



Université du Québec
à Rimouski

**Variabilité individuelle dans les patrons d'activité chez le
flétan de l'Atlantique (*Hippoglossus hippoglossus*) révélée
à l'aide d'étiquettes satellites détachables**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences (M. Sc.)

PAR

© MARIE-PIER BOULANGER

Juillet 2025

Composition du jury :

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

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

Hugues Benoît, codirecteur de recherche, Institut Maurice-Lamontagne

Xavier Bordeleau, examinateur externe, Institut Maurice-Lamontagne

Dépôt initial le 30 janvier 2025

Dépôt final le 2 juillet 2025

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.

Pour toi Grand-maman, qui
aurait tellement voulu faire des études.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire a été réalisé dans le cadre d'une maîtrise en océanographie à l'Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER) débutée en septembre 2018 sous la direction de Dominique Robert et la codirection de Hugues Benoît. Le mémoire traite d'une étude des niveaux d'activité des flétans de l'Atlantique à partir des données des étiquettes satellites détachables déployées en 2017. Tous les travaux d'analyses et de rédaction ont été effectués à Rimouski, territoire ancestral des Premières Nations Wolastoqiyik Wahsipekuk et Mi'kmaq.

Cette maîtrise s'insère dans le cadre d'un projet collaboratif entre l'Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER) de l'Université de Québec à Rimouski (UQAR), l'Institut Maurice-Lamontagne (IML) de Pêche et Océans Canada (MPO), l'Université de Québec à Chicoutimi et le Fisheries and Marine Institute of Memorial University de Terre-Neuve. Il s'agit d'un programme de recherche soutenu par une subvention du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) qui vise à augmenter les connaissances sur la dynamique spatiale et la structure de la population du flétan atlantique du Golfe du Saint-Laurent (GSL). Ma participation au projet a débuter lors de la campagne de récupération des étiquettes satellites détachables en août 2018. Avec l'appui de mes directeurs, j'ai ensuite commencé à travailler et analyser les données recueillies. J'ai aussi obtenu un support important de la part de Paul Gatti et Arnault le Bris (Marine Institute) lors d'un séjour à Saint-Jean de Terre-Neuve pour l'exploration des données des étiquettes. L'interprétation des résultats s'est faite au travers de rencontres avec mes directeurs puis j'ai rédigé le texte qui a été corrigé par ceux-ci.

Ce mémoire est composé d'une introduction générale en français suivi, d'un chapitre central rédigé en anglais sous la forme d'un article scientifique et d'une conclusion générale en français. La rédaction de l'article en anglais a été adoptée à des fins de formation personnelle pour le processus de publication.

Le projet a été présenté sous forme d'une affiche à la réunion annuelle de Ressource Aquatique Québec (RAQ) en 2018 et en janvier 2020 lors de la Canadian Conference for Fisheries Research (CCFFR). L'avancement du projet et des résultats préliminaires furent présentés lors des réunions annuelles de Ressource Aquatique Québec (RAQ) sous forme de présentations en 2021 (en virtuel) et en 2022. Le prix de la meilleure présentation a été attribué au projet en 2021.

REMERCIEMENTS

Je commencerai par remercier mon directeur de recherche Dominique Robert et mon co-directeur Hugues Benoît. Je vous remercie de votre implication tout au long de la durée du projet. Dominique, je te remercie pour ton soutien et les très nombreuses rencontres pendant la rédaction de mon mémoire, sans toi ce n'aurait pas été possible. Hugues, merci pour toutes les suggestions d'analyses et de tests dans R, ceci m'a poussé à m'améliorer grandement avec ce langage et m'a amené à connaître mes données sur le bout de mes doigts. Mon parcours à la maîtrise a été grandement formateur grâce à vous.

Merci à toute l'équipe du projet flétan Atlantique : À Arnault Le Bris pour son accueil et son soutien lors de mon séjour à Terre-Neuve ; Paul Gatti pour m'avoir guidé tout le début de mon projet et m'avoir grandement accompagné pour les premières analyses et à Lucas Martin pour des jours en mer inoubliables et ses bons mots et son soutien en fin de parcours.

Merci à Alain Caron, ce n'est pas facile les statistiques avec des données complexes, une chance que tu es disponible pour nous!

Merci à David Deslauriers et Timothy Loher d'avoir lu et corrigé ce mémoire en tant que président et membre externe du jury.

Merci à l'Institut des sciences de la mer de Rimouski et à son équipe administrative incroyable : Martine Belzile, Ericka Plourde, Nancy Lavergne, Brigitte Dubé et Marielle Lepage.

J'aimerais remercier plusieurs personnes qui ont rendu mon parcours de maîtrise tellement mémorable : aux filles qui ont été le noyau de mon temps à l'ISMER — Jade, Alana, Valérie et Catherine ; à Sarah, qui fut un pilier incroyable et une source d'inspiration ; à Delphine, co-équipière des hauts et des bas; à Gwenn, qui a été une partenaire pour les derniers milles.

À toutes ces amitiés qui sont encore présentes aujourd'hui et qui ont été là pour écouter tous mes déboires : Camille, Joanie, Marie-Maude, Laurence, Catherine, Jérôme, Annie et tou·te·s les autres.

Merci aussi à ma famille d'avoir cru en moi et de m'avoir permis d'étudier longtemps, très longtemps. À ma sœur d'avoir été une complice de chaque instant.

Finalement, merci à mon amoureux Martin, qui a été présent tout au long de ce parcours, qui a su me pousser quand il le fallait, me faire rire quand j'en avais besoin, et qui, avec Démonio et Apitchoum, a su me déconcentrer juste assez... juste assez pour que tu finisses ton doctorat avant moi. Merci d'avoir été là.

Finalement merci à tous les programmes partenaires qui ont collaboré à ce projet : l'Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER) de l'Université de Québec à Rimouski (UQAR), l'Institut Maurice-Lamontagne (IML) de Pêche et Océans Canada (MPO), l'Université de Québec à Chicoutimi et le Fisheries and Marine Institute of Memorial University de Terre-Neuve. Merci au Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) d'avoir financé ces travaux.

RÉSUMÉ

L'objectif principal de la présente étude était d'évaluer les patrons d'activité globaux et à fine échelle des individus de flétan de l'Atlantique (*Hippoglossus hippoglossus*) tout au long d'un cycle saisonnier complet dans le Golfe du Saint-Laurent (GSL). Pour ce faire, nous nous sommes appuyés sur des données d'accélération à une résolution de 5 secondes extraites de 25 étiquettes satellites détachables (PSAT). Ces étiquettes ont été récupérées après avoir été déployées sur des flétans de l'Atlantique de grande taille pendant plusieurs mois à une année complète entre septembre 2017 et août 2018 dans différentes régions géographiques du GSL. Nous avons cherché à classer les individus en contingents comportementaux au sein de la population et à identifier des comportements spécifiques détectables à partir de la résolution des données disponibles en utilisant des Analyses de facteurs dynamiques (DFA), des représentations visuelles et des calculs basés sur le R-carré. Bien que certains patrons communs d'activité aient été observés lors de la reproduction, nos résultats ont révélé un niveau de variabilité individuelle étonnamment élevé dans les niveaux et patrons d'activité, chaque flétan affichant un profil d'activité unique sur l'année. Les niveaux totaux d'activité moyens variaient largement entre les individus et une variabilité temporelle tout au long de l'année a été observée dans les niveaux d'activité observés entre les différents individus. Des comportements périodiques journaliers (diurnes et nocturnes) ont été identifiés dans les séries temporelles d'activité de plusieurs individus. Le moment où la périodicité journalière était détectée variait d'un individu à l'autre, par conséquent, aucun patron clair dans la récurrence des comportements périodiques n'a été établi. Dans l'ensemble, la variabilité individuelle des niveaux d'activité dominait sur les patrons communs détectés. Par conséquent, nous n'avons pas pu assigner les individus à des contingents d'activité distincts.

Mots clés : Flétan de l'Atlantique, Golfe du Saint-Laurent, étiquette satellite détachable, accélération, niveau d'activité, comportement périodique

ABSTRACT

The main objective of the present study was to evaluate the coarse and fine-scale activity patterns of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) individuals throughout a complete seasonal cycle in the Gulf of St. Lawrence (GSL). The analysis was founded on acceleration data at a resolution of 5 seconds extracted from 25 pop-up satellite archival tags (PSAT). These tags were recovered after being deployed on large Atlantic halibut for several months to a full year between September 2017 and August 2018 in different geographic regions of the GSL. We sought to classify individuals into behavioural contingents within the population and to identify specific behaviours that could be identified with the fine resolution of the available data using Dynamic factor analysis (DFA), visual representations and R-square based calculations. Although some common general patterns of activity were observed during reproduction, our results revealed a high level of individual variability in activity, with each halibut displaying a unique activity profile across the year. Activity varied widely between individuals in terms of annual average level and in terms of temporal variability throughout the year. Periodic daily behaviours (diurnal and nocturnal) were identified in the time series of activity of several individuals. The timing of daily periodicity that was detected varied among individuals, therefore no clear pattern in the recurrence of periodic behaviours was established. Overall, individual variability in activity dominated over the common patterns detected. Therefore, it was not possible to assign individual halibut to distinct activity contingents. The results from this study highlight the challenge to infer behavioural contingents at the population level for solitary animal from electronic tags due to high inter-individual variability.

Keywords: Satellite telemetry, pop-up satellite archival tags, acceleration, activity level, periodic behaviour

TABLE DES MATIÈRES

Avant-Propos	viii
REMERCIEMENTS.....	xi
RÉSUMÉ	xiv
ABSTRACT.....	xvi
TABLE DES MATIÈRES.....	xviii
LISTE DES TABLEAUX	xx
LISTE DES FIGURES	xxii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xxvi
1. IMPORTANCE DE LA VARIABILITE INDIVIDUELLE DANS LES COMPORTEMENTS.....	1
1.1 Cas des poissons en études comportementales.....	2
1.2 Méthodes de mesure du comportement chez les poissons	4
2. LE FLETAN DE L'ATLANTIQUE	8
2.1 Distribution.....	8
2.2 Exploitation et stock du Golfe Saint-Laurent.....	10
2.3 État des connaissances sur le stock du Golfe Saint-Laurent	13
3. OBJECTIFS.....	17
INDIVIDUAL VARIABILITY IN ACTIVITY PATTERNS IN ATLANTIC HALIBUT (<i>HIPPOGLOSSUS HIPPOGLOSUS</i>) REVEALED USING POP-UP SATELLITE TAGS	19
1. INTRODUCTION	19
2. MATERIALS AND METHODS	22
2.1 Satellite tagging operations and data collection	22
2.2 Tilt estimated from acceleration data	27
2.3 Tilt as a proxy for activity	28

2.4	General population patterns in activity.....	30
2.5	Characterization of periodic activity	32
3.	RESULTS	34
3.1	Effects of tidal currents on tilt data	34
3.1	General population patterns in activity.....	36
3.3	Individual variability in activity level	42
3.4	Diel patterns of activity levels.....	44
4.	DISCUSSION	49
4.1	Individual variability in activity level	50
4.2	Common patterns in activity level.....	52
4.3	Periodic behaviour.....	54
5.	CONCLUSION.....	56
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	59
1.	LIMITATIONS ET AVANTAGES DES ETIQUETTES SATELLITES DETACHABLES (PSAT) POUR ETUDIER LE COMPORTEMENT	60
2.	DIFFICULTES STATISTIQUES POUR INTERPRETATION DES RESULTATS.....	61
3.	AVENUES A EXPLORER EN ETUDES COMPORTEMENTALES FONDEES SUR LES PSAT	66
	ANNEXES.....	68
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	74

LISTE DES TABLEAUX

ARTICLE SCIENTIFIQUE

Table 1. Summary of the physically recovered pop-up satellite archival tags (PSATs) deployed on Atlantic halibut and on moorings in the Gulf of St. Lawrence in 2017.....	26
Table 2. Comparison of dynamic factor analysis (DFA) models incorporating different (1;3) common trends (m).....	36
Table 3. Seasonal mean per region of percentage of active moment (%) based on 15 min intervals	41

CONCLUSION GÉNÉRALE

Table 4. Tableau des tentatives et phases d'analyses effectuées lors de ce projet	65
---	----

LISTE DES FIGURES

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Figure 1. Schématisation des 5 axes de la personnalité utilisés en écologie comportementale avec deux exemples d'individus fictifs (points rouges et bleus) (adapté des travaux de Finkemeier et al. (2018) et Réale et al. (2007)).....	4
Figure 2. Le flétan de l'Atlantique © NOAA Fisheries.....	9
Figure 3. Carte des unités de gestion des pêcheries et divisions OPANO de l'Atlantique Nord (tiré de NAFO,2024).	11
Figure 4. Débarquements historiques de flétan de l'Atlantique et le TAC pour la division 4RST (adapté de MPO, 2017)	12
Figure 5. Carte bathymétrique des principaux chenaux du Golfe du Saint-Laurent. (tiré de Savenkoff et al. 2017).	14
Figure 6. Schéma expliquant la stratification des couches d'eaux (division de 3 couches d'été) dans le GSL (GREMM, 2023).	16

ARTICLE SCIENTIFIQUE

Figure 7. Map of the Gulf of St. Lawrence, showing deployment (star) and pop-up (circle) locations of the 25 recovered MiniPAT pop-up satellite archival tags (PSATs).....	24
Figure 8. Representation of a pop-up satellite archival tag (PSAT) position on the fish ©Paul Gatti.....	28
Figure 9. Distribution of tilt values for PSATs associated to Atlantic halibut	29
Figure 10. Two-dimensional time plots of tilt values from the PSATs of 2 individual halibut and a moored tag.	Erreur ! Signet non défini. 35

Figure 11. Individual standardized daily mean activity level for the 20 Atlantic halibut tagged in the GSL and predictions from the dynamic factor analysis (DFA) model..	37
Figure 12. Trends obtained by the model containing three common trends.....	38
Figure 13. Individual factor loadings for the three common trends from the DFA model.....	40
Figure 14. Activity plot for 25 halibut tagged in the GSL over the full deployment period.....	43
Figure 15. Two-dimensional time plot of tilt values for 1 individual (PSAT ID 16P2437).	45
Figure 16. Locally weighted least squares regression (LOESS) model for the relation between hourly proportion of activity and hour mean light intensity for the 25 halibut over the entire deployment period.....	46
Figure 17. Two-dimensional time plots of tilt values for 4 selected halibut tagged in the GSL, showing different profiles of periodic activity.	47
Figure 18. Activity plots representing the sum of active moments per 15 min for daytime and nighttime for each halibut tagged.	48
Figure S1. Trends obtained by the model 1, 2, 3 stacked.	69
Figure S2. Locally estimated scatterplot smoothing (LOESS) model for the relation between hourly proportion of activity and hourly mean light intensity for each individual halibut over the entire deployment period.	70
Figure S3. Locally estimated scatterplot smoothing (LOESS) model for the relation between the percentage of activity and the length of halibut in cm for the 25 individuals tagged with PSATs.....	71
Figure S4. Locally estimated scatterplot smoothing (LOESS) model for the relation between hourly proportion of activity and hour mean temperature for the 25 halibut over the entire deployment period.....	72
Figure S5. Locally estimated scatterplot smoothing (LOESS) model for the relation between hourly proportion of activity and hour mean depth for the 25 halibut over the entire deployment period.....	73

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

2-dimensional Two-dimensional

AICc	Critère d'information Akaike (<i>Akaike's Information Criterion</i>) corrigé pour un échantillon de petite taille.
AST	Heure normale de l'Atlantique (<i>Atlantic Standard Time</i>)
DFA	Analyse de facteurs dynamiques (<i>Dynamic Factor Analysis</i>)
DST	Étiquettes d'archivage de données (<i>Data Storage Tag</i>)
DTW	Déformation temporelle dynamique (<i>Dynamic Time Warping</i>)
GSL	Golfe du Saint-Laurent
L50	Longueur pour laquelle 50% des individus sont considérés matures
LOESS	Régression locale (<i>LOcally Estimated Scatterplot Smoothing</i>)
MPO	Ministère des Pêches et Océans
NOAA	National Oceanic and Atmospheric Administration
MVN	Loi normale multivariée (<i>MultiVariate Normal</i>)
PSAT	Étiquette satellite détachable (<i>Pop-up Satellite Archival Tags</i>)
PSAT ID	Identifiant unique attribué à une étiquette satellite détachable
OPANO	Organisation des Pêches de l'Atlantique Nord-Ouest
SD	Déviation standard

TAC	Total Admissible de Captures
w_i	L'indice/poids d'Akaike pour un modèle i

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. IMPORTANCE DE LA VARIABILITE INDIVIDUELLE DANS LES COMPORTEMENTS

Pour un grand nombre de taxons du règne animal, les individus expriment une variabilité de comportement (Dingemanse et al. 2010, Briffa & Weiss 2011, Wilson et al. 2011, Japyassú & Malange 2014, Snell-Rood & Steck 2019). Le niveau de variabilité individuelle est particulièrement important chez les vertébrés, qui ont développé un comportement complexe (Shettleworth 2010) comme réponse à une combinaison de facteurs intrinsèques (p. ex. stade de maturité ou les besoins nutritionnels), démographiques (p. ex. le sex-ratio, l'âge et la structure de taille), et extrinsèques (p. ex. prédation, caractéristique de l'habitat) (Budaev et al. 1999, Dingemanse et al. 2007, Brydges et al. 2008). Dans des études récentes, il a été démontré que la variabilité individuelle du comportement a des conséquences écologiques importantes et affecte une gamme de processus au niveau de la population tels que le recrutement, les patrons de dispersion et la survie (Godin 1997, Bolnick et al. 2003, Dall et al. 2012, Baptista et al. 2020). Par exemple, Dingemanse et al. (2004) ont montré que certains traits de comportement influencent la survie des mésanges charbonnières (*Parus major*) et que certains traits seraient avantageux selon les conditions environnementales. Les individus moins explorateurs semblent mieux survivre certaines années lorsque les ressources alimentaires se font rares en hiver alors que les individus plus explorateurs tendent à mieux survivre lors des années de plus forte abondance. La survie des oisillons semble aussi influencée par les profils d'exploration des parents. Fairbanks et al. (2004) ont démontré que des différences individuelles des niveaux d'impulsivité existaient chez le singe Vervet (*Chlorocebus aethiops*) et que celles-ci pouvaient moduler la prise de risque des individus.

Ainsi, un individu plus impulsif sera plus passible de s'engager dans des interactions agressives, ce qui peut mener à un risque plus élevé de contacts, blessures ou mortalité précoce (Mehlman et al. 1994). Comprendre la variabilité individuelle du comportement, y compris les réponses individuelles aux stimuli (Vonk et al. 2017), peut donc améliorer la compréhension de la dynamique des populations animales.

1.1 Cas des poissons en études comportementales

L'écologie comportementale a initialement considéré le comportement des poissons comme étant simple et instinctif (Magurran 1986, Budaev & Brown 2011) et les poissons ont été sous-représentés dans les premières publications sur l'écologie comportementale (Godin 1997). On les considérait comme des organismes plutôt primitifs, incapables de comportements complexes (Brown et al. 2011). Même aujourd'hui, les connaissances sur le comportement individuel des poissons sauvages demeurent rares et limitées à un faible nombre d'espèces compte tenu de la complexité de l'observation des individus *in situ* (Broell et al. 2013). C'est une des raisons pour laquelle beaucoup d'études traitent le comportement des poissons comme une constante au niveau d'une population ou même sur l'ensemble de l'espèce (Magurran 1986, Tyler & Rose 1994, Punt et al. 2015). On s'attend ainsi à ce que les individus adoptent un comportement « standard », et la possibilité de variabilité individuelle est généralement ignorée (Ringler 1983). Cependant, une grande variabilité comportementale individuelle a couramment été observée chez plusieurs espèces de poissons (Bolnick et al. 2003, Kristiansen & Fernö 2007, Conrad et al. 2011, Millot et al. 2014, Metcalfe et al. 2016, Rupia et al. 2016), ainsi qu'au niveau d'un individu donné à différentes échelles temporelles (Reebs 2002, Bell & Stamps 2004, Robert et al. 2013, Fürtbauer et al. 2015, Roy et al. 2017, Roy & Bhat 2018, Shaw 2020). Une façon

d'aborder les différences individuelles est de catégoriser les comportements individuels pour ensuite les comparer (Hertel et al. 2020). La considération de comportements périodiques (qui suivent le cycle circadien) permet la comparaison entre individus, car la catégorisation se fait souvent selon des cycles naturels prédéfinis (p. ex. cycle des marées, cycle d'ensoleillement ou journaliers (période de 12 ou 24h)) et sont observés dans plusieurs activités fondamentales (p. ex. alimentation, regroupement d'individus, repos, choix des proies, évitement des prédateurs) (Helfman 1986, Li et al. 2012). Les comportements périodiques ont été décrits dans la littérature chez les poissons et font mention de différences individuelles (Reebs 2002, Hunter et al. 2004, Zhdanova & Reebs 2005, Shepard et al. 2006, Scott et al. 2016). Un autre axe de l'étude comportementale récemment développé se concentre sur l'étude de la personnalité individuelle, qui se définit par les différences individuelles de comportement qui sont constantes dans le temps et dans une diversité de situations (Réale et al. 2007). Une technique souvent utilisée représente la personnalité sous forme d'axe (Fig. 1). Les 5 principaux axes utilisés pour décrire la personnalité chez les animaux sont : (1) timidité-audacité (shyness–boldness), (2) exploration-évitement (exploration–avoidance), (3) activité (activity), (4) agressivité (aggressiveness) and (5) sociabilité (sociability) (Réale et al. 2007). L'axe le plus couramment étudié chez les poissons est celui de la timidité-audacité (Conrad et al. 2011). L'étude de la personnalité chez les poissons a révélé qu'il existe de la variabilité individuelle dans les traits de personnalité (Ringler 1983, Biro et al. 2003b, Budaev & Brown 2011, Chapman et al. 2012, Hertel et al. 2020). Ces différences individuelles peuvent être modulées et influencées par des facteurs tels que la pression de la prédation, les ressources alimentaires, la compétition avec les congénères ou le parasitisme, ainsi que

par le sexe, l'âge et la taille de l'individu (Magurran 1993, Harris et al. 2010). Le comportement des poissons demeure un sujet complexe qui n'est pas encore pleinement compris ni détaillé.

