research*, 43, 165-204.
- Torrado, H., Moure, B., Raventos, N., Carreras, C., Tintoré, J., Pascual, M., & Macpherson, E. (2021). Impact of individual early life traits in larval dispersal: A multispecies approach using backtracking models. *Progress in Oceanography*, 192, 102518.
- Treml, E. A., Ford, J. R., Black, K. P., & Swearer, S. E. (2015). Identifying the key biophysical drivers, connectivity outcomes, and metapopulation consequences of larval dispersal in the sea. *Movement ecology*, 3, 1-16.
- Trippel, E. A. (1995). Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *Bioscience*, 45, 759-771.
- Valentin, A. E., Penin, X., Chanut, J. P., Power, D., & Sévigny, J. M. (2014). Combining microsatellites and geometric morphometrics for the study of redbfish (*Sebastes* spp.) population structure in the Northwest Atlantic. *Fisheries Research*, 154, 102-119.
- van der Sleen, P., Stransky, C., Morrongiello, J. R., Haslob, H., Peharda, M., & Black, B. A. (2018). Otolith increments in European plaice (*Pleuronectes platessa*) reveal temperature and density-dependent effects on growth. *ICES Journal of Marine Science*, 75, 1655-1663.
- Vigliola, L., & Meekan, M. G. (2009). The back-calculation of fish growth from otoliths. In: Tropical fish otoliths: information for assessment, management and ecology, Green BS, Begg GA, Carlos G, Mapstone BM (eds). Springer, Netherlands. 174–211 pp
- Vignon, M. (2015). Extracting environmental histories from sclerochronological structures Recursive partitioning as a mean to explore multi-elemental composition of fish otolith. *Ecological Informatics*, 30, 159-169.
- Walther, B. D., & Limburg, K. E. (2012). The use of otolith chemistry to characterize diadromous migrations. *Journal of Fish Biology*, 81, 796-825.
- Walther, B. D., Kingsford, M. J., O'Callaghan, M. D., & McCulloch, M. T. (2010). Interactive effects of ontogeny, food ration and temperature on elemental incorporation in otoliths of a coral reef fish. *Environmental Biology of Fishes*, 89, 441-451.

- Weisberg, S., Spangler, G., & Richmond, L. S. (2010). Mixed effects models for fish growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67, 269-277.
- Wheeler, J. P., & Winters, G. H. (1984). Homing of Atlantic herring (*Clupea harengus*) in Newfoundland waters as indicated by tagging data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 41, 108–117.
- Whitten, A. R., Klaer, N. L., Tuck, G. N., & Day, R. W. (2013). Accounting for cohort-specific variable growth in fisheries stock assessments: a case study from south-eastern Australia. *Fisheries Research*, 142, 27-36.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Woodson, L. E., Wells, B. K., Grimes, C. B., Franks, R. P., Santora, J. A., & Carr, M. H. (2013). Water and otolith chemistry identify exposure of juvenile rockfish to upwelled waters in an open coastal system. *Marine Ecology Progress Series*, 473, 261-273.
- Wright, P. J., Fallon-Cousins, P., & Armstrong, J. D. (2001). The relationship between otolith accretion and resting metabolic rate in juvenile Atlantic salmon during a change in temperature. *Journal of Fish Biology*, 59, 657-666.
- Wright, P. J., Régnier, T., Gibb, F. M., Augley, J., & Devalla, S. (2018a). Identifying stock structuring in the sandeel, *Ammodytes marinus*, from otolith microchemistry. *Fisheries Research*, 199, 19-25.
- Wright, P. J., Régnier, T., Gibb, F. M., Augley, J., & Devalla, S. (2018b). Assessing the role of ontogenetic movement in maintaining population structure in fish using otolith microchemistry. *Ecology and evolution*, 17, 7907–7920.
- Xie, H., Aubry, C., Bélanger, S., & Song, G. (2012). The dynamics of absorption coefficients of CDOM and particles in the St. Lawrence estuarine system: Biogeochemical and physical implications. *Marine Chemistry*, 128–129, 44–56.
- Xu, Q., Ren, Q. Q., Jiang, T., Jiang, C. R., Fang, L. P., Zhang, M. Z., Yang, J. & Liu, M. (2023). Otolith microchemistry reveals various habitat uses and life histories of Chinese gizzard shad *Clupanodon thrissa* in the Min River and the estuary, Fujian Province, China. *Fisheries Research*, 264, 106723.
- Xuan, Z., & Wang, W. X. (2023). Diversity of life history and population connectivity of threadfin fish *Eleutheronema tetradactylum* along the coastal waters of Southern China. *Scientific Reports*, 13, 3976.

- Yeats, P. A., (1993). Input of metals to the North Atlantic from two large Canadian estuaries. *Marine Chemistry*, 43, 201–209.
- Zimmermann, F., Ricard, D., & Heino, M. (2018). Density regulation in Northeast Atlantic fish populations: density dependence is stronger in recruitment than in somatic growth. *Journal of Animal Ecology*, 87, 672-681.
- Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York, NY: Springer Science & Business Media.