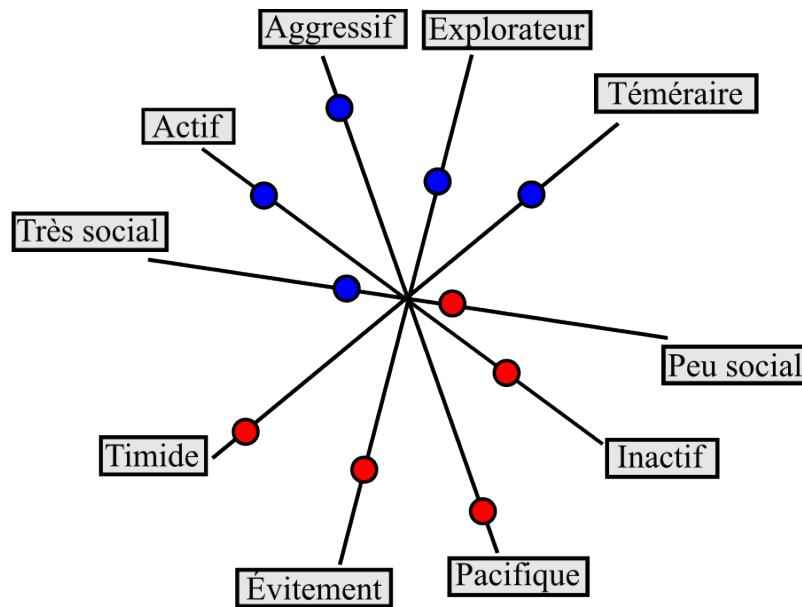


Figure 1. Schématisation des 5 axes de la personnalité utilisés en écologie comportementale avec deux exemples d'individus fictifs (points rouges et bleus) (Adapté des travaux de Finkemeier et al. (2018) et Réale et al. (2007))

1.2 Méthodes de mesure du comportement chez les poissons

Une grande majorité des études comportementales chez les poissons ont été réalisées en laboratoire en raison de la facilité avec laquelle les poissons peuvent être maintenus et élevés en aquarium, en situation de contrôle des conditions expérimentales (Budaev & Brown 2011). Les études en milieu naturel et en mésocosme demeurent donc rares à ce jour (Broell et al. 2013, Mittelbach et al. 2014). Peu de méthodes permettent une répétabilité et un suivi à long terme, les techniques se limitant majoritairement à l'observation directe en plongée ou indirecte par caméra, ce qui restreint les observations

aux périodes avec luminosité (Hussey et al. 2015). Cette difficulté logistique réduit aussi le nombre d'espèces possiblement étudié à celles qui sont relativement sédentaires et ne permet pas l'étude individuelle en continu sur de longues périodes. Une des seules façons de suivre individuellement les poissons *in situ* sur de longues périodes consiste à utiliser des étiquettes de marquage (Lutcavage et al. 1999, Block et al. 2001, Gunn & Block 2001). Par contre, les méthodes d'étiquetage traditionnel (marquage-recapture) sont dépendantes de la recapture des individus et souvent limitées à des zones restreintes, entraînant un suivi peu représentatif de l'ensemble d'une population donnée (Armsworthy et al. 2014). De plus, ces méthodes ne fournissent aucune donnée sur le comportement et la position de l'animal entre le lieu de marquage et celui de recapture de l'individu (Armsworthy et al. 2014). En 1980, un nouveau type d'étiquette est entré en jeu ; les étiquettes électroniques. Celles-ci étaient le plus souvent utilisées pour étudier les migrations sans recapture à l'aide de transmission de signaux radio en continu (Hart & Hyrenbach 2009). Un autre type d'étiquettes a ensuite fait son apparition, les étiquettes d'archivage (DST) qui sont normalement insérées chirurgicalement de manière sous-cutanée. Ces dernières enregistrent des données issues du milieu ambiant (p. ex. profondeur, luminosité, température), cependant, l'accès à ces données est dépendant de la récupération de l'étiquette. Au fil des ans, les étiquettes électroniques ont gagné en popularité, ce qui a mené à l'apparition de nouveaux développements dans les technologies d'étiquettes électroniques. Ces avancées importantes permettent d'ouvrir la possibilité à l'étude et la compréhension d'une variété d'aspects de la biologie, de l'écologie et du comportement des poissons. La génération la plus récente d'étiquettes utilisées combine l'ensemble des technologies : les étiquettes satellites détachables (PSAT) (Seitz et al. 2005, 2011, Broell

et al. 2013, Le Bris et al. 2018, Nielsen et al. 2018, Gatti et al. 2020, Knotek et al. 2020, Skubel et al. 2020). Plusieurs modèles existent et permettent le suivi d'individus pendant plusieurs années (p. ex. 10 ans) (Hussey et al. 2015). Ces étiquettes sont installées de manière externe mais en raison de leur taille, elles sont souvent limitées à l'usage sur des poissons de grande taille (Hussey et al. 2015). Les PSATs sont programmées de façon à se détacher du poisson-hôte à la suite de la période de déploiement préprogrammée pour remonter à la surface et initier la transmission d'un sommaire des données archivées. Ce faisant, elles fournissent leur position pour permettre la récupération (Fisher et al. 2017, Gatti et al. 2020). À partir des caractéristiques environnementales échantillonnées par les PSAT, il est possible d'inférer certains comportements spécifiques tels que la fraie, les migrations ou la recherche de nourriture, ainsi que la variabilité du comportement sur une échelle de temps quotidienne ou saisonnière (Seitz et al. 2005, 2011, Broell et al. 2013, Le Bris et al. 2018, Nielsen et al. 2018, Gatti et al. 2020, Knotek et al. 2020, Skubel et al. 2020). Par exemple, l'utilisation de PSAT a révélé que le thon rouge de l'Atlantique (*Thunnus thynnus*) présente des comportements distincts associés à la reproduction et à la recherche de nourriture (Galuardi & Lutcavage 2012). Les thons marqués étaient caractérisés par l'utilisation d'au moins trois voies de migration reproductrice différentes et il a été déterminé que certains individus ont sauté la ponte ou ont frayé dans des lieux autres qu'anticipés. En utilisant les changements de profondeur enregistrés par les PSAT, Scott et al. (2016) ont identifié des patrons périodiques individuels dans la profondeur occupée chez le flétan du Pacifique (*Hippoglossus stenolepis*). Cela suggère que les individus adoptent des stratégies de recherche de nourriture différentes (Scott et al. 2016). Nouvellement équipée d'accéléromètres, la dernière génération de PSAT offre de nouvelles

possibilités d'étude du comportement en combinant des données d'accélération à haute résolution à des mesures *in situ* des conditions environnementales, ce qui permet la catégorisation de certains comportements (p. ex. alimentation, reproduction) (Whitney et al. 2010, Scharf et al. 2016, Andrzejaczek et al. 2018) ou de définir les moments d'activité et leur synchronicité avec les cycles circadiens (p. ex. journaliers, tidaux, saisonniers) (Hussey et al. 2015, Gleiss et al. 2017, Kough et al. 2017). L'intégration des accéléromètres dans les PSAT permet également d'estimer la proportion de temps passé dans différents états d'activité (repos, nage active, déplacements verticaux rapides) sur des périodes de plusieurs heures à plusieurs jours, tel que démontré par Andrzejaczek et al. (2018) sur le requin bleu (*Prionace glauca*) et le requin mako (*Isurus oxyrinchus*), ainsi que par Whitney et al. (2010) sur les requins nourrices. Compte tenu de l'augmentation de la résolution d'enregistrement et de la capacité de stockage des données, la capacité actuelle de la batterie des PSAT ne permet que la transmission de jeux de données résumés à faible résolution, de sorte que des études utilisant les données d'accélération se basent sur les étiquettes physiquement récupérées, permettant le téléchargement des données complètes (Skubel et al. 2020). Chaque étiquette récupérée découle d'un effort de terrain important et constitue une opportunité unique pour l'étude comportementale des poissons.

2. LE FLETAN DE L'ATLANTIQUE

2.1 Distribution

Le flétan de l'Atlantique (*Hippoglossus hippoglossus*), désigné dans le texte comme flétan, est une espèce de poisson plat de la famille des pleuronectiformes (Fig. 2). Sa distribution s'étend des deux côtés de l'Atlantique Nord jusqu'au cercle arctique. Il s'agit d'un poisson démersal qui vit près du fond ou en contact avec le fond dans des profondeurs pouvant atteindre 200 à 500 m dans des eaux tempérées et subarctiques (Bowering 1986, Neilson et al. 1993). Il est généralement admis que les flétans immatures occupent certaines zones côtières (à une profondeur de 20 à 60 m) qui servent de zones d'alevinage où les jeunes flétans sont stationnaires pendant leurs 4 à 6 premières années (Godo & Hauq 1988, Stobo et al. 1988). À la sortie des zones de nourricerie, les individus se dispersent largement entre des zones côtières et des zones profondes (Bowering 1986, Godo & Hauq 1988, Stobo et al. 1988). Une fois la maturité atteinte, les flétans démontrent un dimorphisme sexuel prononcé ; les femelles (taille maximale ~230 cm) peuvent devenir beaucoup plus grandes que les mâles (taille maximale ~189 cm) (Trumble et al, 1993, Sigourney et al. 2006, Armsworthy et al. 2014). La maturité sexuelle semble aussi être atteinte à des tailles différentes ; chez le stock du plateau Néo-Écossais la longueur pour laquelle 50% des individus sont considérés matures (L50) est estimée à 55–80 cm chez les mâles (autour de 5 à 12 ans) alors que le L50 des femelles est entre 103 et 125 cm vers l'âge de 7 à 13 ans (Armsworthy & Campana 2010). La longévité de ce poisson est d'environ 38 à 50 ans (Armsworthy & Campana 2010). Concernant la reproduction, les conditions de pontes sont peu connues, mais il est généralement admis que la ponte se déroule entre janvier et avril

(Haug 1990). Au moment de la ponte, il est présumé que les femelles effectuent des remontées de plusieurs centaines de mètres dans la colonne d'eau et relâchent les œufs, les mâles entrent en course pour tenter de la suivre et de féconder les œufs (Le Bris et al. 2018, Marshall et al. 2023). Ce comportement a été observé chez certaines espèces de poissons plats (Konstantinou & Shen 1995, Manabe & Shinomiya 2001, Carvalho et al. 2003) et inféré pour le flétan du Pacifique (Seitz et al. 2005). Une fois la saison de reproduction terminée, les flétans migrent généralement vers des eaux moins profondes pendant le reste de l'année pour s'alimenter (Bowering 1986, Haug 1990, Armsworthy et al. 2014, Le Bris et al. 2018, Gatti et al. 2020, James et al. 2020). Des programmes de marquage conventionnels (marquage-recapture) ont permis de mettre de l'avant que les adultes effectuent des migrations saisonnières et démontrent un fort comportement de « homing » (retour sur les mêmes aires) (Trumble et al. 1993).



Figure 2. Le flétan de l'Atlantique (© NOAA)

2.2 Exploitation et stock du Golfe Saint-Laurent

Le flétan de l'Atlantique est une espèce exploitée commercialement dans plusieurs pays (p. ex. Norvège, Groenland, États-Unis) et une espèce phare de l'industrie des pêches dans l'ensemble de l'est du Canada, étant l'espèce de poisson de fond la plus lucrative par unité de poids (Murphy et al. 2017). La pêche est gérée par le ministère des Pêches et Océans (MPO) en collaboration avec les différents acteurs du milieu afin d'effectuer un suivi continu de l'état des stocks. Pour l'est du Canada, le MPO traite le stock du Golfe du Saint-Laurent (GSL) (OPANO 4RST) et celui du plateau néo-écossais et de Terre-Neuve (OPANO 3NOPs4VWX5Zc) comme des unités de gestion distinctes (Fig. 3). Ces deux unités ont été identifiées comme démontrant des légères divergences génétiques, ce qui laisse entendre que peu d'échanges ont lieu entre ces deux stocks et qu'il s'agit bien de deux unités différentes (Kess et al. 2021).

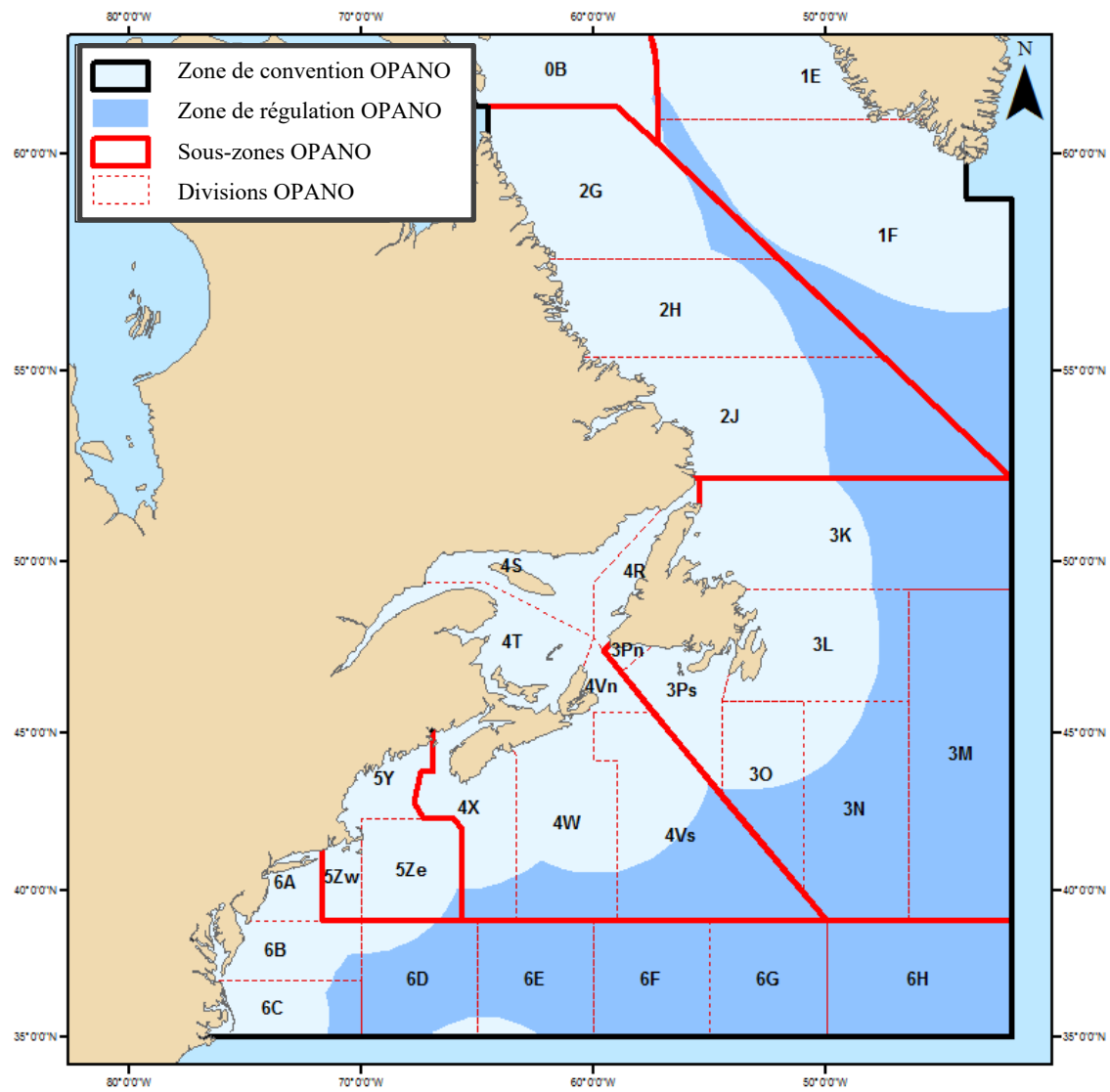


Figure 3. Carte des unités de gestion des pêcheries et divisions OPANO de l'Atlantique Nord (tiré de NAFO, 2024)

Depuis les années 2000, les débarquements commerciaux dans l’Est du Canada de flétan de l’Atlantique sont en augmentation après une longue période de faible abondance (Trzcinski & Bowen 2016, MPO 2017) (Fig. 4).

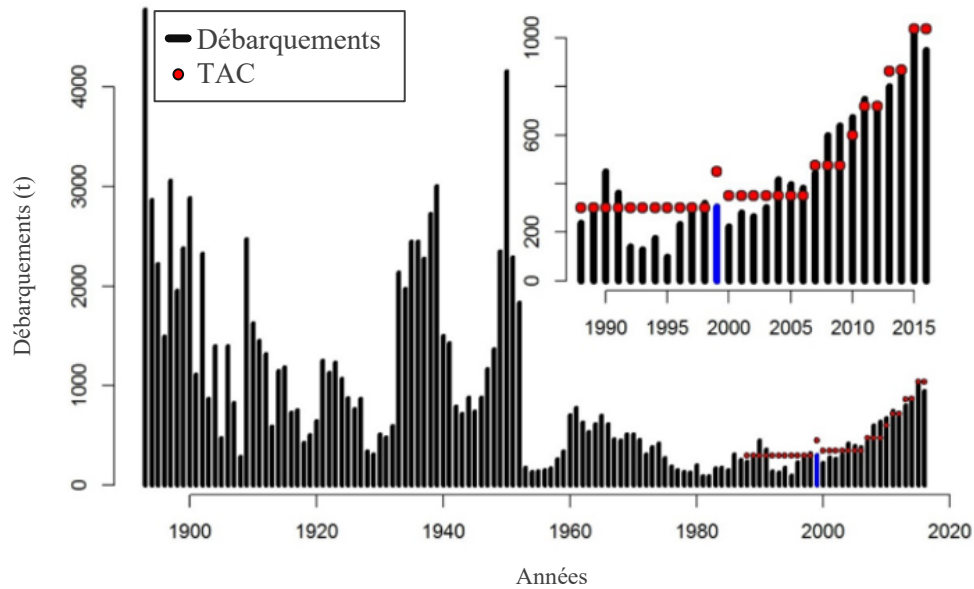


Figure 4. Séries historiques des débarquements en tonnes de flétan de l’Atlantique et le niveau fixé du taux admissible de capture (TAC) à partir de la fin des années 1980 pour la division 4RST (Adapté de MPO, 2017).

Au niveau du stock du GSL, la majorité des données biologiques et d’abondances proviennent historiquement des activités de pêche commerciale. Celles-ci ont surtout lieu pendant la période estivale et se concentrent majoritairement sur les talus continentaux du GSL où l’on retrouve les pré-adultes et adultes ayant atteint la taille minimale commerciale (>85 cm) (Trzcinski et al. 2011, den Heyer et al. 2015, MPO, 2018). Une autre source de données sur l’état des stocks provient des relevés de recherche effectuée avec des chaluts de fond, par contre, il est reconnu que les adultes réussissent à échapper aux filets et sont

donc sous-échantillonnés (Bourdages et al. 2016). En 2017, pour pallier aux biais d'échantillonnage au chalut, un nouveau relevé à la palangre spécifique au flétan a été instauré. Le nouveau relevé permet un suivi des individus matures et de grande taille (population exploitable) (MPO 2021). De manière générale, l'ensemble des connaissances recueillies sur le flétan sont récoltées pendant la période estivale et beaucoup d'efforts sont consentis sur l'évaluation des individus exploitables. Toutefois, plusieurs incompréhensions persistaient jusqu'à récemment quant aux déplacements annuels des adultes, aux mouvements des juvéniles, aux aires de reproductions et au comportement général des flétans de l'Atlantique dans le GSL.

2.3 État des connaissances sur le stock du Golfe Saint-Laurent

Pour tenter de mieux comprendre le stock du GSL, le flétan de l'Atlantique a fait l'objet d'un récent programme de marquage axé sur l'identification des patrons de migration et des lieux de frai (Murphy et al. 2017, Fisher et al. 2017, Le Bris et al. 2018, Gatti et al. 2020, James et al. 2020). Puisque le GSL est une mer semi-fermée, la récupération des étiquettes satellites détachables est facilitée, permettant l'accès à un nombre important de séries complètes. La bathymétrie du GSL se définit par un plateau peu profond au sud (plateau madelinien, profondeur moyenne de 60 m) bordé par un chenal très profond (chenal Laurentien, profondeur moyenne de 290m et maximale de 540 m), et par la présence de deux autres chenaux relativement profonds (environ 200 m) dans la partie nord du GSL: Le chenal Esquiman qui se joint au chenal Laurentien et remonte vers le détroit de Belle Isle et le chenal d'Anticosti qui borde l'île du même nom vers le détroit de Jacques-Cartier (Fig. 5) (Rossignol 1998).

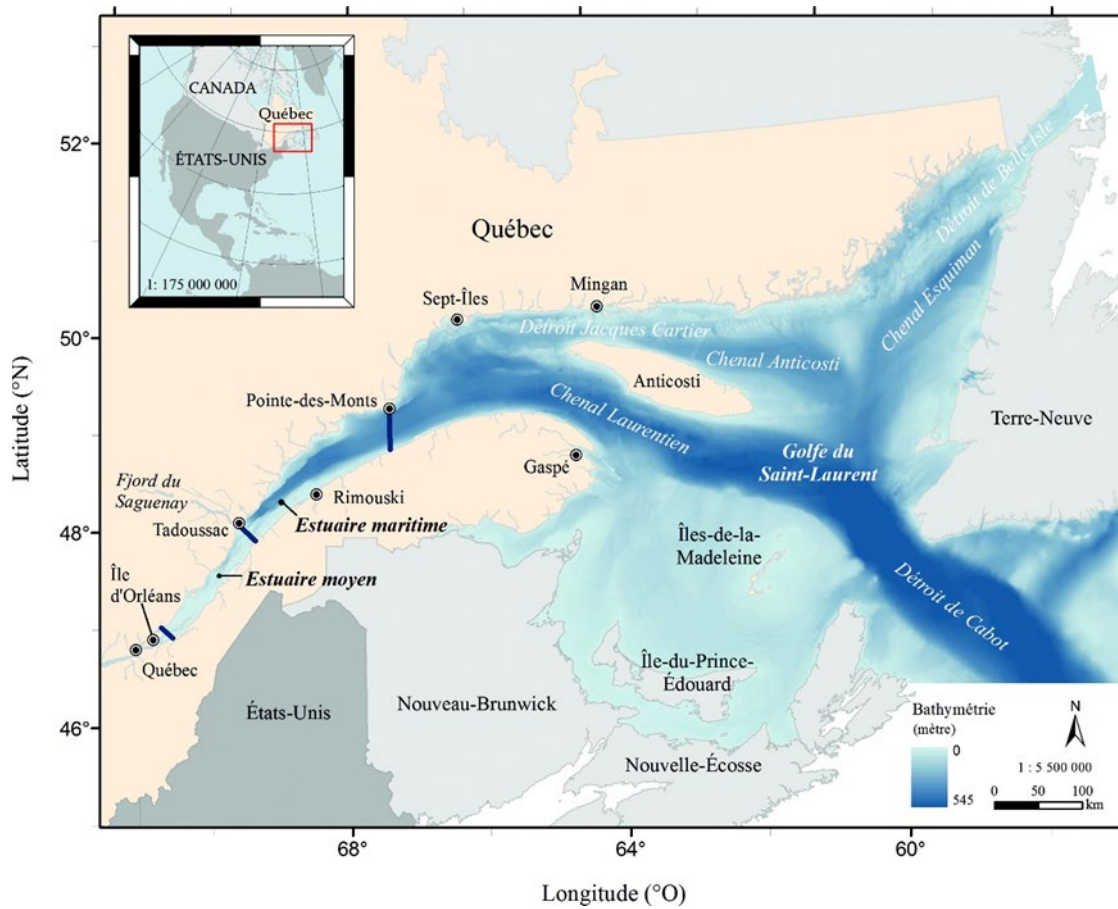


Figure 5. Carte bathymétrique des principaux chenaux du Golfe du Saint-Laurent. (tiré de Savenkoff et al., 2017)

La bathymétrie particulière combinée à la stratification des couches d'eau du système (Fig. 6) fait du GSL un système approprié pour l'utilisation de modèle de géolocalisation s'appuyant sur la profondeur et la température (Gatti et al. 2021). Ce type de modèle permet d'inférer les trajectoires empruntées par les flétans marqués. Entre 2013 et 2017, 114 PSAT ont été déployées sur de grands flétans (120+ cm), et 65 de ces étiquettes ont été physiquement récupérées (Gatti et al. 2020). Le déploiement de 2017 ciblait des individus répartis sur l'ensemble du GSL. Le modèle de géolocalisation a permis de révéler qu'une grande partie des individus migrait entre des zones d'alimentation côtières en été et les chenaux profonds (200-500 m) en hiver (Le Bris et al. 2018, Gatti et al. 2020). Les données de profondeur des étiquettes ont aussi permis d'identifier des remontées rapides de plusieurs dizaines, voire centaines de mètres (entre 25m et 284m), répétés sur plusieurs jours, qui avaient lieu dans les chenaux profonds du Golfe. On a pu inférer que le stock du GSL y effectue des remontées de ponte pendant la période hivernale (Le Bris et al. 2018, Marshall et al. 2023). Trois zones ont été identifiées comme des lieux probables de frai dans les intersections des chenaux du GSL. Le déploiement des étiquettes a entre autres permis de mettre de l'avant le fort comportement de « homing » de certains flétans, la distance entre les lieux de marquage et de récupération des étiquettes étant aussi faible que 3 km dans un cas, avec une valeur moyenne de 49 km (Gatti et al. 2020). Bien que certains cas de migration hors du GSL aient été documentés, la grande majorité des individus semblent rester et se reproduire dans le système du GSL (Gatti et al. 2020, James et al. 2020), ce qui vient appuyer les résultats de Kess et al. (2021) selon lesquels le stock du GSL démontre des divergences génétiques avec les stocks adjacents (Plateau néo-écossais et Grand Banc). Gatti et al. (2020) ont aussi conclu que la taille d'un individu était

positivement reliée à la distance parcourue pendant les migrations, indiquant qu'en général les individus plus gros effectuent des migrations plus importantes et en eaux plus profondes, bien que dans certains cas des individus semblent démontrer un comportement plutôt sédentaire tout au long de l'année. Ils ont ainsi avancé la possibilité de l'existence d'un contingent sédentaire au sein du GSL. Les résultats de James et al. (2020) pointent aussi vers la possibilité de plus d'un contingent dans le GSL; les individus marqués dans le sud du GSL ont montré deux routes migratoires différentes et deux lieux distincts de frai probables (Gatti et al. 2020, James et al. 2020).

Stratification et circulation des eaux du Saint-Laurent

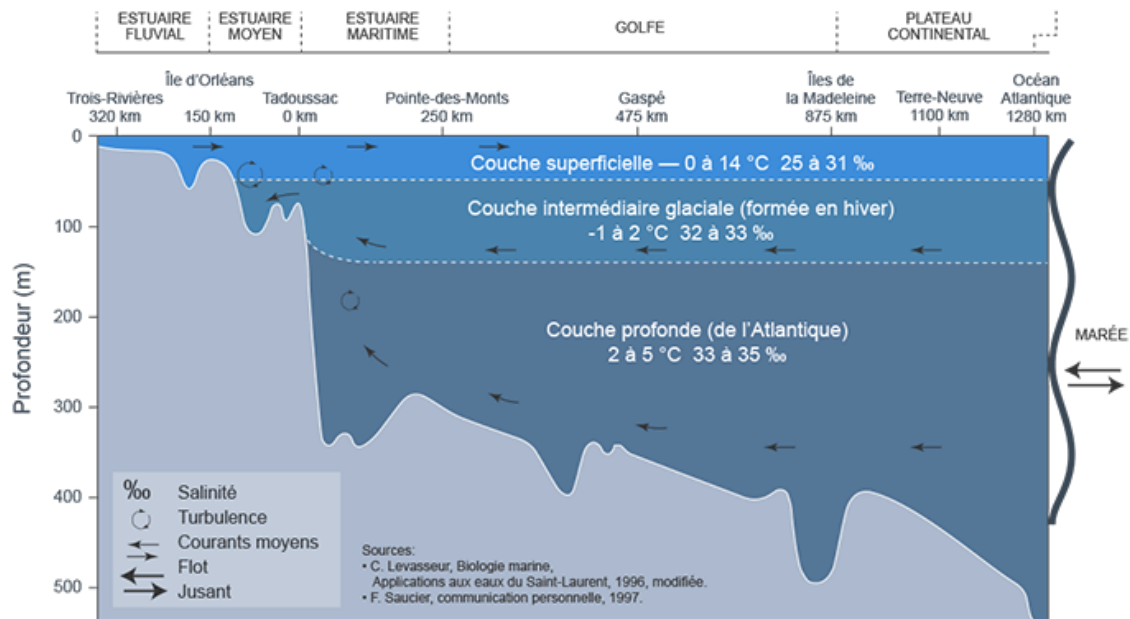


Figure 6. Schéma expliquant la stratification des couches d'eaux (division de 3 couches d'été) dans le GSL (tiré de GREMM, 2023)

3. OBJECTIFS

L'objectif général de ce projet de maîtrise était d'exploiter le potentiel des données d'accélération archivées par des étiquettes satellite détachables PSAT installées sur 25 flétans de l'Atlantique en 2017 dans l'ensemble du GSL. Ces données d'accélération pourraient servir de proxy de l'activité des flétans et ainsi nous permettre de décrire et interpréter les patrons d'activité individuels sur un cycle annuel complet.

Les études de Le Bris et al. (2018) et Gatti et al. (2020) ont suggéré l'existence d'une diversité de stratégies migratoires et de zones de fraie dans les chenaux profonds du GSL. En s'appuyant sur ces travaux, le premier objectif spécifique du mémoire visait à profiter du fait que les PSAT déployés en 2017 étaient munis d'un accéléromètre pour détailler l'activité et inférer sur le comportement au niveau individuel, sur un cycle saisonnier complet, et de déterminer si les patrons comportementaux peuvent être associés à des contingents au sein du stock du GSL.

Les résultats ayant clairement démontré l'existence de patrons périodiques dans les données d'accélération, le deuxième objectif spécifique de ce projet visait à documenter la variabilité individuelle des comportements périodiques selon les saisons en vue d'identifier des stratégies comportementales communes.

Le prochain chapitre, intitulé « Individual variability in activity patterns revealed in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) revealed using pop-up satellite tags », présente les résultats de ma maîtrise. En tant que premier auteur, j'ai contribué à la collecte des PSAT suite à leur remontée à la surface, au développement de différentes méthodes pour permettre l'utilisation des données d'accélération, et à la réalisation des analyses de données. J'ai été épaulée par mon codirecteur, Hugues Benoît, qui a guidé le développement des méthodes analytiques complexes à la base de ce mémoire, et contribué à l'analyse des données. Mon directeur, Dominique Robert, a contribué à l'élaboration des questions des recherches, et à rédaction du manuscrit. Les chercheurs Paul Gatti et Arnault Le Bris ont contribué à l'élaboration de la question de recherche et à l'exploration initiale des données.

INDIVIDUAL VARIABILITY IN ACTIVITY PATTERNS IN ATLANTIC HALIBUT (*HIPPOGLOSSUS HIPPOGLOSSUS*) REVEALED USING POP-UP SATELLITE TAGS

1. INTRODUCTION

Across animal taxa, variability in behaviour is observed at the level of the individual (Dingemanse et al. 2010, Briffa & Weiss 2011, Wilson et al. 2011, Japyassú & Malange 2014, Snell-Rood & Steck 2019). The level of individual variability is particularly important in vertebrates, which have evolved complex behaviours (Shettleworth 2010) in response to a combination of intrinsic (e.g. reproductive status or nutritional needs), demographic (e.g. sex ratio, age, and size structure), and extrinsic (e.g. predation, habitat characteristics) factors (Budaev et al. 1999, Dingemanse et al. 2007, Brydges et al. 2008, Shettleworth 2010). Understanding individual variability in behaviour is important as it impacts population dynamics (Bolnick et al. 2003, Grondin 1997, Vonk et al. 2017, Baptista et al. 2020). It generates variability in dispersal patterns (Fraser et al. 2001, Cote et al. 2010), in reproductive success (Mittelbach et al. 2014) or survival (Smith & Blumstein 2008, Cote et al. 2010).

Fishes were underrepresented in early publications on behavioural ecology (Godin 1997), as their behaviour was considered simple and instinctive (Magurran 1986, Budaev & Brown 2011). However, high variability in behaviour has commonly been observed among individuals (Bolnick et al. 2003, Kristiansen & Fernö 2007, Conrad et al. 2011,

Millot et al. 2014, Metcalfe et al. 2016, Rupia et al. 2016), and within individuals over time at different time scales (Reebs 2002, Bell & Stamps 2004, Robert et al. 2013, Fürtbauer et al. 2015, Roy et al. 2017, Roy & Bhat 2018, Shaw 2020). Nevertheless, knowledge of individual fish behaviour in the wild remains scarce and limited to particular taxa given the complexity of observing individuals *in situ* (Broell et al. 2013). For this reason, fish behaviour is still often conceptualized at the population or species level (Magurran 1986, Tyler & Rose 1994, Punt et al. 2015), and individuals are assumed to display uniform behaviour, and potential variability at the individual level is consequently ignored (Ringler 1983, Budaev et al. 2015). Ringler (1983) discussed the impact of variation in individual foraging tactics (e.g., changes in strike pattern, in preference, or feeding location) and its individual impact on maintenance, growth, and reproduction that reverberate on population recruitment and mortality. For example, individual differences in “risk-taking” behaviour (e.g., wandering out of refuge more frequently) modulate predation risk as well as access to resources and mates (Biro et al. 2003b, Hulthén et al. 2017, Roy et al. 2017). More interest is now directed towards fish behaviour with the consideration that it represents a key component of population dynamics (Budaev & Brown 2011).

Electronic tagging allows the study of individual fish behaviour *in situ* (Lutcavage et al. 1999, Block et al. 2001, Gunn & Block 2001). Pop-up satellite archival tags (PSATs) are now commonly used to study the *in situ* behaviour of large-bodied fish (Hussey et al. 2015). PSATs record and archive various data time series (e.g., temperature, depth, light level), from which a summary can be transmitted directly through the Argos satellite network upon release (Block et al. 2001, Loher & Seitz 2006, Broell et al. 2016, Fisher et al. 2017). Data are typically transmitted in a summarized form due to constraints on battery

capacity and the amount of data that can be transmitted by satellite. However, if tags are physically recovered after popping off, the full archived datasets can be accessed. The high-resolution data archived in PSATs facilitate inferences of specific behaviours such as spawning, migration, and foraging, as well as temporal variability in behavioural expression on scales ranging from minutes to seasons (Seitz et al. 2005, 2011, Broell et al. 2013, Le Bris et al. 2018, Nielsen et al. 2018, Gatti et al. 2020, Knotek et al. 2020, Skubel et al. 2020, Ransier et al. 2024). When a behavioural pattern in an animal is linked to an environmental cycle (e.g., daylight, season), it is referred to as “periodic behaviour” (Li et al. 2012). For instance, using depth records from recovered PSATs, Scott et al. (2016) showed that periodic behaviour in depth occupancy varied across seasons in Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*). Another advantage of recovering PSATs is to access the accelerometer data available in the newer generations of PSATs. These data hold the potential to facilitate the quantification of survival rate (Nielsen et al. 2018), the parametrization of movement models (Gatti et al. 2021), the estimation of vessel avoidance (Rohan et al. 2024), and the identification of periodic behaviour in combination with measurements of environmental conditions (Skubel et al. 2020).

Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* Linnaeus 1758) in the Gulf of St. Lawrence (GSL), Canada, has been the subject of an extensive tagging program focused on identifying migration patterns and spawning locations (Murphy et al. 2017, Fisher et al. 2017, Le Bris et al. 2018, Gatti et al. 2020, 2021, James et al. 2020). A total of 114 PSATs were deployed between 2013 and 2017 on large halibut, of which 65 were physically recovered (Gatti et al., 2020). A geolocation model relying on depth and temperature data revealed that a large proportion of individuals migrated between coastal feeding grounds

in the summer and deep offshore spawning grounds in the winter, while some individuals remained in deep waters year round (Le Bris et al. 2018, Gatti et al. 2020, James et al. 2020). These studies also suggested individual variability in migration behaviour (Gatti et al. 2020, Ransier et al. 2024). This supports the contingent hypothesis, which suggests that a population is composed of multiple groups, each exhibiting similar migratory behaviours within a given group but notable differences among groups (Clark 1968, Secor 1999). Given that PSATs deployed in 2017 were equipped with an accelerometer, there is a unique opportunity to use acceleration data to further infer fine-scale individual behavioural patterns of halibut over a full seasonal cycle. In the present study, we use acceleration data obtained from the 25 PSATs deployed in 2017 and physically recovered the following year to characterize the extent and diversity of halibut activity and reveal daily to seasonal temporal variability in behaviour across different geographic sectors of the GSL. We also aim to identify contingents, inferred from recurring patterns of activity shared by groups of individuals.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1 Satellite tagging operations and data collection

A total of 36 PSATs (MiniPat Wildlife Computers Inc, Redmond, WA, USA) were deployed on Atlantic halibut across the Gulf of St. Lawrence, Canada, between September 15 and October 23, 2017 (Figure 1). Tagging operations took place during a collaborative halibut longline survey coordinated by Fisheries and Oceans Canada. Tagging was undertaken on chartered fishing vessels in the waters of the Esquiman Channel, Gaspé Peninsula, Anticosti Gyre, Cape Breton, and Prince Edward Island (Figure 1). Halibut were

caught using longlines equipped with baited #14 and #16 circle hooks and carefully brought onboard to be handled on deck. The use of circle hooks limited physical damage to the fish. The fork length of each halibut was measured to the nearest centimeter and individuals over 130 cm that appeared healthy were tagged with a PSAT. Tagged halibut ranged in size between 130 and 202 cm, averaging 151 cm (Table 1) and mostly consisted of mature individuals. Sexes were determined by Marshall et al. (2023) for 19 individuals using either genetics, or visual analysis of the depth profiles during the reproduction period to identify typical distinct behaviour for males and females. Tagging operations were carried out following methods developed by Seitz et al. (2005) for Pacific halibut. PSATs were attached using a 10 cm 180-kg test nylon monofilament tether linked to a sterilized titanium dart. The anchoring dart was inserted under the pterygiophores on the dorsal fin from the eyed side of the fish. The tagging operation was carried out under a Fisheries and Oceans Canada scientific fishing license and Memorial University of Newfoundland (St. Johns, NL Canada) Animal Care Protocol #20180615. Two moored PSATs were also deployed to record environmental parameters including the effect of tidal currents: one in shallow waters (48 m) near Port au Choix, Newfoundland, and another in the deep Laurentian channel (342 m) (Figure 1).

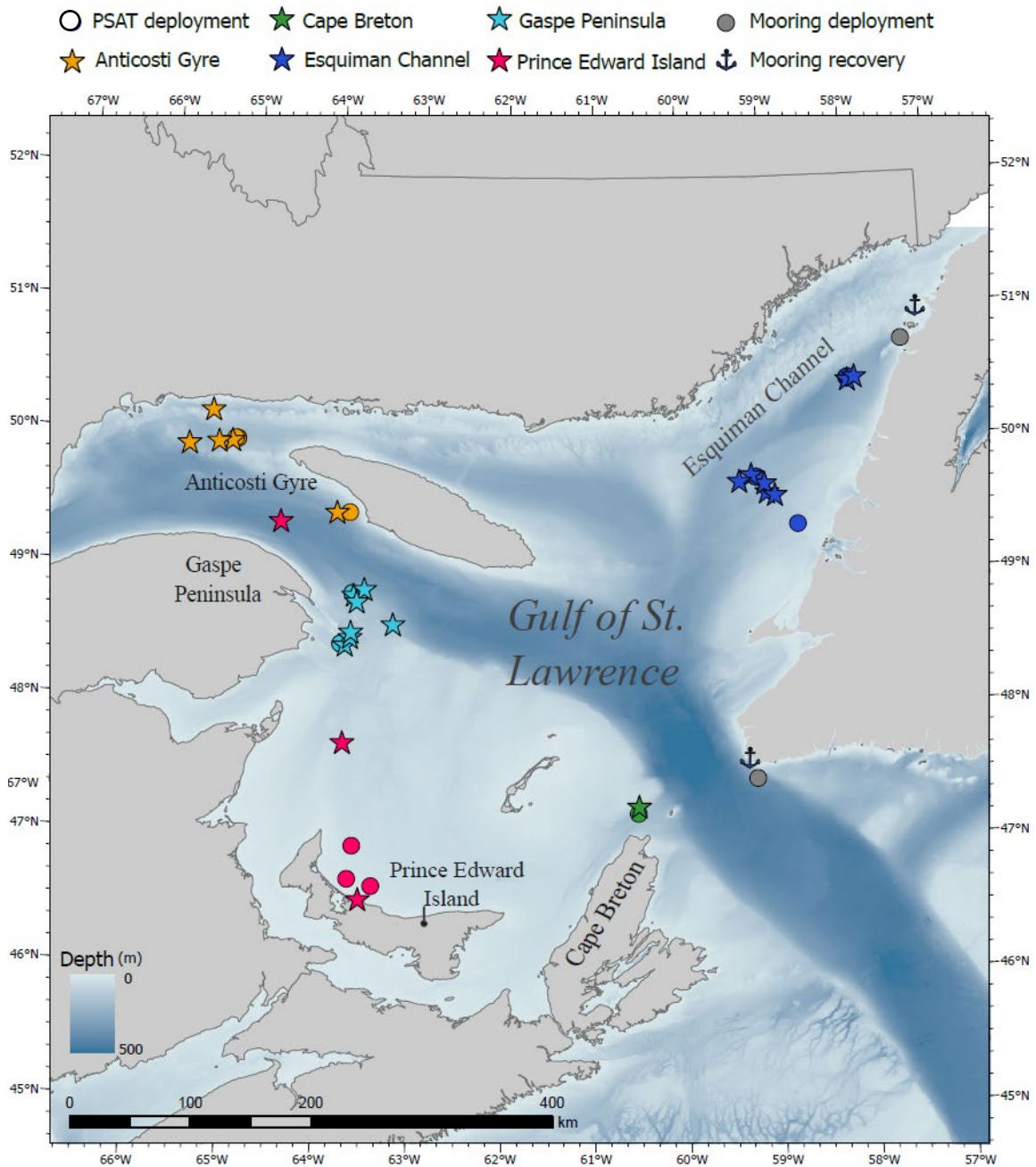


Figure 7. Map of the Gulf of St. Lawrence (Canada), showing deployment (circle) and pop-up (star) locations of the 25 recovered MiniPAT pop-up satellite archival tags (PSATs) that were deployed on Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in 2017 and subsequently recovered, and two moored tags. The symbol colours represent the deployment region based on Gatti et al. (2020).

The preprogrammed pop-off date for all PSATs was August 31, 2018. When PSATs detached from their host halibut, they floated to the surface and initiated the transmission of a summary of recorded data through the Argos satellite network, as well as current GPS positions. Popped-off PSATs were recovered using chartered industry vessels equipped with CLS ARGOS RXG-134 goniometers (CLS America Inc., Lanham, MD, USA). The goniometer directional antenna allows for detection of pings that are broadcast by floating PSATs within a range of 5 nm and provides an angle relative to the vessel's bow, as well as the relative strength of the signal that is used as a proxy for distance. A total of 25 PSATs were recovered, of which 21 had detached on the programmed date, and four had detached earlier (PSAT ID = 17P0127, 17P0135, 17P0149, 17P0173). The duration of deployments varied from 172 d to 351 d (Table 1). Data from the first 48 hours post-deployment were not considered for data analyses to exclude values that might mostly reflect behaviour linked to post-release stress.

Table 1. Summary of the physically-recovered pop-up satellite archival tags (PSATs) deployed on Atlantic halibut and on moorings in the Gulf of St. Lawrence in 2017. The sex was based on the results of Marshall et al. (2023) using either genetics (*g*), or depth profiles analysis (*d*) for each individual. The number of days at sea highlighted in bold correspond to individuals whose tags did not remain attached for more than 300 days and are therefore not considered full time series.

PSAT ID	Fork length (cm)	Sex	Deployment Date (2017)	Depth (m)	Deployment Latitude	Deployment Longitude	Number of day at sea	Linear distance (km) between tagging and pop-up
16P2437	164	F, <i>g</i>	09-25	206.79	49.727	-59.124	341	4.41
17P0086	146	F, <i>d</i>	09-19	29.28	46.696	-63.703	347	19.33
17P0087	148	-	10-03	131.76	48.462	-63.858	333	13.06
17P0126	145	-	10-23	201.3	49.976	-65.13	313	15.38
17P0127	147	F, <i>g</i>	10-23	201.3	49.976	-65.13	276	-
17P0135	159	-	09-25	206.79	49.727	-59.124	172	21.52
17P0136	138	F, <i>g</i>	10-03	210.45	48.844	-63.74	333	7.84
17P0138	166	F, <i>d</i>	10-03	210.45	48.844	-63.74	333	42.54
17P0140	161	-	10-03	131.76	48.462	-63.858	333	3.77
17P0143	146	F, <i>d</i>	09-27	290.97	50.458	-58.017	339	5.54
17P0147	171	F, <i>g</i>	10-10	215.94	49.453	-63.798	326	10.63
17P0148	171	F, <i>d</i>	09-26	109.8	49.367	-58.658	340	36.95
17P0149	150	F, <i>g</i>	10-23	201.3	49.976	-65.13	171	40.16
17P0150	155	F, <i>d</i>	09-25	206.79	49.727	-59.124	341	14.22
17P0154	180	F, <i>g</i>	10-23	210.45	49.979	-65.154	313	30.28
17P0155	160	F, <i>g</i>	09-25	206.79	49.727	-59.124	341	8.59
17P0159	146	F, <i>g</i>	09-27	287.31	50.453	-58.031	339	1.51
17P0162	143	F, <i>g</i>	10-23	201.3	49.976	-65.13	313	4.29
17P0165	130	-	09-16	162.87	47.207	-60.52	351	6.16
17P0166	135	M, <i>g</i>	10-03	210.45	48.844	-63.74	333	10.51
17P0169	130	F, <i>d</i>	09-27	289.14	50.455	-58.018	298	34.90
17P0170	139	M, <i>d</i>	10-03	210.45	48.844	-63.74	333	1.78
17P0171	165	F, <i>g</i>	10-03	131.76	48.462	-63.858	333	9.65
17P0173	168	-	10-15	32.94	46.646	-63.439	293	314.87
17P0176	202	F, <i>d</i>	09-23	43.92	46.945	-63.66	343	86.83
<i>Moored PSATs</i>								
17P0197	-	-	09-14	342	47.459	-59.199	348	-
17P0198	-	-	09-25	48	50.732	-27.372	344	-

2.2 Tilt estimated from acceleration data

PSATs recorded four separate metrics at a 5-s resolution throughout the immersion period: depth (resolution = 0.5 m, range of accuracy is ± 0.34 m at the surface and ± 5.38 m at 440 m), temperature (resolution = 0.05°C , $\pm 0.1^\circ\text{C}$ accuracy), light intensity levels ($\pm 5 \times 10^{-12}$ Watt cm^{-2}), and tri-axial acceleration (range of -2 to 2 g ± 0.05 g). When a fish is motionless, the positively buoyant PSAT floats freely above the fish and records either the full force of gravity ($1\text{ g} = 9.81\text{ m s}^{-2}$) or a small inclination along the three orthogonal axes resulting from ambient currents (e.g., tidal currents). When a fish becomes active and swims, the accelerometer detects changes in inclination in one or more of the axes (Figure 2). As a fish moves, the PSAT tilts backward, with tilt angle increasing towards the horizontal position as speed increases, as demonstrated for Pacific halibut (Nielsen et al. 2018). In accordance with conclusions from Nielsen et al. (2018) on acceleration data from PSATs, acceleration values from all three axes (A_x , A_y , A_z) contribute to the calculation of the tilt angle, expressed in degrees, using the formula developed by Pedley (2013):

$$(1) \text{ Tilt angle} = \text{acos}\left(\frac{A_z}{\sqrt{A_x^2 + A_y^2 + A_z^2}}\right) * \frac{180}{\pi - 180}$$

where A_i is the acceleration for axis i .

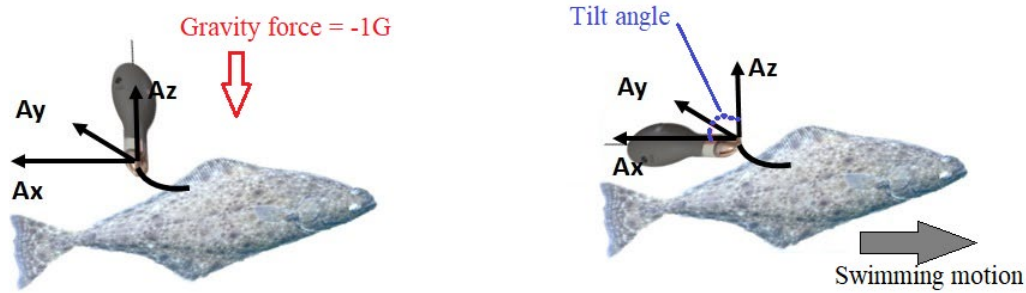


Figure 8. Representation of a pop-up satellite archival tag (PSAT) floating while the fish is motionless and tilted back when the fish is in motion.

2.3 Tilt as a proxy for activity

Tilt values obtained for individual fish are typically composed of a mixture of small values corresponding a static position and slow movements, as well as small tilt value reflecting records from ambient currents, such as the tide effect, and a set of larger values that corresponded to stronger movement at different swimming speeds. Tilts values are distributed from 0 to 180 degrees. A tilt of 0 degrees implies that the tag is floating vertically above the fish. We used a Gaussian mixture model assuming two modes using the R package “mixtools” (version 1.2.0) (Benaglia et al. 2009) in R (version 4.1.2) (R Core Team (2021)) to calculate a threshold to separate values reflecting inactivity or current effect from those reflecting fish movement (Figure 3) (Nielsen et al. 2018). Based on the results across the 25 individuals, and the two moored tags which should exclusively reflect tilt values associated with ocean currents, a threshold value of 38.5 degrees was assumed to separate tilt values inferred to reflect inactivity (0 to 38.5 degrees), which represented 85.44% (SD = 16.57%; n=25) of all observations, from tilt values assumed to reflect fish activity (range 38.5 to 180 degrees; mean 64.59 degrees), which represented 14.55% (SD = 16.57%; n=25) of all observations.

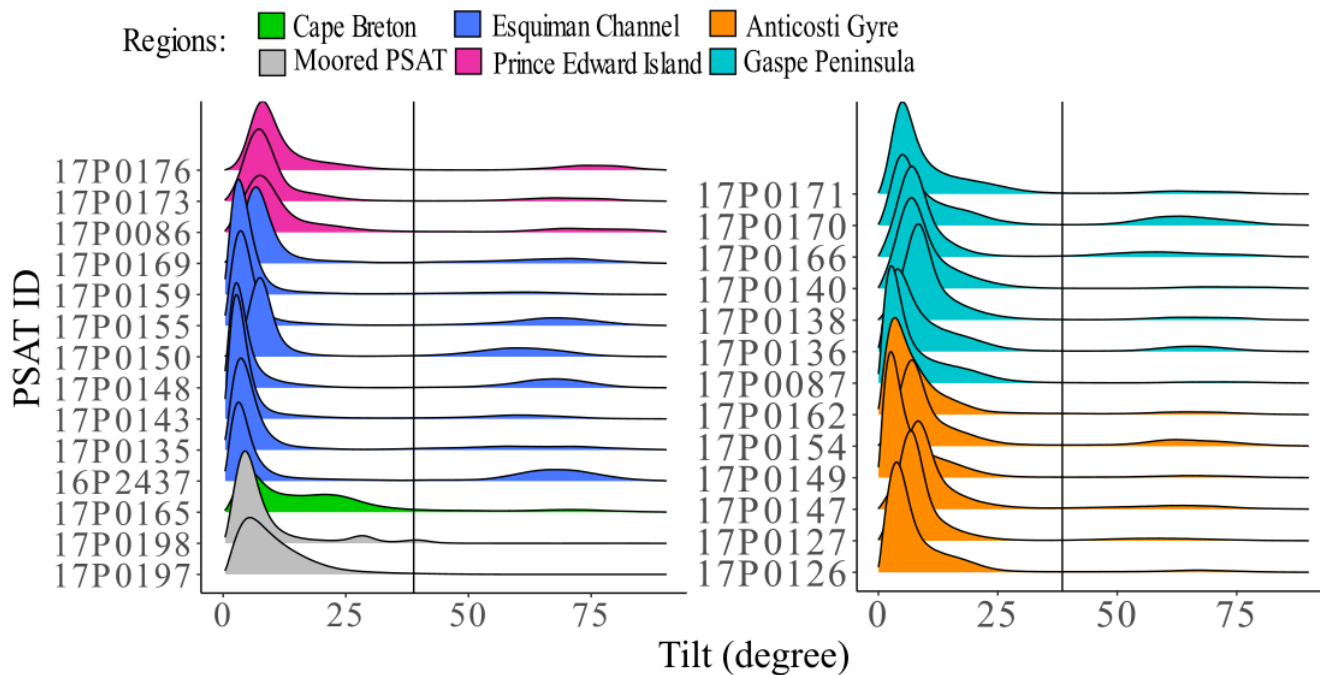


Figure 9. Distribution of tilt values for PSATs attached to Atlantic halibut using a dart and tether mechanism, as well as for the two moored PSATs from the Gulf of St. Lawrence. Tilt values were calculated from archived data (5-s resolution). The threshold (38.5 degrees) used to divide static mode from active mode is represented by the black vertical line.

To remove the effect of ambient current and to take into account specific features of the tag that individually impact average tilt and limit quantitative interpretations, tilt values were categorized (5-second period) as either active = 1 or inactive = 0 based on the activity threshold to create continuous activity time series for each individual. The sum and proportion of active moments comprising those time series were calculated for different temporal resolutions (15 min, 60 min and 1 d) to facilitate the interpretation of activity patterns in subsequent analyses.

2.4 General population patterns in activity

To be able to identify the presence of general patterns in activity level of the halibut of the GSL, we performed a dynamic factor analysis (DFA) to identify the presence of common trends in activity patterns, which allows for the analysis of large individual time series datasets. Daily activity level (y_t) was estimated by summing the number of observations that were previously classified as active for each day t and standardized (i.e., z-scored; y_t^*) following Zuur et al. (2003a) by subtracting the mean ($\bar{y}$) and dividing by the standard deviation (σ), to create a matrix of an $n \times T$ where n is the number of individual, T is the total number of days of the series, and t corresponds to one day.

In this analysis, only the data from individuals for which the full annual data series were available ($n = 20$) were considered. We modelled trends in standardized activity values as a combination of m hidden trends (α_t), and both process errors (w_t) and observation errors (ϵ_t), using the MARSS package (Holmes et al. 2021, 2022, 2024) in R version 4.1.2 (R Core Team (2021)) with the term *form* specified as “dfa” and a specified number of hidden trends (m). The model was constructed as:

(2)

$$y_t^* = Z\alpha_t + \epsilon_t \text{ where } \epsilon_t \sim MVN(0, R)$$

$$\alpha_t = \alpha_{t-1} + w_t \text{ where } w_t \sim MVN(0, Q_t)$$

where Z is a $20 \times m$ matrix of factor loadings on the hidden trends, which is a measure of the relationship between an individual's time series of activity level and a given underlying trend. ϵ_t is an $n \times T$ column vector of the non-process errors and w_t is an $m \times T$

matrix of the process errors; it is assumed that both are independent multivariate normally-distributed (MVN) with a mean of zero and respective covariance matrices. The variance-covariance matrices R (observation variance) and Q (process error) were respectively set as diagonal and unequal, and identity.

We compared DFA models composed of various numbers of hidden trends (1, 2, and 3) to determine if patterns of activity variation were common within geographical groups of fish. Model parameters were estimated for those three models and then compared models using Akaike's information criterion (AIC), calculated as twice the difference between the log likelihood function (measure of fit) and the number of parameters (penalty) (Zuur et al. 2003a, Holmes et al. 2022). The decision of the best model was made considering that increasing the number of common trends in the model improves the fit as the trend number gets closer to the number of individual (n), but that the resulting increasing number of parameters to be estimated invokes an increasingly high penalty (Zuur et al. 2003b). Model validation included residual plotting, the adequacy of model fits and considered ecological interpretation and significance of the results.

Factor loadings for each trend were rotated using the varimax rotation function in the MARSS package to improve interpretability of the individual loadings. Factor loadings allowed for classifying the link between a trend and an individual fish. An arbitrary cut-off level was set at 0.025 (moderate) and at 0.050 (high) to determine whether a time series was associated with the hidden trend (α_t) or not (Zuur et al. 2003a). To assess whether there was a spatial component to common trends, we considered the five broad geographical regions where tagging was carried out, as defined by Gatti et al. (2020) (Figure 3).

To verify the effect of season on activity level, a repeated-measures Analysis of Variance (ANOVA) was conducted using seasonal mean of activity level for each individual as the dependent variable and season as the independent categorical factor, individuals with incomplete series were removed. Following the ANOVA, a post-hoc paired t-tests with Bonferroni correction was used to compare each pair of seasons.

2.5 Characterization of periodic activity

Following the approach of Scott et al. (2016) to represent periodic variation in activity on different time scales, activity level plots and two-dimensional (2-dimensional) time series plot were created. The activity level plots allowed for the visualisation of patterns in activity levels at the seasonal and monthly scales within groups of tagged individuals. Two-dimensional time series plots were then created to assess within a day (24-hour period) the times (1-hour sub-periods) when halibut were active and to detect potential diel periodicity patterns.

Based on the 2-dimensional time plots, we investigated a potential link between ambient light and activity level. Using values recorded by the tags, we tested the influence of light intensity on activity using non-linear regression function in R. Locally-estimated scatterplot smoothing (LOESS) curves were fitted to the hourly mean light intensity and the hourly proportion of activity data. This was tested for each individual and for the group ($n = 25$), for sunlight hours only and for entire 24-hour periods.

We were also interested in verifying if there was a contrast in activity frequency between the daytime and nighttime periods, with reference to the hours of sunset and sunrise. Because fish were sometimes more active during daytime, and other times more

active during nighttime, we required a metric that quantified diurnal change in general, rather than a more straightforward association of activity with a specific part of the day. The beginning of day and night was defined using the local time (Atlantic Standard Time [AST]) of sunrise and sunset from the National Council of Canada. We measured the association activity to the define day and night periods using the following R-square-based calculation based on the frequency of active moments in distinct 15-minute periods:

In what follow, period designates at 15 minute period.

$$(3) \quad R_h^2 = 100 * \left(1 - \frac{\sum_{t=1}^{T_h} \sum_{d=1}^2 \sum_{i_{t,d}=1}^{I_{t,d}} (y_{i_{t,d},t,d,h} - \bar{y}_{t,d,h})^2}{\sum_{t=1}^{T_h} \sum_{i_t=1}^{I_t} (y_{i_t,t,h} - \bar{y}_{t,h})^2} \right) \text{ eq 1.}$$

Where:

$y_{i_{t,d},t,d,h}$ is the sum of active moments in period $i_{t,d}$ occurring on consecutive day t , during diel portion d (daytime, $d=1$; nighttime, $d=2$) for halibut h ;

$y_{i_t,t,h}$ is the sum of active moments in period i_t occurring on consecutive day t for halibut h ;

$\bar{y}_{d,t,h}$ is the mean number of active moments per period on consecutive day t , diel portion d for halibut h ;

$\bar{y}_{t,h}$ is the mean number of active moments per period on consecutive day t for halibut h ;

T_h is the total number of days of monitoring for halibut h ; and

$I_{t,d}$ and I_t are respectively the total number of periods for day t and diel portion d , and for day t only.

An overall, across individuals, measure of explained variance, R^2 , is obtained by adding a summation over individual halibut to eq 1,

$$R^2 = 100 * \left(1 - \frac{\sum_h^H \sum_{t=1}^{T_h} \sum_{d=1}^2 \sum_{i_{t,d}=1}^{I_{t,d}} (y_{i_{t,d},t,d,h} - \bar{y}_{t,d,h})^2}{\sum_h^H \sum_{t=1}^{T_h} \sum_{i_t=1}^{I_t} (y_{i_t,t,h} - \bar{y}_{t,h})^2} \right)$$

where H is the total number of halibut in this study

R-square values were expressed in percentage and corresponded to the variation in activity level that was attributable to the periodic interval of day and night. This was also calculated for each individual and for the group of 25 halibut.

3. RESULTS

3.1 Effects of tidal currents on tilt data

Plots of the tilt data from the moored tags and the data from two halibut with low activity level clearly showed periodic variation consistent with tag movement that was likely associated with the tidal cycle (Figure 4). The vast majority (98.5%) of the tilt values recorded by moored tags were smaller than our calculated threshold value of 38.5 degrees, confirming that the active mode of values for halibut can confidently be attributed to moderate to fast swimming speeds (Nielsen et al. 2018). However, the inability to distinguish currents and slow swimming speeds implies that our analyses cannot address slow movements by halibut.

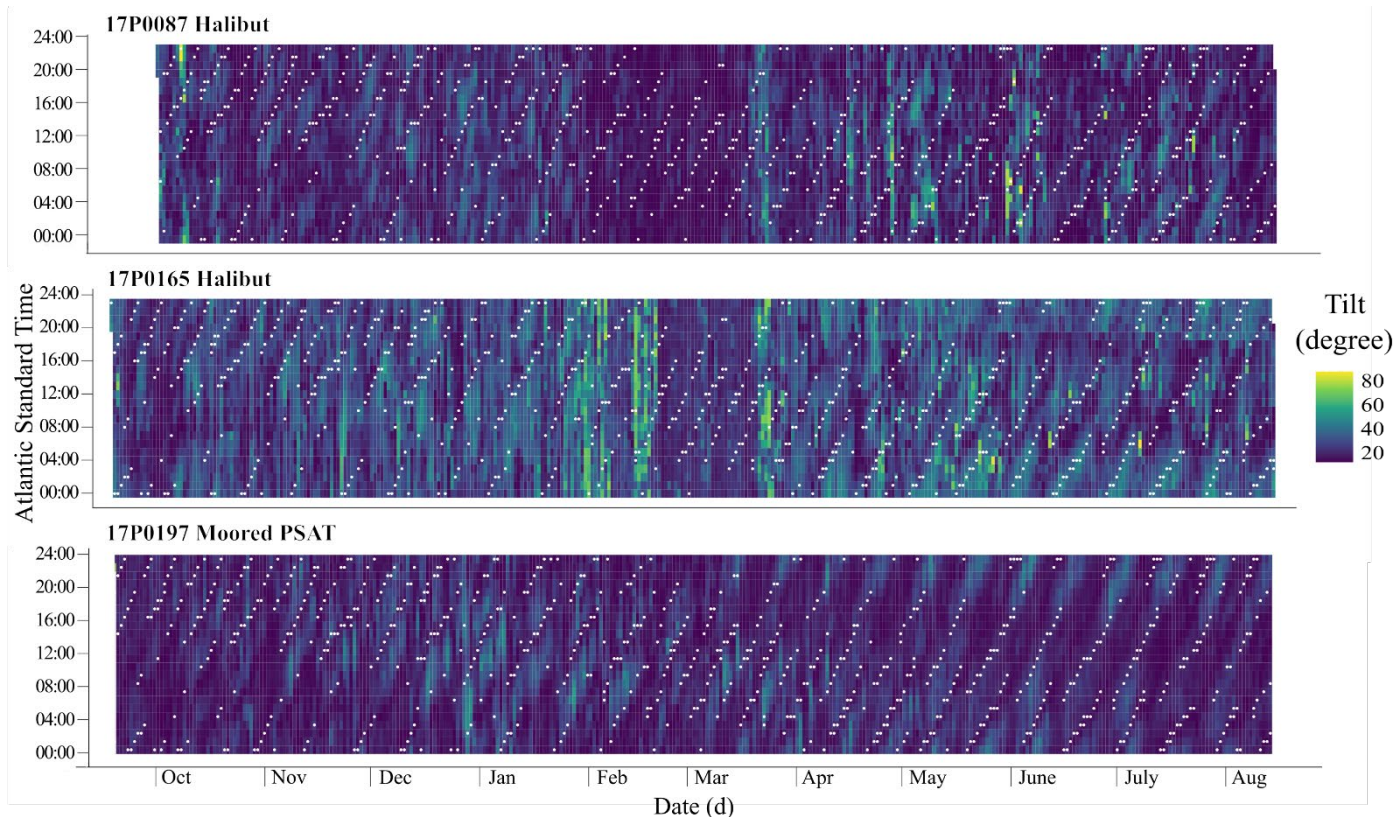


Figure 10. Two-dimensional time plots of tilt values from the PSATs of two individual Atlantic halibut and a moored tag that were deployed between September 2017 and August 2018, where the influence of tidal currents on tilt is evident, as represented by diagonal patterns in the tilt values. Hourly mean tilt values are presented using a continuous colour gradient, where darker colours represent relatively low tilt values (assumed to be associated with immobility), and lighter colours (light blue through yellow) represent relatively high tilt values (assumed to be associated with activity). The white dots indicate the times of high tide and low tide. The beginning of each time period is represented by the dash and all time are in Atlantic Standard Time (AST).

3.1 General population patterns in activity

The DFA model with three trends was selected as the most suitable model to represent the general patterns observed in the activity level of tagged halibut (Table 2). However, the models with two and three trends (i.e., Models 2 and 3) yielded very similar predictions (Figure 5). All three models consisted of one common trend (Trend A, Figure 6) which was also the first trend in the other models estimated (Model 1 with 1 trend and Model 2 with 2 trends) (see Suppl. Fig. S1). Thus, Trend A was considered the strongest of the three, while Trend B and Trend C represented of weaker trends (Zuur et al. 2003a). Based on the overall patterns showed by all trends, we observed three distinct periods of activity across the year, corresponding to (1) September to December (108 days; hereafter ‘fall’); (2) January to mid-April (106 days; hereafter ‘winter’); and (3) mid-April to August (138 days; hereafter ‘spring-summer’); these seasonal periods will be used for the following analysis.

Table 2. Comparison of dynamic factor analysis (DFA) models incorporating different (1;3) common trends (m). Δ_i is the Akaike Information Criterion (AICc) of model i minus the minimum AICc of the considered models and w_i is the Akaike weight for model i .

Model	Trends (m)	Log-likelihood		AICc	Δ_i	w_i	Number of parameters
1	1	-9028.7585	✓	18158.1965	1101	1.108408 e-239	50
2	2	-8715.5089	✓	17580.5015	522.8	3.087295 e-114	74
3	3	-8430.6089	✓	17057.66	0	0	97

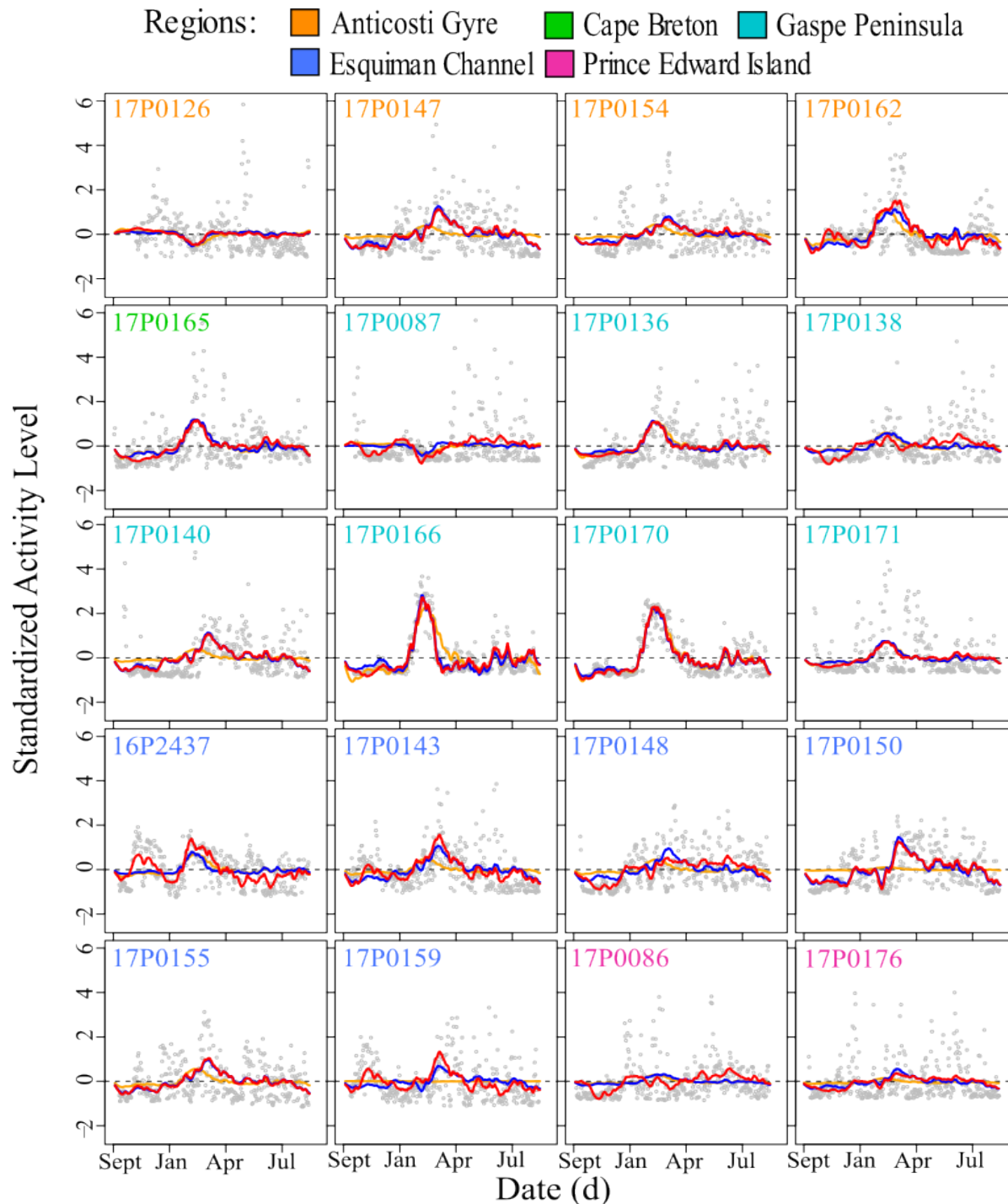


Figure 11. Individual standardized daily mean activity level (grey dots) and predictions from the dynamic factor analysis (DFA) models (coloured lines) for 20 Atlantic halibut tagged in the Gulf of St. Lawrence, Canada (panels). Predictions from the three models are distinguished using different colours: orange (Model 1), blue (Model 2), and red (Model 3). The geographical region of each individual is identified by the colour used to display the pop-up satellite archival tag ID in the top left of each panel.

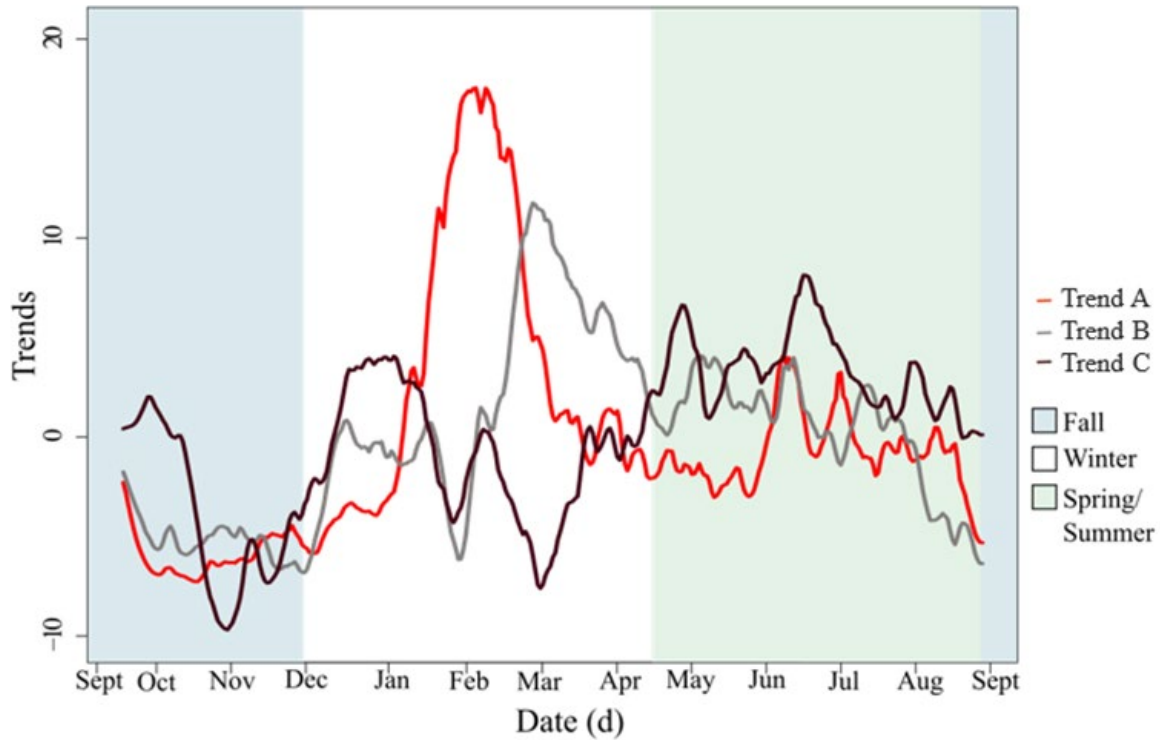


Figure 12. Trends obtained by the model containing three common trends (ie., Model 3). Common trends are unitless. The coloured boxes correspond to the delimitation of the different seasonal periods.

Commons Trends A and B were characterized by a low activity level during the fall, followed by an increase in activity level across winter, with Trend A peaking earlier and at higher levels relative to the highest peak of Trend B. After mid-April trend A and B showed a decrease in global activity level characterized by small timescale (weekly) variation, but with an overall higher level of activity compared to the fall. The third trend was characterised by the highest activity level at the beginning of the tagging period followed by two small peaks of activity in January and mid-February, and a progressive increase after March reaching the highest level of this trend through spring and summer. Each common trend showed a different timing in the peak of activity level.

Individual fish associated differently to the three common trends based on factor loadings of the DFA and considering a 0.025 (moderate) and a 0.050 (high) significance threshold (Figure 7). Those differences were partially related to sex and tagging locations. The Trend A was positively related to the individuals from the Gaspé Peninsula (five out of seven individuals). In that group, two individuals (17P0166, 17P0170) displayed a stronger association to that trend compared to other individuals, with a high activity level during winter. Those two halibut corresponded to the only individuals identified as males by the methods of Marshall et al. (2023). The only individual tagged off of Cape Breton was only positively related to the Trend A. Most (three out of four) of the individuals from Anticosti Gyre were positively associated with the Trend B. Five out of six individuals from the Esquiman Channel were strongly and positively associated with the Trend B and four out of six were negatively associated with the Trend C. A negative association with a trend indicated that activity trends for a given halibut were opposite those of that trend. One individual from Prince Edward Island was associated most strongly with the Trend B and the other individual associated most strongly with the Trend C.

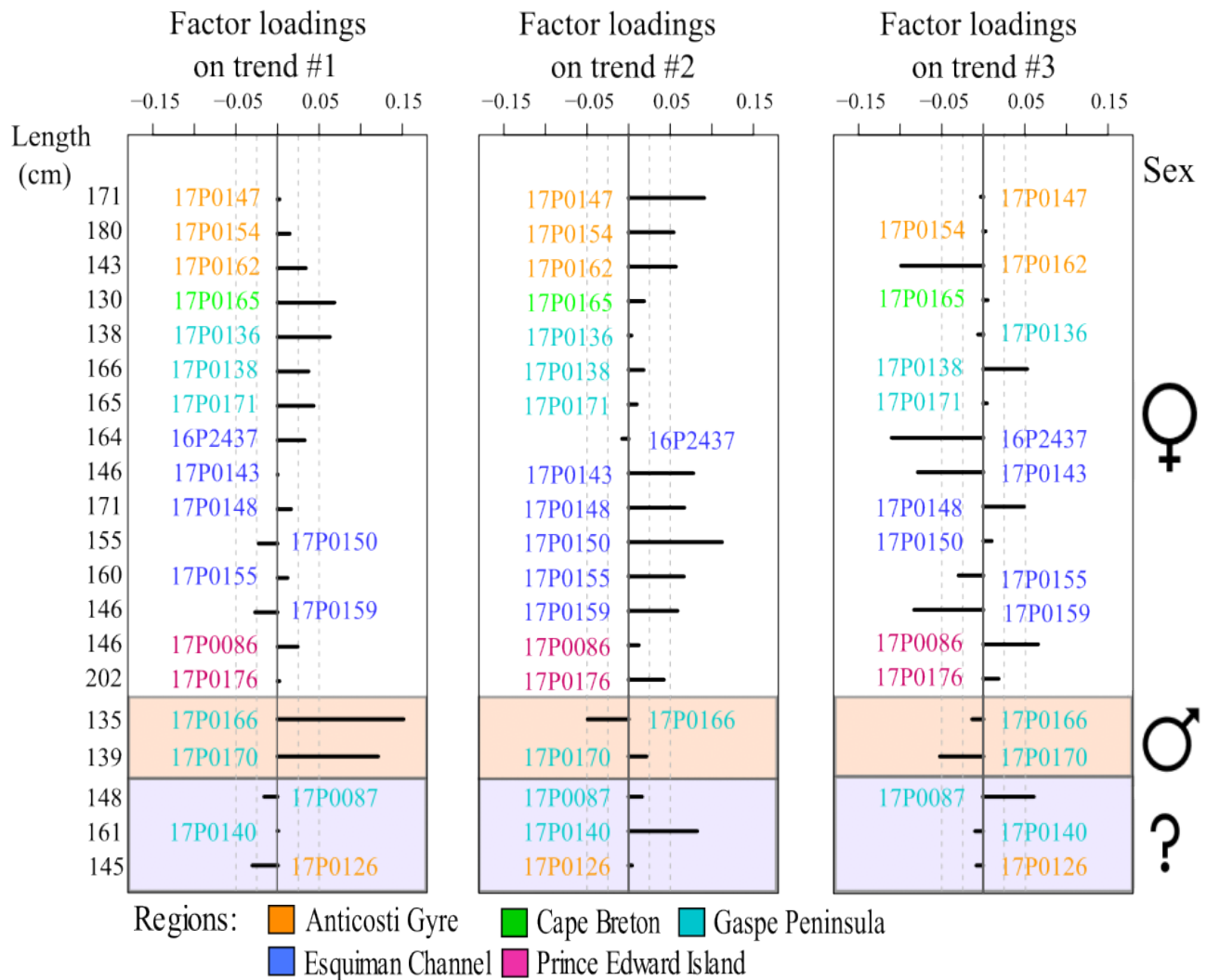


Figure 13. Individual factor loadings for the three common trends from the selected DFA model. The vertical dash lines show the arbitrary cutoff level of (+/-) 0.025 and 0.05 based on Zuur et al. (2003) to assess the extent to which an individual is associated with each trend. The colour of the PSAT ID corresponds to the tagging location. The fork length of each individual is indicated on the left side of the panel. Individuals were grouped by sex (female, male, unknown) based on the results of Marshall et al. (2023) using either genetics (g), or behavioural analysis (b) for each individual.

Using the percentage of activity level shown in Table 3, it was possible to identify differences from individuals tagged in different regions and across the three seasonal

periods. Individuals tagged in the Esquiman Channel showed the highest percentage of activity over the year (22.08%, SD = 19.27; n= 8)) (Table 3). Individuals tagged off of the Gaspé Peninsula were active 10.63% (SD =15.46; n=7) of the time over the year and showed the highest increase of activity during the winter period, which was primarily attributable to two individuals (Figure 8, PSAT ID 17P0166, 17P0170). Halibut from the Anticosti Gyre were the least active (9.85%, SD =10.40; n=6). The individual tagged off of Cape Breton was active 11.89% of the time over the year and the three individuals tagged off of Prince Edward Island 13.15% (SD=14.58; n=3). Across all regions, the ANOVA revealed a significant effect of season on activity levels ($F(2, 44) = 13.17, p < 0.001$) and showed that mean activity levels differed significantly between all seasons ($p < 0.001$). Specifically, activity was lowest in fall, higher in summer, and highest in winter.

Table 3. Seasonal mean percentage of active moment (%) based on 15-min intervals with standard deviation ($\pm$) for halibut from each region.

Regions	# of halibut	Annual	Season		
			Fall	Winter	Summer
Anticosti Gyre	6	9.85 $\pm$ 10.40	5.86 $\pm$ 4.96	10.92 $\pm$ 11.28	10.14 $\pm$ 10.51
Cape Breton	1	11.89	6.65	16.31	11.72
Gaspé Peninsula	7	10.63 $\pm$ 15.46	3.93 $\pm$ 4.67	14.56 $\pm$ 21.00	10.10 $\pm$ 11.38
Esquiman Channel	8	22.08 $\pm$ 19.27	16.02 $\pm$ 14.22	24.79 $\pm$ 19.97	22.75 $\pm$ 20.20

Prince Edward Island	3	13.15±14.58	5.96±4.65	14.36±15.60	16.36±2.54
-------------------------	---	-------------	-----------	-------------	------------

3.3 Individual variability in activity level

We observed high individual variability in activity level, particularly evident in the proportion of the active and passive moments. The most active individual (16P2437) was active 34.70% of the time over the year, whereas the least active individual (17P0087) was only active 3.82% of the time (Figure 8). Between these two extremes of activity level, a gradient was observed, with a mean of 13.29% (SD= 8.36; n = 25).

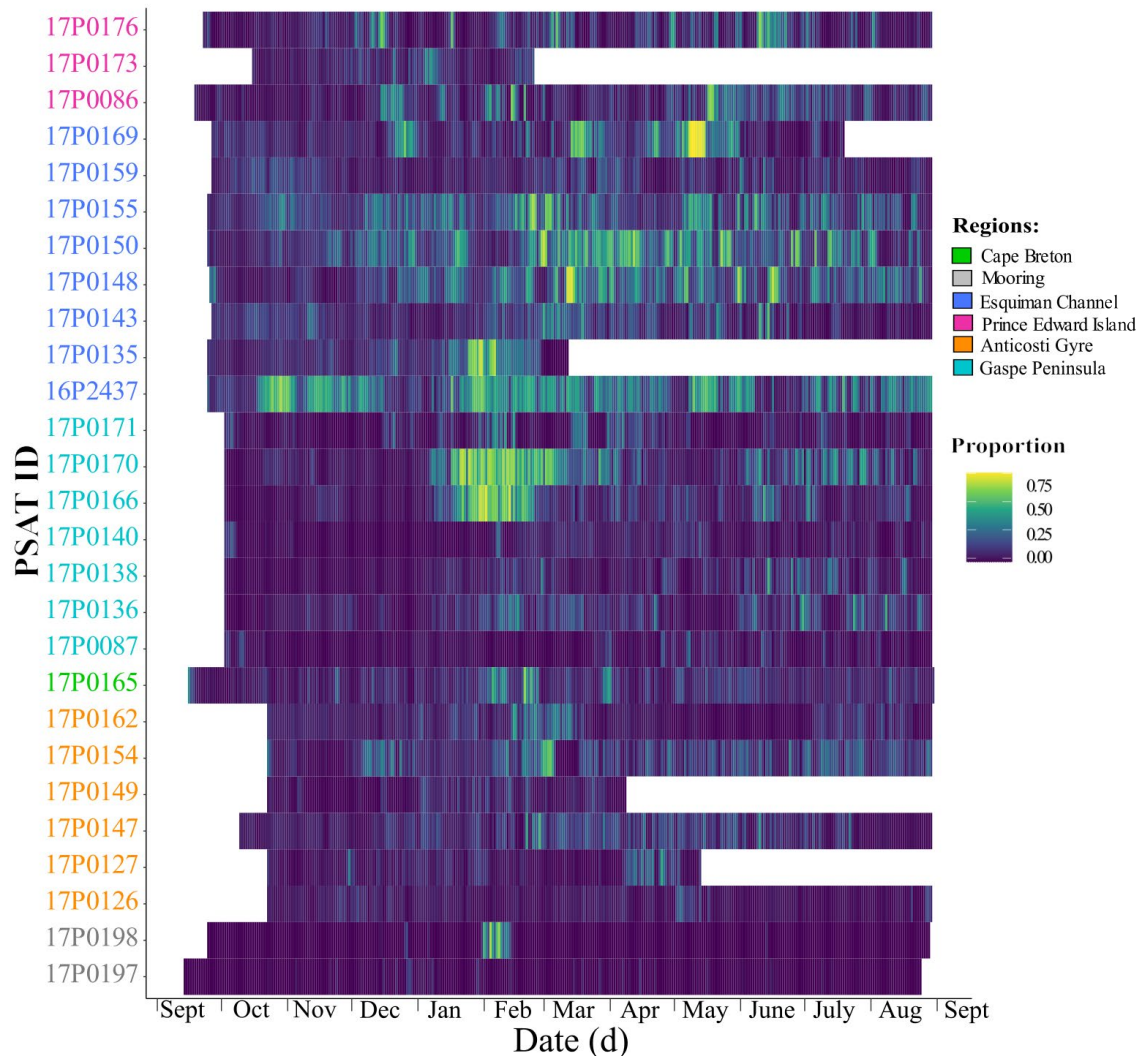


Figure 14. Activity plot for 25 halibut tagged in the GSL and two moored tags over the deployment period between September 2017 and August 2018. Daily proportion of active values are presented using the continuous gradient of colour, where darker colours represent relatively low proportion of active values and light colours represent a relatively high proportion of active values. The colour code for the regional designation of PSAT IDs is presented in the legend. Note that an increase of movement was observed in the moored tag 17P0198 at the beginning of February, however the cause of this movement is unknown.

3.4 Diel patterns of activity levels

There was a compelling pattern of activity level associated with diurnal and nocturnal, with a strong demarcation based on synchronization with sunrise and sunset times (Figure 9). However, these diel patterns were not associated with light intensity, as revealed by the LOESS model (Figure 10). LOESS models for each individual yielded a similar result (see Suppl. Fig. 2). Activity patterns followed the diel cycle of day and night and were repeated over the course of multiple days for some individuals, which can be referred to as a diel periodic pattern. In most instances, the diel patterns were associated with higher activity during daylight hours (Figure 11; 16P2437 from November to December); however, in others there was a clear drop to near complete inactivity compared to low levels of nocturnal activity (17P0150 in October). Instances of a drop in diurnal from moderate nocturnal activity were less common (e.g., 17P0150 in June). Interestingly, some individuals displayed both periodic nocturnal activity and, at other times, periodic diurnal activity (Figure 12; 17P0086 and 17P0148); however, the seasonal timing of these periods did not correspond among individuals. Overall, each individual seemed to display a unique combination of periodic patterns (Figure 12).

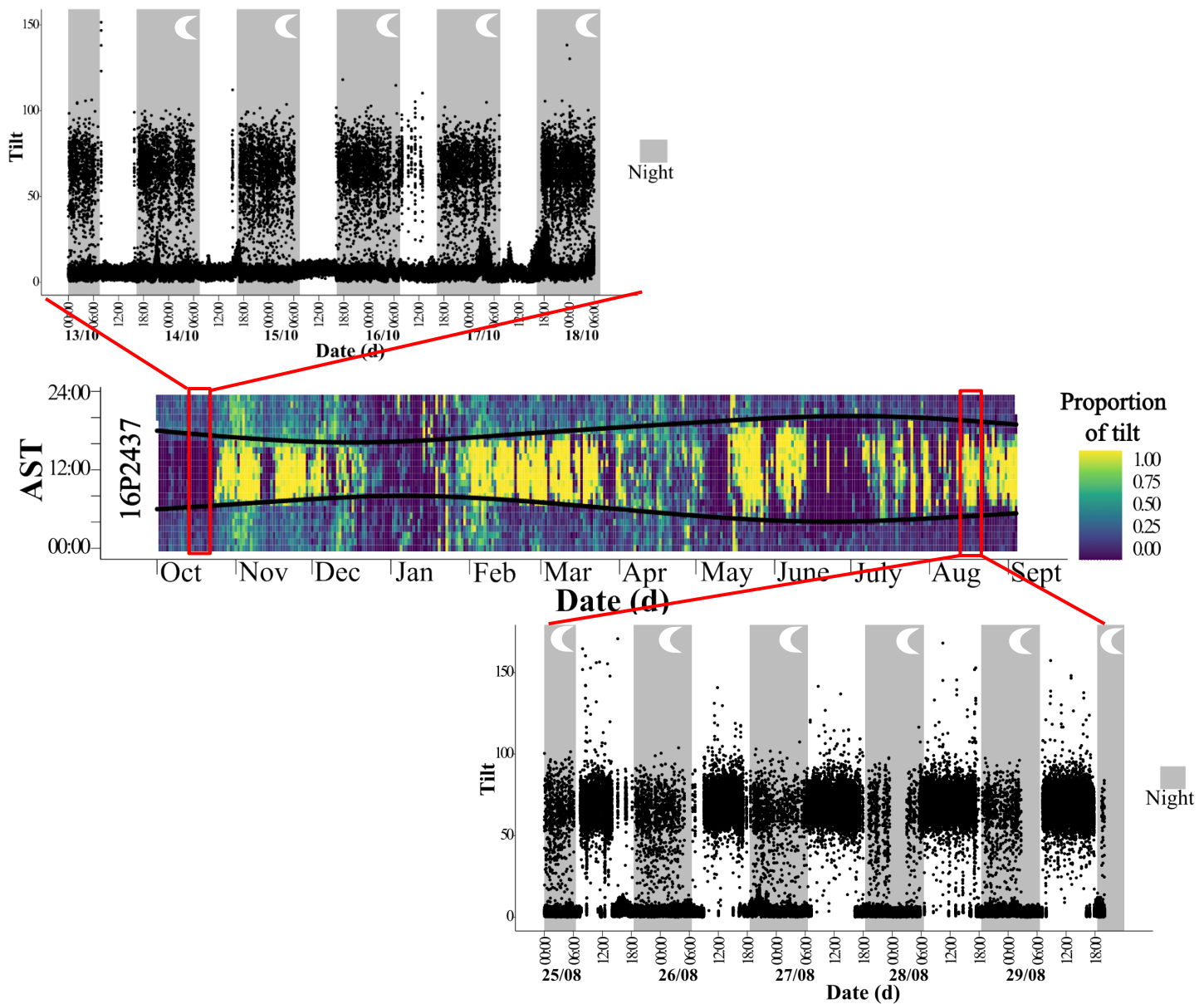


Figure 15. Two-dimensional time plot of tilt values for one individual (PSAT ID 16P2437) between October 2017 and August 2018. Hourly mean tilt values are presented using a continuous colour gradient, where darker colours represent relatively low tilt values, and lighter colours represent relatively high tilt values. The black lines correspond to the sunrise and sunset hours. The two zoomed panels show examples of the untransformed tilt data used to create the 2-dimensional time plot; the shaded areas correspond to the night. The upper zoomed panel shows a period of nocturnal activity during which 94.76% of all active moment were during the night, and the lower zoomed panel shows a period of intense diurnal activity characterized by 89.96% of all active moment were during daylight. The beginning of each time period is identified by a dash and all times are in Atlantic Standard Time (AST).

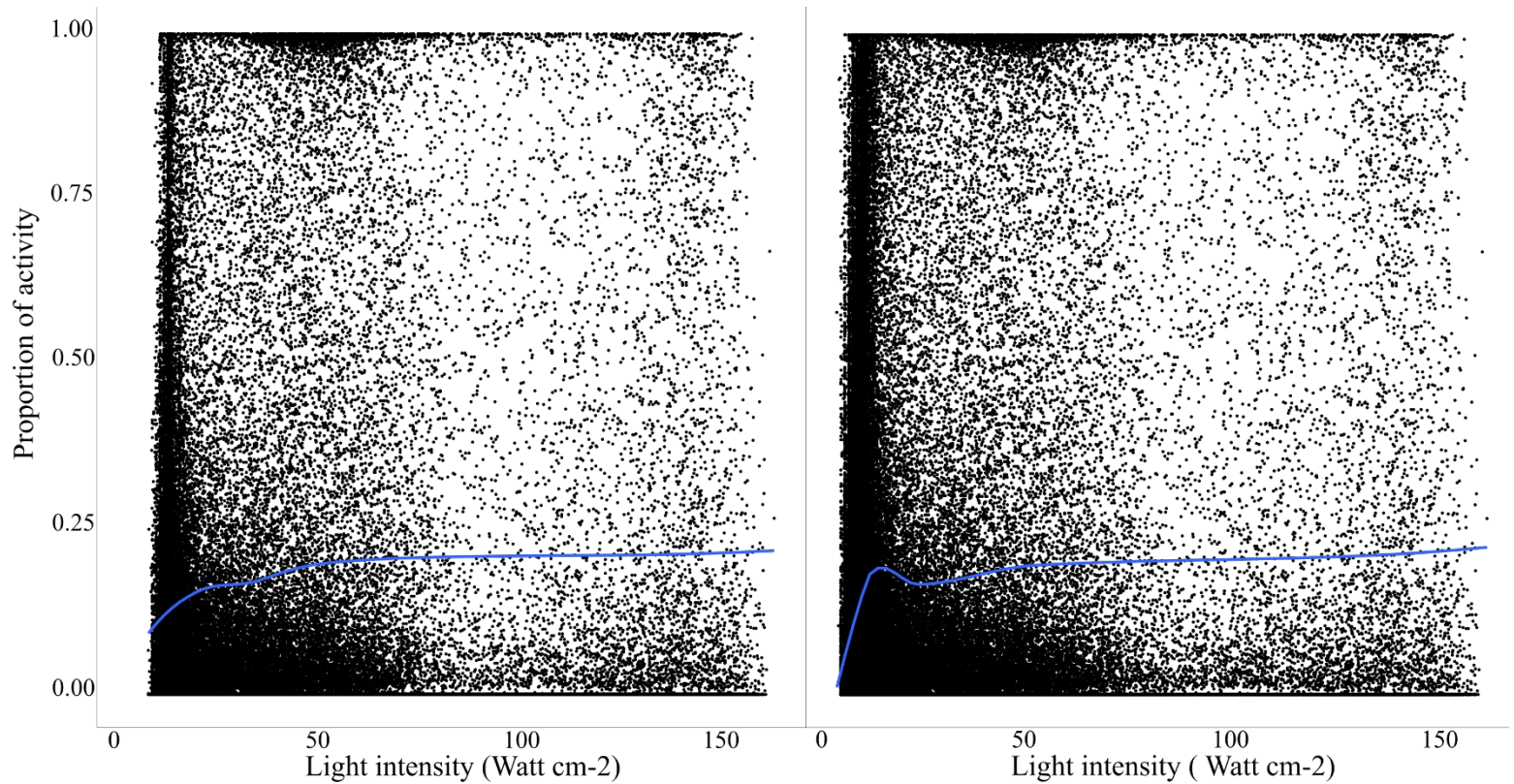


Figure 16. Locally-estimated scatterplot smoothing (LOESS) model for the relation between hourly proportion of activity and hourly mean light intensity for the 25 halibut over the entire deployment period. The smooth trend lines based on the LOESS regressions are shown. The left panel includes only the data collected during daytime and the right panel includes both daytime and nighttime data.

Based on visual observation of the 2-dimensional time plot and the activity plots (Figures 11 and 12), the daylight activity sometime during the year was identified at some point for 12 individuals (48% of all halibut). This daytime periodic pattern was observed between spring/summer for 11 individuals, and between fall and winter for four individuals. The nightly periodic pattern was observed in a total of nine individuals (36% of all halibut). The nightly periodic activity pattern was equally observed between fall and spring/summer with little evidence of occurrence throughout winter. The nightly pattern was observed throughout the deployment time series for only one halibut (17P0135; Figure

11B), but the series was truncated to a duration of six months due to the early release of the tag, so it is unknown if the nightly activity pattern would have persisted through the summer.

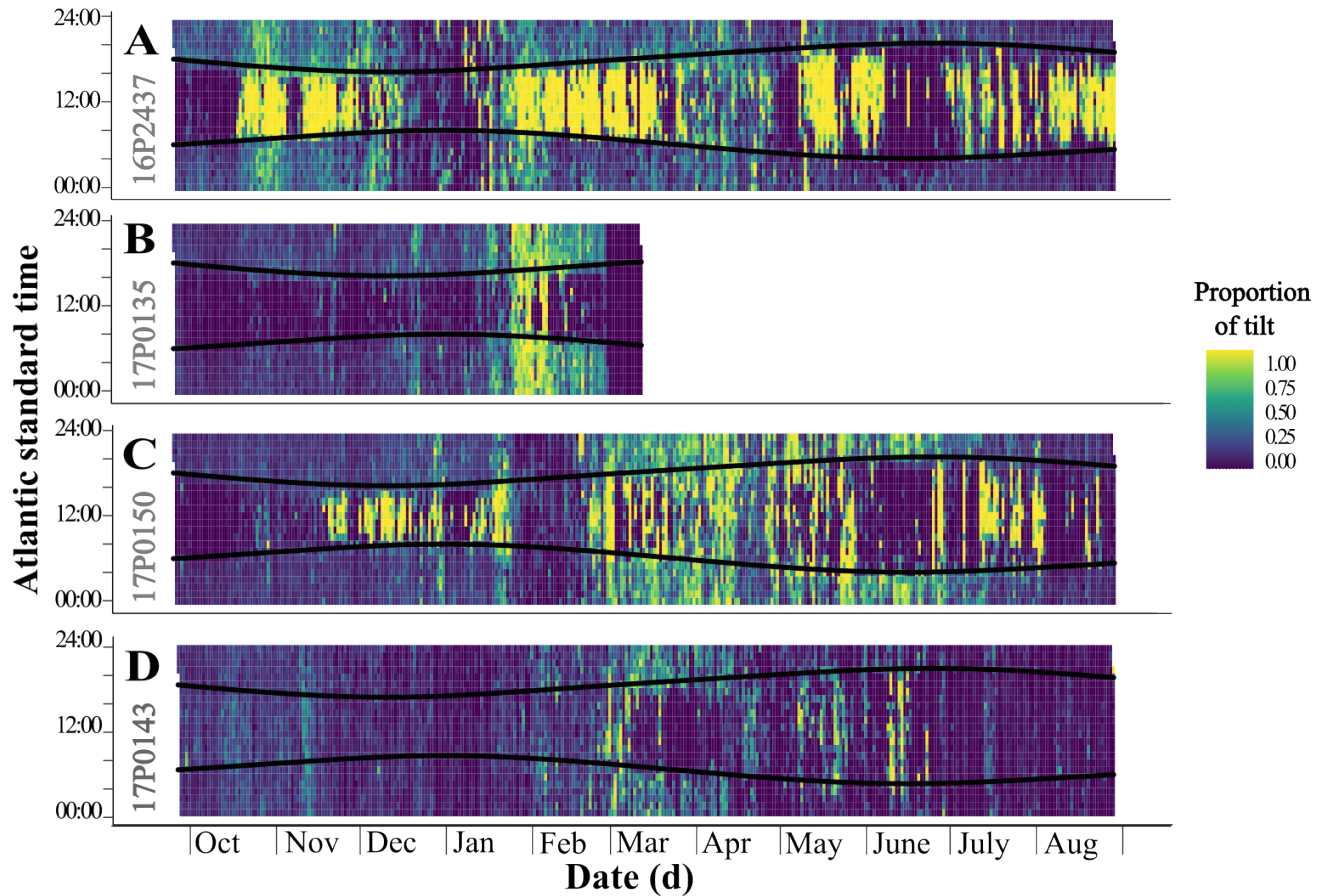


Figure 17. Two-dimensional time plots of tilt values for four selected halibut tagged in the GSL, showing different profiles of periodic activity. (A) Individual displaying recurrent daytime activity, while mostly inactive at night; (B) individual displaying recurrent nighttime activity levels generally higher than those observed in the daytime; (C) individual displaying variable periodical activity during the day and the night; (D) individual mostly inactive throughout the year with little apparent periodic activity. Hourly mean tilt values are presented using a continuous colour gradient, where darker colours represent relatively low tilt values, and lighter colours represent relatively high tilt values. The thick black lines correspond to the sunrise and sunset hours. The beginning of each time period is identified by a dash and all times are in Atlantic Standard Time (AST).

Based on the R-square index, which represents the variation in activity level in the series that can be attributed to the day and night cycle, the value for 16 individuals exceeded 10% (Figure 12). The R-square index has a mean of 18% for all individual, with individuals ranging between 6.28% (17P0087) to 32.00% (16P2437). Some regional differences were observed, with Esquiman Channel characterized by the highest mean R-square index value of 21.81% (SD=6.67%; n=8), while Anticosti Gyre, Gaspé Peninsula and Cape Breton had the lowest values with 9.19% (SD=3.77%; n=6), 11.01% (SD=3.45%; n=7) and 11.05%, respectively. Prince Edward Island had an intermediate R-square index values of 13.22% (SD=4.02%; n=3).

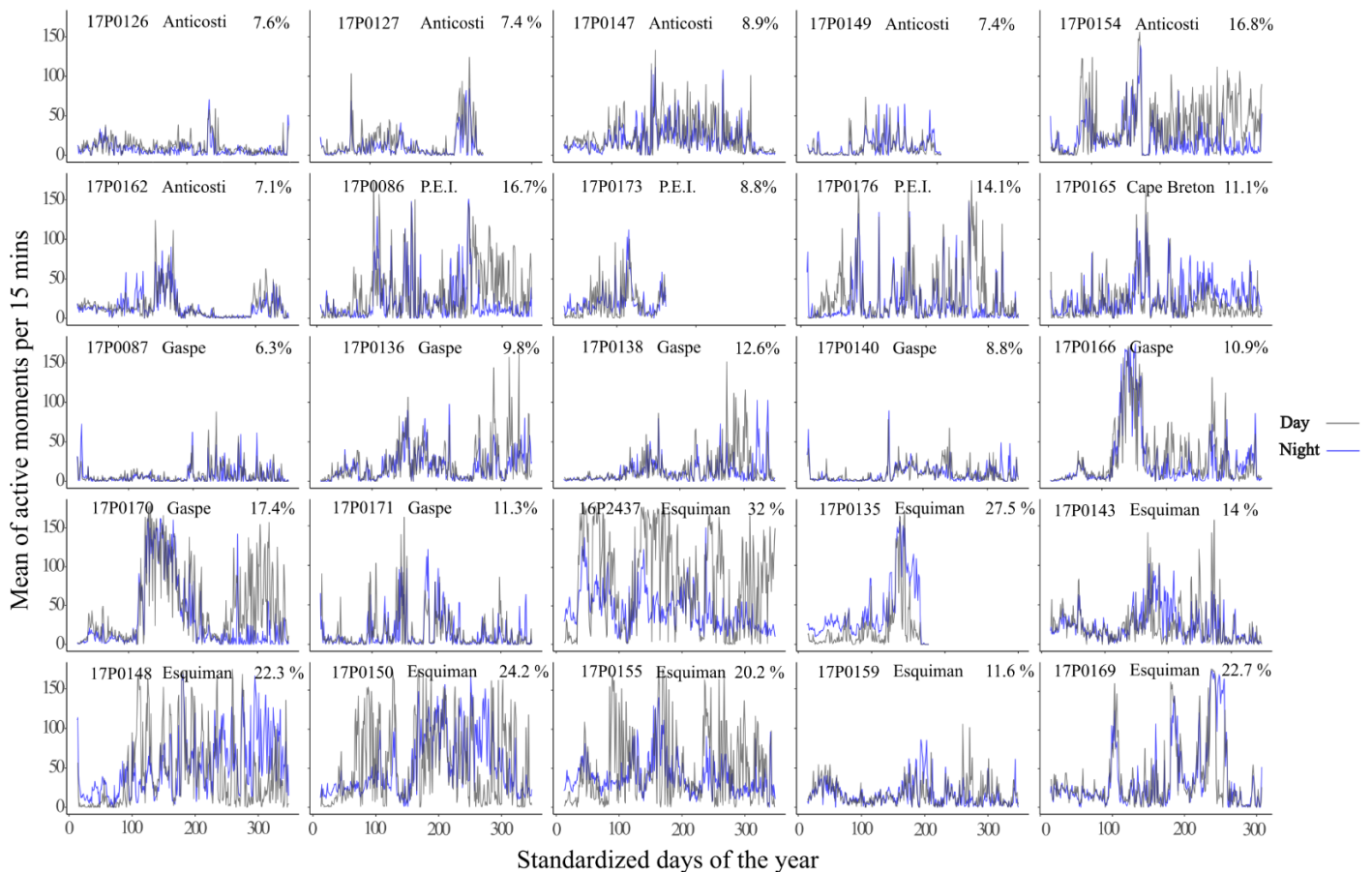


Figure 18. Activity plots representing the sum of active moments (5-s periods) per 15 min for daytime (grey line) and nighttime (blue line) for each halibut tagged. R-square values expressed in percentage are provided in each panel and correspond to the variation in activity level that is attributable to the distinction between day and night.

4. DISCUSSION

The primary objective of the present study was to evaluate both coarse and fine-scale individual activity patterns of Atlantic halibut throughout an entire seasonal cycle. The objective was to investigate whether evidence for behavioural contingency might be found within the GSL population and identify specific behaviours based on the resolution of the available data. The analysis relied on 5-second resolution acceleration data extracted from 25 PSATs recovered after deployment on individual Atlantic halibut, with tagging durations ranging from several months to a full year. Generally low activity levels were observed (mean of 13.29% (SD= 8.36; n = 25)) in these tagged individuals, suggesting that halibut spend a substantial portion of time at rest and rely on burst swimming interspersed with recovery periods, which is consistent with behaviours expected for flatfish (Duthie 1982, Tuene & Nortvedt 1995). However, while some common general patterns in activity were observed, the results revealed a surprisingly high level of individual variability in activity, with each halibut displaying a unique temporal activity profile over the year. Activity widely varied among individuals in terms of mean level through the year, and in terms of temporal variability in observed patterns. A diel pattern in activity could be observed in several individuals during parts of the year; however, there were differences among individuals in the timing of specific diel activity patterns and there was a lack of consistency over time within individual and generally between individuals as to whether halibut were more active during the daytime relative to night, or vice versa. Overall, individual variability in activity dominated over any common patterns that were detected. As a result, no evidence suggest it was possible to assign individual halibut to distinct activity contingents.

4.1 Individual variability in activity level

Behavioural variability is common across animal species, including fish, and is important for understanding changes in population dynamics (Fraser et al. 2001, Bolnick et al. 2003, Cote et al. 2010, Smith & Blumstein 2010, Mittelbach et al. 2014, Vonk et al. 2017, Baptista et al. 2020). While fish behaviour was once seen as simple, modern studies show significant individual differences both within and among individuals over time (Reebs 2002, Bolnick et al. 2003, Kristiansen & Fernö 2007, Millot et al. 2014, Metcalfe et al. 2016, Rupia et al. 2016, Roy et al. 2017, Benhaïm et al. 2023). Activity level has recently been used as a proxy for fish behaviour and personality (Wilson & McLaughlin 2007, Cote et al. 2010), and linked to intrinsic traits such as size at a given life stage (e.g., Roy & Bhat 2018, Ahti et al. 2020), metabolic rate (Nespolo & Franco 2007, Careau et al. 2008, Rupia et al. 2016), and state of hunger (Macquart-Moulin et al. 1991, Miyazaki et al. 2000, Stoner 2003). In addition to intrinsic considerations, extrinsic factors can also play an important role in modulating activity level (Biro et al. 2003a, Stoner 2004, Stoner & Ottmar 2004, Kristiansen & Fernö 2007, Archard & Braithwaite 2011). Because most fish are ectotherms, many studies have reported an effect of temperature on individual activity (Fukuhara 1990, Stoner 2004, Stoner et al. 2006, Houde 2008, Biro et al. 2010, Johansen & Jones 2011, Olchena et al. 2017, Volkoff & Rønnestad 2020), including in Pacific halibut where a positive link between temperature and activity was observed within the preferred temperature range (Stoner et al. 2006). Competition can also modulate activity level (Zhdanova & Reebs 2005), for instance an increase in stocking density led to increasing levels of foraging activity in farmed Atlantic halibut (Stoner & Ottmar 2004, Kristiansen & Fernö 2007). Given that many species of fish are visual predators, light also

widely influences fish activity (Reebs 2002, Stoner 2004, Zhdanova & Reebs 2005). Such an effect was observed in Pacific Halibut (Stoner 2003, 2004). Moreover, a given change in environmental conditions may elicit variable responses among individuals due to variability in individual capacity to cope with the nature of changes (Kristiansen & Fernö 2007).

In the present study, the experimental design minimized the influence of intrinsic factors. By tagging large (> 120 cm), and most-likely mature individuals, the influence of body size or maturity status could not be formally linked to activity level (see Suppl. Fig. S3). Furthermore, because halibut were immediately released after tagging, other intrinsic characteristics such as metabolic rate, condition, or age could not be measured, making it impossible to investigate potential links between activity level and intrinsic characteristics. An exception was sex, which was identified by Marshal et al. (2023). The group of tagged individuals included two halibut (17P0166 (genetic) and 17P0170 (depth profile pattern) identified as males by Marshal et al. (2023), which displayed much higher and sustained activity levels during winter compared to any other individuals. However, the number of tagged males was too low attribute this pattern to an effect of sex in driving variability in activity level. Similar to intrinsic factors, most extrinsic factors such as halibut population density (competition, reproduction) or prey availability experienced by a given individual through the year were unknown. Temperature, light and depth was recorded with high resolution along with acceleration by PSATs but the characteristics of the bottom layer of deep channels where halibut distribute, at least from late fall to spring, are relatively uniform and individuals experienced minimal variation during the largest part of the year relative to the diversity of activity patterns displayed (see Suppl. Figure. S4). Overall, it

was thus not possible to effectively link the high individual variability in activity to either intrinsic factors or characteristics of the environment encountered by halibut.

Individual differences in the behaviour of a given individual relative to others, and which remain stable in time, are often referred to as a "personality" or "behavioural style/syndrome" (Dall et al. 2004, Réale et al. 2007, Budaev & Brown 2011, Rupia et al. 2016). Such patterns have been described in fishes, with activity level considered a main component characterizing animal personality (Réale et al. 2007, Dingemanse et al. 2010, Budaev & Brown 2011). Several studies have shown that the personality and relative differences in activity level among individuals remain stable across different environments and stress levels (e.g., Conrad et al. 2011, Mittelbach et al. 2014, Rupia et al. 2016). In the present study, drivers of the wide individual variability in activity level of the 25 halibut considered could not be easily identified, which may reflect high individual variability in personality and behavioural repertoire.

4.2 Common patterns in activity level

Similarities and differences in migration patterns and strategies among individuals of a given population are often used to designate different groups or contingents (Conrad et al. 2011, Secor 2015). Migratory contingents have been identified in a wide variety of fish taxa, ranging from large pelagics like Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) (Galuardi et al. 2010), to demersal species like Atlantic Cod (*Gadus morhua*) (Le Bris et al. 2013), and estuarine species like striped bass (*Morone saxatilis*) (Secor 1999). In the case of Atlantic halibut in the GSL, the system-wide study by Gatti et al. (2020) also suggested the presence of several migration contingents.

In the present study, we hypothesized whether a subset of fish geolocated by Gatti et al. (2020) showed common activity patterns as derived from the PSAT accelerometer. Results from the DFA in the present study suggested a peak in activity during winter as the three common trends showed a rise at some point during that season. Previous studies from Gatti et al. (2020) and Marshall et al. (2023) identified winter as the spawning period, suggesting that peaks in activity observed via accelerometry could be linked to spawning behaviour. Halibut are known to exhibit a series of abrupt spawning rises in the water column over a period of several weeks (Seitz et al. 2005, Le Bris et al. 2018, Marshall et al. 2023). From all available electronic tagging data, Marshall et al. (2023) concluded that the spawning season for GSL Atlantic halibut occurs between January and April, with a peak in mid-February, corresponding to the observed peak in trend A that was observed in the current study around the 10th of February. Trend B identified here in peaking in early March, may reflect individuals that spawn over a longer period or spawn later in the season, a phenomenon observed in several species (Wright & Trippel 2009, Morgan et al. 2013), including in flatfishes (Morgan 2003). Trend C, showing an increase from early December, may be linked to early spawning or to a late migration toward the spawning ground, as noted by Le Bris et al. (2018). During spring-summer, halibut return to their feeding grounds. Foraging involves potential changes in depth (Le Bris et al. 2018) and various swimming behaviours (Kristiansen & Fernö 2007), which may explain the diverse activity levels reflected in the common trends in spring-summer.

While the DFA from the current study yielded three common trends in activity level in GSL halibut tagged population over a seasonal cycle, the level of individual variability was surprisingly high, making it nearly impossible to identify activity contingents based

on the present dataset. Such level of individual variability could be attributable to the fact that halibut is a solitary top predator that does not need to display group-level anti-predator behaviour/activity such as schooling, group hunting behaviours, or to follow specific migration corridors to the spawning grounds, but would rather express a variation of foraging and migrations behaviours. This may compare to the situation of other non-schooling top predator such as the swordfish (*Xiphias gladius*), for which PSAT tagging revealed that diel patterns exhibited high variability in vertical movements (e.g., Dewar et al. 2011). For such species, we argue that at the very least, a larger sample of tagged individuals would be needed to reveal common activity patterns and strategies, especially given that the number of tags available in a study is often the primary factor preventing population inferences (Griffiths et al. 2018).

In addition to behavioural considerations, another factor that may blur common trends is the free-floating nature of tags used in the present study, which may result in the underestimation of activity in specific situations. For instance, when an individual displays slow movements such as slow-pace swimming or gliding (Gleiss et al. 2011, Scott et al. 2016), the PSAT likely maintains its nearly vertical orientation, confounding slow movements with those caused by natural currents.

4.3 Periodic behaviour

Despite constraints linked to free-floating tags, Nielsen et al. (2018) concluded that acceleration metrics recorded by PSATs could properly detect most types of activity in halibut, notably periodic behaviours. Fishes are known to follow a circadian cycle (Zhdanova & Reeb 2005) and express behaviour following a clear periodicity to adapt to

a changing environment (Hunter et al. 2004, Shepard et al. 2006, Scott et al. 2016). Many factors can drive the prevalence of periodic behaviours, as well as their period and duration. In various species, periodic activity that is linked to feeding habits occurs approximately at the same time every day (e.g., Shepard et al. 2006, Le Bris et al. 2013, King & Surry 2017), including in flatfish (Scott et al. 2016, Nielsen et al. 2018), which tend to lay on the seabed motionless for digesting food after a period of active hunting (Gibson et al. 2015). A daily periodicity in behaviour, whether nocturnal or diurnal, is often associated with circadian cycles in the movements of their prey or vertical distribution in the water column (Croll et al. 1998, Baird et al. 2001). Periodic behaviours can also be attributable to natural cycles in factors other than daylight occurring over shorter (e.g., tides) and longer (e.g., lunar phases) periods (Wilson et al. 1993, Cartamil & Lowe 2004, Hunter et al. 2004). In high-latitude environments, where seasonality is strongly contrasted, periodic activity typically varies with the seasons in response to factors like prey availability, consumption and distribution. (Schwalme & Chouinard 1999, Godo & Michalsen 2000, Righton et al. 2001, Stensholt 2001, Vollenweider et al. 2011). This structures basic activities such as foraging, migrating, and breeding to definite periods over the seasonal cycle (Navarro & Gutiérrez 1995). For example, periodic activity linked to foraging may decrease or completely stop during the spawning season when individuals display a high proportion of courtship and aggressive behaviours associated to mating (Carvalho et al. 2003, Stoner & Ottmar 2004, Scott et al. 2016).

In the present study, we observed periodic activity in 15 of the 25 tagged halibut. Moreover, periodic behaviours displayed by these individuals were observed during various portions of the seasonal cycle. The most common type of periodic activity observed

followed a diel periodicity associated to daytime, which was most prevalent in spring/summer. This timing corresponds to the period when individuals were likely to have returned to their presumed feeding grounds (Le Bris et al. 2018). This suggests that a substantial portion of the periodic activity observed in this study may be associated with foraging. In addition to the daytime periodic activity pattern, nighttime periodic activity was also observed in nine individuals. However, the timing over the seasonal cycle and the short duration of this nighttime pattern were highly variable, making it difficult to speculate on the drivers of observed nighttime activity.

Focusing on the daytime periodic pattern, the high variability observed in that periodic activity suggests substantial individual-level variability in feeding strategies among halibut from the GSL. Our results also suggest that a large number of individuals display shifts in foraging activity/strategy through the summer, which may reflect the capacity to adapt to changing prey distribution or shift to different prey taxa to optimize food acquisition. Even during the foraging season, daytime periodic behaviour was only observed in a minority of tagged individuals. Flatfish are known as ambush predators, and it is possible that a high proportion of individuals may adopt a sit-and-wait strategy to capture a limited number of large prey (Gibson et al. 2015, Nielsen et al. 2018), which would explain the absence of periodic patterns and relatively low activity levels in some individuals.

5. CONCLUSION

The findings outlined in the present study illustrate that while identifying contingents in behaviour and personality traits in marine fish populations is challenging, the use of acceleration time series recorded by PSATs opens up the possibility of appreciating the

behavioural variability that exists in a given population. Our results notably allowed detecting periodic activity patterns in some individual halibut profiles and revealed unexpectedly high variability in activity level among individuals. The observed diversity of activity levels and patterns challenges the common assumption that halibut, like most flatfish, is a passive bottom-dwelling species (Kristiansen et al. 2004, Nilsson et al. 2010). Instead, our observations align with a growing body of literature supporting the concept that fish exhibit considerable individual variability in their behaviours, activity levels, and responses to stress or perceived threats (Wilson & McLaughlin 2007, Cote et al. 2010, Smith & Blumstein 2010, Budaev & Brown 2011, Robert et al. 2013, Demin et al. 2019), in opposition to the traditional preconceived idea that fish populations are composed of individuals that can be considered as “clones”.

Our findings are important in the context of halibut stock management as the failure to account for differences in animal personalities may lead to bias in the estimation of population size and structure (Biro & Dingemanse 2008, Biro 2013, Merrick & Koprowski 2017). Individual differences in behaviour and activity forms the basis for variability in migrations and dispersal, habitat use and foraging, which in turn may affect population dynamics (Bowler & Benton 2005, Cote et al. 2010, Canestrelli et al. 2016). Individual differences in personality can also affect the monitoring of exploited populations given that the fast-growing individuals that are generally characterized by bold (active) behaviour may be more likely to be captured, especially by passive fishing gear like longlines (Biro & Dingemanse 2008, Biro 2013). This could be relevant for the stock assessment of halibut in the GSL for which a main index provided by a longline survey relies on active foraging for capture. Understanding individual variability in personality is also important in the

context of environmental change, as the adaption potential to habitat change may partly depend on the diversity of behavioural repertoire (Conrad et al. 2011).

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif principal de la présente étude était de déterminer les patrons d'activité individuels du flétan de l'Atlantique (*Hippoglossus hippoglossus*) sur un cycle saisonnier complet afin d'évaluer la présence de contingents comportementaux au sein de la population du GSL et d'inférer sur la nature de comportements spécifiques associés aux patrons d'activité. Pour ce faire, nous avons misé sur des données d'accélération de résolution de 5 s extraites de 25 étiquettes satellites détachables (PSAT) qui ont été récupérées après avoir été déployées sur des individus pendant une période variant de plusieurs mois à une année complète. L'utilisation de ces PSAT représentait une opportunité unique d'évaluer pour la première fois les comportements du flétan de l'Atlantique en milieu naturel.

Les résultats ont révélé des niveaux d'activité étonnamment variables, chaque individu affichant un profil unique au cours de l'année. Cette variabilité individuelle a rendu impossible la catégorisation des individus en contingents. Cette forte variabilité individuelle a été répertoriée au niveau de l'activité cumulée sur une base annuelle, mais aussi à des échelles quotidienne et mensuelle. Certaines tendances communes ont toutefois été observées à une échelle saisonnière. Ces dernières semblaient étroitement liées avec une augmentation générale d'activité entourant la reproduction hivernale. Le reste de l'année a été caractérisé par une grande diversité de profils d'activité.

L'utilisation des données d'accélération a rendu possible l'observation de comportements périodiques chez le flétan. La périodicité observée dans cette étude a été principalement journalière diurne et probablement associée au comportement d'alimentation pendant le printemps et l'été, lorsque les flétans sont dans leur aire d'alimentation. Les patrons périodiques ont aussi été dominés par une surprenante variabilité individuelle.

1. LIMITATIONS ET AVANTAGES DES ETIQUETTES SATELLITES DETACHABLES (PSAT) POUR ETUDIER LE COMPORTEMENT

Bien que les PSAT constituent un outil performant pour élucider les comportements de poissons de fond sur un cycle annuel et détailler des comportements périodiques, ce type d'étiquette externe flottant au-dessus de l'animal comporte tout de même certaines limites importantes. Ces étiquettes étant fixées au poisson avec un dard et une attache en monofilament, cela implique que des différences dans le positionnement et l'orientation des PSAT par rapport au poisson peuvent exister et entraîner des différences dans la mesure d'accélération dérivée d'un mouvement donné entre les individus. La nature du lien de l'attache du PSAT sur le poisson nous empêche également d'utiliser les données d'accélération comme indicateur de la position d'un individu dans l'espace. Par exemple, il n'est pas possible d'identifier si celui-ci avance sur le fond, nage dans la colonne d'eau, ou plonge, ce qui constitue une limite pour catégoriser les types d'activités. Un meilleur estimé du positionnement de l'animal pourrait être obtenu à l'aide d'étiquettes d'archivages internes, mais ces dernières sont beaucoup plus difficiles à récupérer, car leur recapture dépend de la pêche.

Dans le cadre d'une étude comportementale sur un poisson, le nombre de 25 PSAT semblait relativement élevé par rapport à plusieurs études réalisées à ce jour qui se sont basées soit sur un faible nombre d'étiquettes ou sur une durée de déploiement généralement inférieure à 365 jours (Shepard et al. 2006, Musyl et al. 2011, King & Surry 2017, Nielsen et al. 2018, Knotek et al. 2020). Notre plan d'échantillonnage comportait aussi une répartition entre plusieurs zones géographiques dans le but d'explorer la présence de contingents (p. ex. migratoires et/ou reproducteurs) exploitant les divers habitats du GSL (p. ex. chenaux profonds vs. plateau peu profond du sud du GSL). Cependant, il n'a pas été possible d'identifier de caractéristiques dans les profils d'activité selon les zones géographiques.

2. DIFFICULTES STATISTIQUES POUR INTERPRETATION DES RESULTATS

Les données des PSAT sont organisées en séries temporelles comprenant jusqu'à 7 millions d'enregistrements sur une période d'un an. Il s'agit de données autocorrélées, indiquant que les données enregistrées à un temps donné (t) dépendent dans une certaine mesure des données précédentes ($t-1$, $t-2$,...). Si un individu est en mouvement au temps $t-1$, il y a de fortes chances qu'il soit encore en mouvement au temps t . Un grand volume de ce type de données pose un défi analytique et différentes approches ont été testées au cours de ce projet de maîtrise.

En s'inspirant de la méthodologie de Scott et al. (2016), la profondeur fut utilisée pour voir si des patrons et comportements périodiques étaient visibles dans les données (Tableau 1, #1). Toutefois, le signal de marée venait brouiller les résultats. L'utilisation des données d'accélération fut donc priorisée pour pallier à ce problème (Tableau 1, #3). Une première

phase d'exploration fut menée en utilisant seulement les valeurs d'accélération provenant de l'axe Z, puis une deuxième phase combina les données des 3 axes (X, Y, Z) (Tableau 1, #6).

Une tentative de calculer la vitesse à partir des 3 axes fut ensuite effectuée, mais sans succès puisque les données des étiquettes infèrent une accélération à partir de l'inclinaison de celles-ci et ne fournissent pas une mesure directe du changement de vitesse en temps réel (Tableau 1, #8). Pour isoler les données d'accélération, une tentative de retrait du signal de marée fut effectuée, à l'aide du modèle de géolocalisation et d'un modèle des courants de marée du GSL (collaboration avec Joël Chassé, IML), cependant, l'incapacité de représenter la position et l'orientation de l'étiquette dans l'espace a rendu impossible le retrait des signaux de marée (Tableau 1, #9). Les résultats de la modélisation des marées rendaient une force et une direction du courant de marée, mais n'ayant pas les références spatiales des étiquettes, cette valeur ne pouvait pas être soustraite ou additionnée aux valeurs de ces dernières. Cette tentative infructueuse a confirmé que le meilleur proxy disponible de l'activité était l'inclinaison (tilt), calculée à partir des trois axes d'accélération, avec un seuil minimum permettant le retrait quasi complet de l'influence des marées. En revanche, la mise en place d'un seuil élimine complètement la possibilité d'inférer les mouvements à faible accélération et représente uniquement une solution partielle.

Une importante partie de l'analyse a consisté à explorer les profils d'activité, pour mieux définir les patrons et périodes de forte activité ainsi que la durée et la répétabilité des moments d'activités (Tableau 1, #5 et #10) et à tenter de comprendre les composantes qui

peuvent influencer l'activité du flétan (Tableau 1, #11, #12, #13 et #14). Un effort conséquent a été mis de l'avant pour tenter de classifier les individus selon leur profil d'activité en utilisant les Déformation temporelle dynamique (DTW) (Tableau 1, #12), mais la variabilité des patrons d'activité n'a pas permis d'identifier de groupes dans les patrons d'activité.

Pendant la phase exploratoire des données d'inclinaison (Tableau 1, #7), des comportements périodiques journaliers ont été identifiés. Par la suite, plusieurs démarches pour décrire statistiquement ces comportements ont été entreprises. Dans une majorité des analyses, la grande variabilité observée dans les cycles n'a pas permis de dégager de tendances communes interprétables (Tableau 1, #15, #16, #17 et #18). De plus, la nature des valeurs d'inclinaison (tilt) et la nature même du comportement des flétans impliquent une distribution des données bimodale qui a amené son lot de défis. On a observé un premier mode comprenant la majorité des données situées près de 0, suivi d'un deuxième mode situé entre 40 et 50 degrés. Ce type de distribution, combiné à la grosseur des jeux de données, a des propriétés qui se prêtent mal à la modélisation paramétrique. Plusieurs tentatives de modèles GLMM furent effectuées, en tentant de transformer les données de manière à les faire correspondre à des distributions statistiques (p.ex. binomiales [classification actif ou inactif], beta [proportion de temps actif], gamma ou Tweedie [activité/h]), mais les résultats n'ont pas été concluants (Tableau 1, #19). Ceci pourrait s'expliquer en partie parce que ces modèles visent typiquement à définir l'évolution moyenne d'un phénomène, en tenant compte de diverses sources de variabilité. Toutefois, les données d'activité du flétan reflètent une hiérarchie des sources de variabilité (entre individus, et au sein d'un individu donné à

plusieurs échelles de temps), et à travers cette étude il était clair que celles-ci présentaient plus d'intérêt que le comportement moyen des flétans.

L'ampleur de la variabilité observée dans les données issues des PSAT nous pousse par ailleurs à se questionner sur notre capacité réelle à catégoriser un nombre restreint d'individus dans le cadre d'une étude comportementale en milieu naturel. L'approche scientifique vise généralement à synthétiser et catégoriser l'objet d'étude en groupes comportant des différences claires par rapport aux autres, offrant la base de notre compréhension cognitive de nouveaux processus (David Smith et al. 2016). Toutefois, la gamme de comportements possibles chez des organismes complexes comme les poissons semble vaste au point qu'il pourrait être impossible d'identifier des groupes, à moins de compter sur des centaines d'individus. Avec seulement 25 flétans à l'étude, il s'avère vraisemblablement impossible de regrouper les individus en catégories reposant sur des critères écologiquement significatifs. La présente étude a été à tout le moins utile pour apprécier le niveau de variabilité qui existe dans ce système.

Tableau 4. Tableau des tentatives et phases d'analyses effectuées lors de ce projet.

	Type d'analyse	Objectifs	Conclusion
1	Exploration de la profondeur	Utilisation de la profondeur comme proxy de l'activité	Signaux de marée trop visibles dans les données
2	Création de projection 2D des séries temporelles	Visualisation de cycle	Permet de voir que des cycles sont présents et récurrents chez certains individus, mais sont-ils seulement liés aux marées
3	Exploration de l'axe Z d'accélération	Utilisation de l'accélération comme proxy de l'activité	L'accélération serait un bon proxy, marées moins visibles
4	Création d'un seuil	Séparation des moments d'activité et d'inactivité	Méthode efficace
5	Création de projection 2D des séries temporelles	Visualisation de cycle	Permet de voir que des cycles sont présents et récurrents chez certains individus et ne semblent pas être liés aux marées
6	Combinaison des 3 axes en inclinaison et calcul d'un nouveau seuil	Créer un proxy de l'activité le plus complet possible et minimiser le signal de marée	Proxy efficace et signaux de marée amoindris
7	Création de projection 2D des séries temporelles	Visualisation de cycle	Permet de voir que des cycles sont encore présents et récurrents chez certains individus. Identification de comportements périodiques journaliers.
8	Intégrer la vitesse à partir des données d'accélération	Mieux décrire l'activité des fletans	Les données d'accélération des étiquettes sont estimées à partir de l'inclinaison de celle-ci et ne permettent pas de calculer la vitesse
9	Retirer les signaux de marée de données d'étiquettes avec collaboration de Joël Chassé (modélisation des marées dans le GSL)	Clarifier les données d'accélération pour ne conserver que l'activité du fletan	Impossible de retirer le signal de marée, car les données d'accélérations ne permettent pas de connaître l'orientation de l'étiquette dans l'espace
10	Découpage des séries temporelles en événement actif et inactif	Mieux caractériser la durée des moments d'activité	Beaucoup de variabilité dans les moments d'activité, cela ne permet pas une compréhension claire
11	LOESS	Tester les caractéristiques qui pourraient influencer les niveaux d'activité (ex. taille, profondeurs occupées, distance de migrations)	Pas de liens directs entre les variables et les niveaux d'activité
12	Déformation temporelle dynamique (DTW)	Grouper les séries temporelles selon les ressemblances et voir quelles caractéristiques influencent les groupes (ex. taille, région, profondeur occupée, variation de profondeur, température)	Pas de groupe clair défini dans ces analyses
13	Calcul pour estimer la lumière ambiante	Vérifier l'effet de la lumière sur l'activité	Beaucoup de périodes de forte activité ont lieu dans les chenaux profonds (sombre) et donc aucun lien entre lumière et activité ne ressort concluant
14	Classification des profils de profondeur des individus (Profond, côtiers, intermédiaire)	Tester si les profondeurs occupées influencent les profils d'activités	Pas de lien clair entre occupation des profondeurs et activité
15	Transformation de Fourier rapide (FFT)	Identification des cycles de courte durée dans les données	Permet de voir qu'il y aurait présence de cycles mais difficile à interpréter
16	Analyse d'ondelette	Identification de cycles de longue durée dans les données	Peu ou pas de cycle de longue durée visible dans les analyses
17	Modèle d'identification des fenêtres d'activité sur les données brutes	Découper la série en fenêtre d'activité périodique pour mieux définir la durée et récurrence des comportements périodiques	Permet de confirmer la présence d'activité périodique, mais le modèle est trop rigide pour la variabilité présente dans les données d'accélérations
18	Tester si l'activité est significativement différente le jour de la nuit par randomisation	Permettre de visualiser à quel moment les comportements périodiques sont plus fréquents dans l'année et de voir les différences entre individus	Permet une classification visuelle, mais ne constitue pas une approche statistique fiable. Des comportements périodiques sont visibles mais avec beaucoup de variabilités entre les individus.
19	Application de GLMM	Voir si l'effet jour et nuit affecte les niveaux d'activités	Les séries temporelles ont des caractéristiques qui ne se prêtent pas bien à ce type d'analyse malgré plusieurs tentatives et ajustements. Ne donne pas de résultat (échec du modèle) ou encore des résultats avec des modèles non fiables

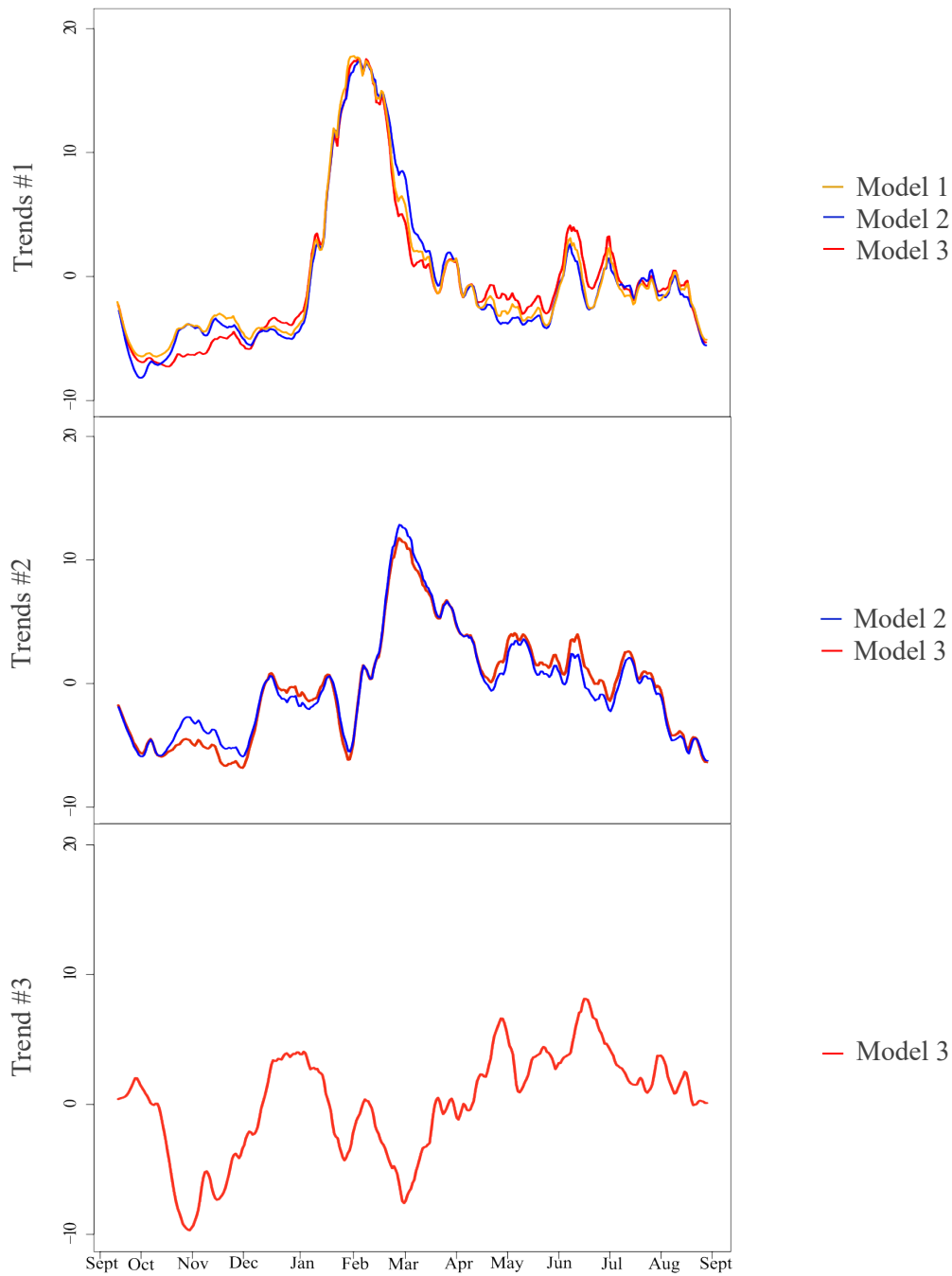
3. AVENUES A EXPLORER EN ETUDES COMPORTEMENTALES FONDEES SUR LES PSAT

Une des solutions envisageables pour mieux comprendre la variabilité des comportements du flétan de l'Atlantique serait de réaliser le déploiement d'un nombre plus élevé de PSAT, couvrant une plus grande gamme de tailles d'individus et intégrant ainsi des juvéniles en plus des adultes matures. Avec un déploiement plus important, et idéalement avec une représentation équilibrée des différents secteurs du GSL, il serait peut-être possible d'identifier des contingents dans les profils d'activité. Une autre tactique pourrait consister à effectuer un marquage intensif dans une seule zone pour tenter de mieux couvrir l'éventail des comportements possible dans un milieu donné, où les variations environnementales sont restreintes. Toutefois, ces deux options demanderaient un budget substantiel et probablement peu réaliste.

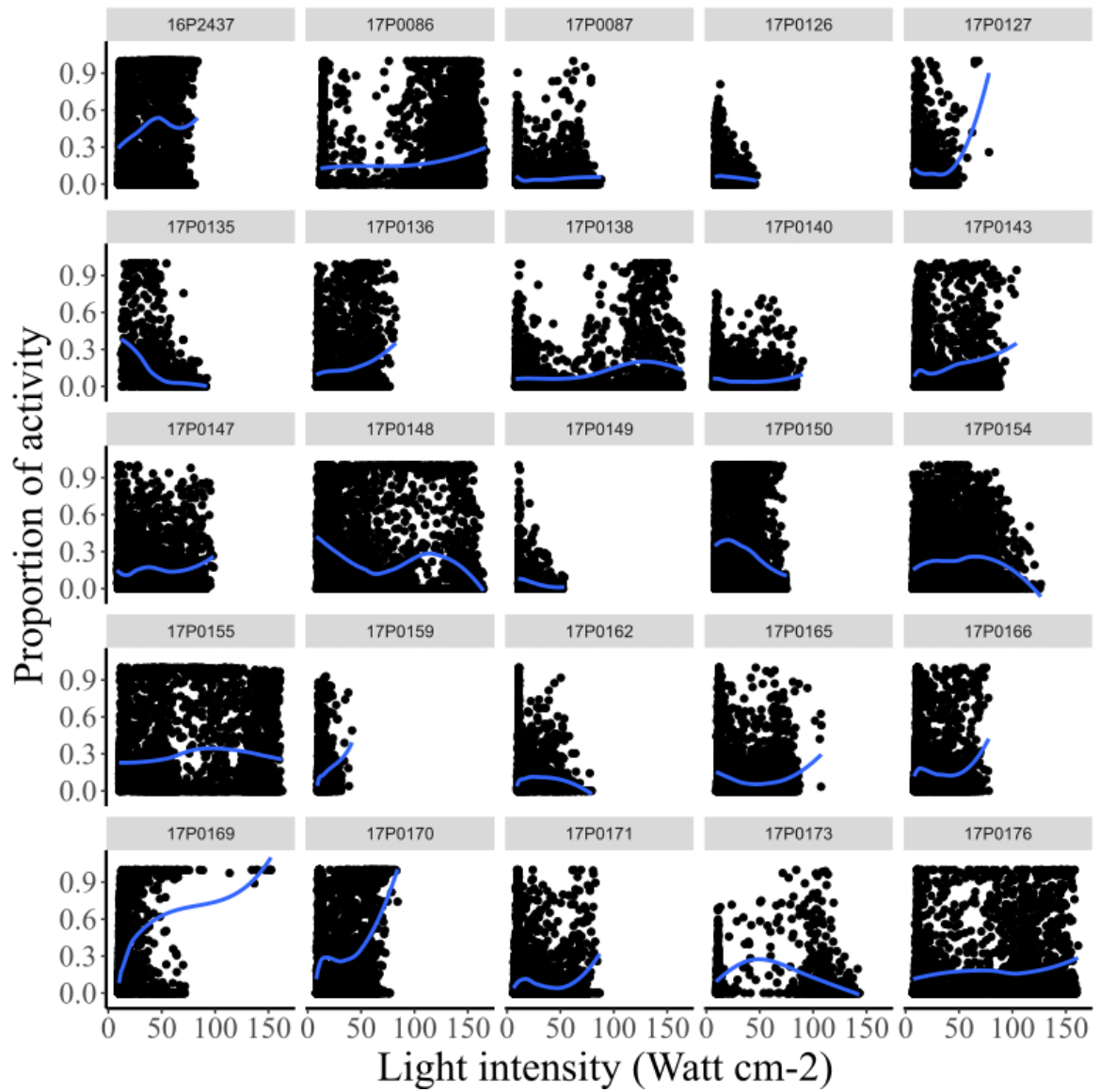
D'autres pistes permettant de mieux comprendre la nature des données issues des déploiements de PSAT consisteraient à faire des déploiements en conditions contrôlées ou à combiner le marquage satellite PSAT à d'autres types d'étiquettes chez les mêmes individus. Tout d'abord, la nature des données dérivée des PSAT mérite d'être étudiée en bassin, où différentes vitesses de courant simuleraient des vitesses de nage. Une telle expérience est par ailleurs en cours dans le cadre du projet de thèse de Lucas Martin. En plus de détailler l'effet de la vitesse du courant sur l'angle d'inclinaison subi par l'étiquette, l'expérience vise à mieux comprendre l'effet du positionnement de l'étiquette sur le flétan en faisant par exemple varier l'inclinaison du fil d'attache de l'étiquette la reliant à l'individu. Ces travaux seront complémentaires à ceux de Nielsen et al. (2018) pour aider à mieux transposer la valeur des

angles d'inclinaison mesurés par les étiquettes en mouvement avec un niveau de précision plus élevé. Une autre approche intéressante serait de marquer doublement des flétans de l'Atlantique en captivité à l'aide de PSAT et d'étiquettes d'archivage internes (DST) également munies d'un accéléromètre. Les étiquettes internes ne font pas face à la même problématique que celles qui sont remorquées car leur angle change de la même manière que celui de l'hôte par rapport à sa position dans la colonne d'eau ou sur le fond marin. Ce double marquage permettrait d'adopter une approche comparative pour explorer d'une manière plus précise les liens entre les enregistrements des PSAT et la gamme de comportements réalisés par le flétan de l'Atlantique. Cette approche aiderait à mieux cerner les forces et les limitations des données enregistrées par l'accéléromètre compris dans les PSAT. Une telle expérience de double marquage serait idéalement réalisée en bassin afin de pouvoir récupérer les étiquettes DST et ainsi avoir un nombre de paires d'étiquettes suffisant pour réaliser une analyse robuste. Une telle étude offrirait le potentiel d'améliorer l'interprétation de la variabilité des comportements détectés en milieu naturel dans le cadre de la présente étude.

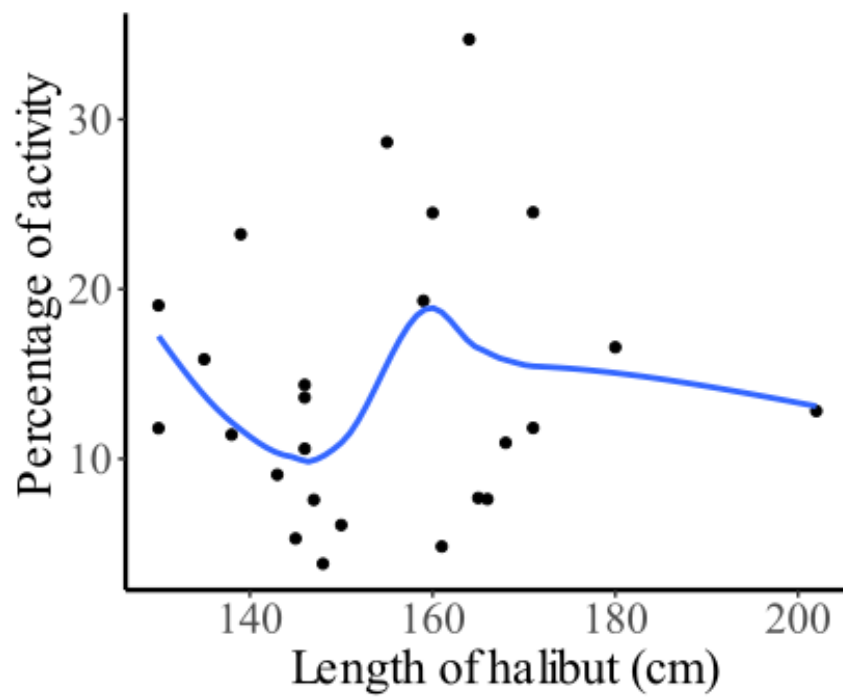
ANNEXES



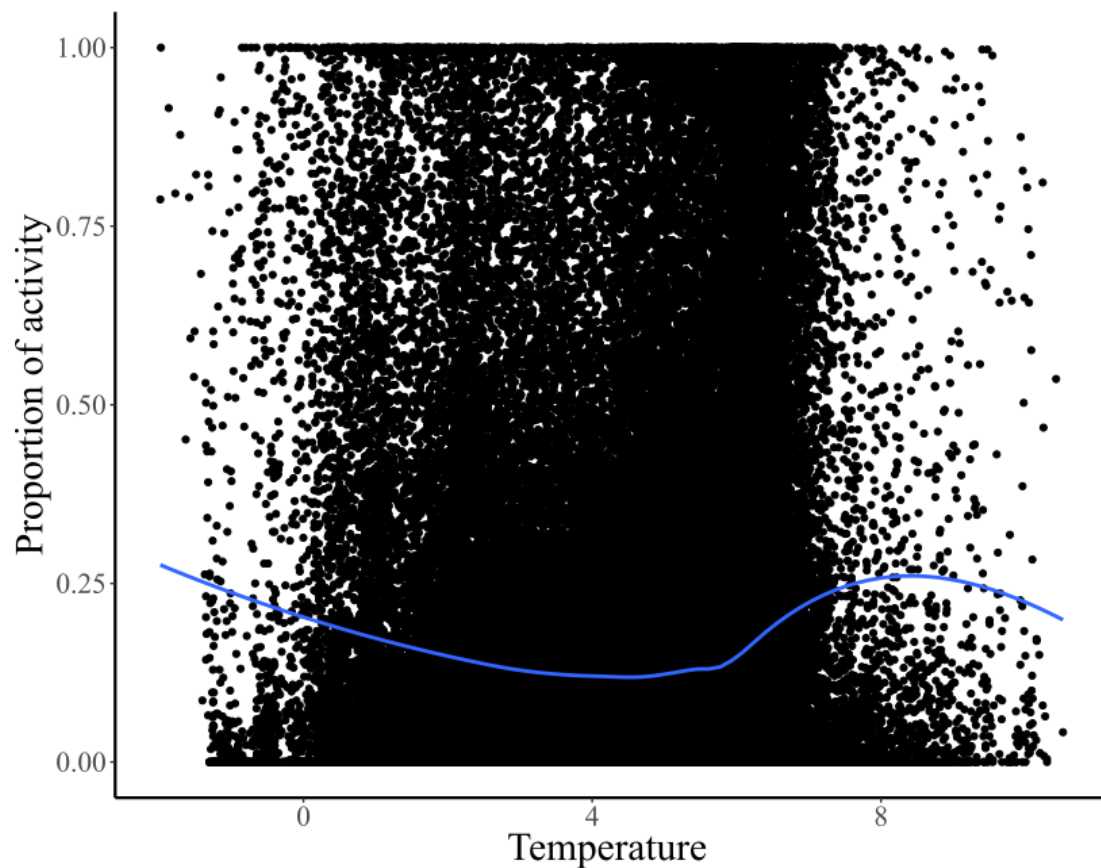
Supplementary Figure S1. Trends obtained by the model 1, 2, 3 stacked. The first top panel represent trend #1 and contain the 3 models (model 1 = orange, model 2 = blue, model 3 = red). The second panel contain trend #2 for model 2 and 3. The third panel contain only trend #3 from model 3. Common trends are unitless.



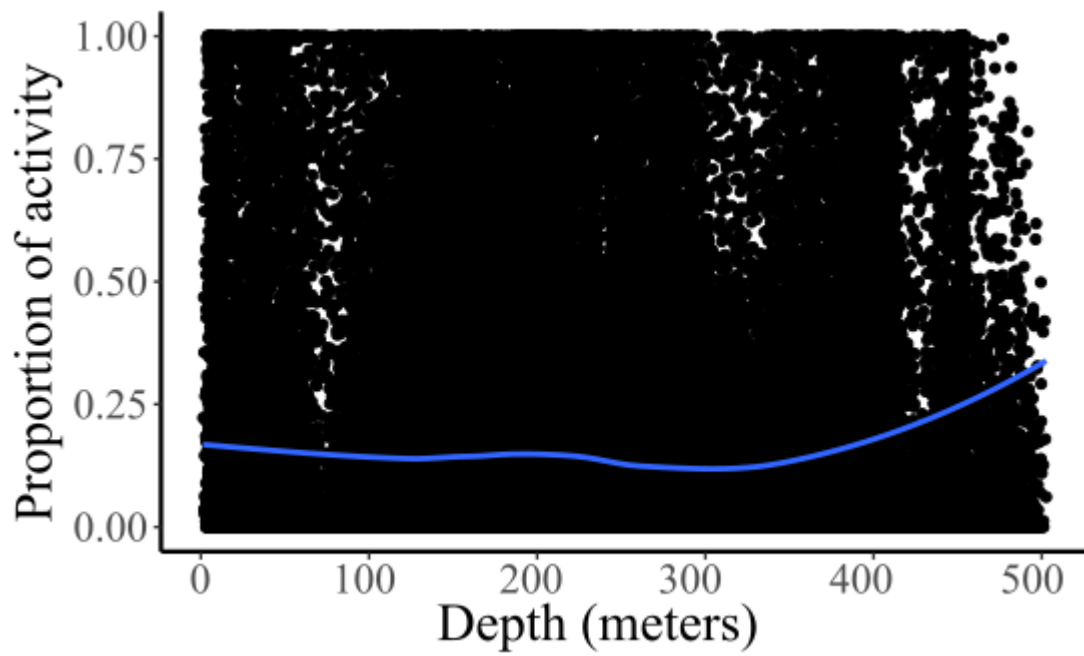
Supplementary Figure S2. Locally estimated scatterplot smoothing (LOESS) model for the relation between hourly proportion of activity and hourly mean light intensity for each individual halibut over the entire deployment period. The smooth trend lines based on the LOESS regressions are shown. This included only data collected during daytime.



Supplementary Figure S3. Locally estimated scatterplot smoothing (LOESS) model for the relation between the percentage of activity and the length of halibut in cm for the 25 individuals tagged with PSATs. The smooth trend line based on the LOESS regression is shown in blue.



Supplementary Figure S4 Locally estimated scatterplot smoothing (LOESS) model for the relation between hourly proportion of activity and hour mean temperature for the 25 halibut over the entire deployment period. The smooth trend line based on the LOESS regression is shown in blue.



Supplementary Figure S5 Locally estimated scatterplot smoothing (LOESS) model for the relation between hourly proportion of activity and hour mean depth for the 25 halibut over the entire deployment period. The smooth trend line based on the LOESS regression is shown in blue.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ahti PA, Kuparinen A, Uusi-Heikkilä S (2020) Size does matter — the eco-evolutionary effects of changing body size in fish. *Environ Rev* 28:311–324.
- Andrzejaczek S, Gleiss AC, Pattiaratchi CB, Meekan MG (2018) First insights into the fine-scale movements of the Sandbar Shark, *Carcharhinus plumbeus*. *Front Mar Sci* 5:1–12.
- Archard GA, Braithwaite VA (2011) Increased exposure to predators increases both exploration and activity level in *Brachyrhaphis episcopi*. *J Fish Biol* 78:593–601.
- Armstrong SL, Campana SE (2010) Age determination, bomb-radiocarbon validation and growth of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) from the Northwest Atlantic. *Environ Biol Fishes* 89:279–295.
- Armstrong SL, Trzcinski MK, Campana SE (2014) Movements, environmental associations, and presumed spawning locations of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in the northwest Atlantic determined using archival satellite pop-up tags. *Mar Biol* 161:645–656.
- Baird RW, Ligon AD, Hooker SK, Gorgone AM (2001) Subsurface and nighttime behaviour of pantropical spotted dolphins in Hawaii. *Can J Zool* 79:988–996.
- Baptista V, Costa EFS, Carere C, Morais P, Cruz J, Cerveira I, Castanho S, Ribeiro L, Pousão-Ferreira P, Leitão F, Teodósio MA (2020) Does consistent individual variability in pelagic fish larval behaviour affect recruitment in nursery habitats? *Behav Ecol Sociobiol* 74: 67.

- Bell AM, Stamps JA (2004) Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Anim Behav* 68:1339–1348.
- Benhaïm D, Vernier L, A. Leblanc C (2023) Personality and temporal plasticity in fish populations along a gradient of evolutionary divergence. *Anim Behav* 199:23–33.
- Biro PA (2013) Are most samples of animals systematically biased? Consistent individual trait differences bias samples despite random sampling. *Oecologia* 171:339–345.
- Biro PA, Beckmann C, Stamps JA (2010) Small within-day increases in temperature affects boldness and alters personality in coral reef fish. *Proc R Soc B Biol Sci* 277:71–77.
- Biro PA, Dingemanse NJ (2008) Sampling bias resulting from animal personality. *Trends Ecol Evol* 24:66–67.
- Biro PA, Post JR, Parkinson EA (2003a) Density-dependent mortality is mediated by foraging activity for prey fish in whole-lake experiments. *J Anim Ecol* 72:546–555.
- Biro PA, Post JR, Parkinson EA (2003b) From individuals to populations: Prey fish risk-taking mediates mortality in whole-system experiments. *Ecology* 84:2419–2431.
- Block BA, Dewar H, Blackwell SB, Williams TD, Prince ED, Farwell CJ, Boustany A, Teo SLH, Seitz A, Walli A, Fudge D (2001) Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science* (80-) 293:1310–1314.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *Am Nat* 161:1–28.
- Bourdages, H., Brassard, C., Desgagnés, M., Galbraith, P., Gauthier, J., Légaré, B., Nozères, C., Parent, E. and Schwab P. 2016. Preliminary results from the groundfish and shrimp multidisciplinary survey in August 2015 in the Estuary and northern Gulf of St. Lawrence. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2016/004. v + 87 p.

- Bowering WR (1986) The distribution, age and growth and sexual maturity of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in the Newfoundland and Labrador area of the Northwest Atlantic. Can Tech Rep Fish Aquat Sci 89:1–40.
- Bowler DE, Benton TG (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. Biol Rev Camb Philos Soc 80:205–225.
- Briffa M, Weiss A (2011) Animal personality. Curr Biol 20:912–914.
- Le Bris A, Fisher JAD, Murphy HM, Galbraith PS, Castonguay M, Loher T, Robert D (2018) Migration patterns and putative spawning habitats of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in the Gulf of St. Lawrence revealed by geolocation of pop-up satellite archival tags. ICES J Mar Sci 75:135–147.
- Le Bris A, Fréchet A, Galbraith PS, Wroblewski JS (2013) Evidence for alternative migratory behaviours in the northern Gulf of St Lawrence population of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). ICES J Mar Sci 70:793–804.
- Broell F, Noda T, Wright S, Domenici P, Steffensen JF, Auclair JP, Taggart CT (2013) Accelerometer tags: Detecting and identifying activities in fish and the effect of sampling frequency. J Exp Biol 216:1255–1264.
- Broell F, Taylor AD, Litvak MK, Bezanson A, Taggart CT (2016) Post-tagging behaviour and habitat use in shortnose sturgeon measured with high-frequency accelerometer and PSATs. Anim Biotelemetry 4:1–13.
- Brown C, Laland K, Krause J (2011) Fish Cognition and Behaviour. In: Fish Cognition and Behavior. p 1–9
- Brydges NM, Heathcote RJP, Braithwaite VA (2008) Habitat stability and predation pressure influence learning and memory in populations of three-spined sticklebacks. Anim Behav 75:935–942.

- Budaev S, Brown C (2011) Personality Traits and Behaviour. In: Fish Cognition and Behavior. p 135–165.
- Budaev S V., Zworykin DD, Mochek AD (1999) Consistency of individual differences in behaviour of the lion-headed cichlid, *Steatocranus casuarius*. Behav Processes 48:49–55.
- Budaev S V, Mikheev VN, Pavlov DS (2015) Individual Differences in Behavior and Mechanisms of Ecological Differentiation on the Example of Fish. Biol Bull Rev 5:462–479.
- Canestrelli D, Bisconti R, Carere C (2016) Bolder Takes All? The Behavioral Dimension of Biogeography. Trends Ecol Evol 31:35–43.
- Careau V, Thomas D, Humphries MM, Re D, Careau A V, Thomas D, Humphries MM, Réale D, Oikos S, May N, Careau V, Thomas D, Humphries MM, Réale D (2008) Energy Metabolism and Animal Personality Linked. Oikos 117:641–653.
- Cartamil DP, Lowe CG (2004) Diel movement patterns of ocean sunfish *Mola mola* off southern California. Mar Ecol Prog Ser 266:245–253.
- Carvalho N, Afonso P, Santos RS (2003) The harem mating system and mate choice in the wide-eyed flounder, *Bothus podas*. Environ Biol Fishes 66:249–258.
- Chapman BB, Hulthen K, Brodersen J, Nilsson PA, Skov C, Hannson LA, Bronmark C (2012) Partial migration in fishes: causes and consequences. J Fish Biol 81:456–478.
- Conrad JL, Weinersmith KL, Brodin T, Saltz JB, Sih A (2011) Behavioural syndromes in fishes: A review with implications for ecology and fisheries management. J Fish Biol 78:395–435.
- Cote J, Fogarty S, Weinersmith K, Brodin T, Sih A (2010) Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). Proceedings Biol Sci 277:1571–1579.

- Croll DA, Tershy BR, Hewitt RP, Demer DA, Fiedler PC, Smith SE, Armstrong W, Popp JM, Kiekhefer T, Lopez VR, Urban J, Gendron D (1998) An integrated approach to the foraging ecology of marine birds and mammals. *Deep-Sea Res II: Top Stud* 45:1353–1371.
- Dall SRX, Bell AM, Bolnick DI, Ratnieks FLW (2012) An evolutionary ecology of individual differences. *Ecol Lett* 15:1189–1198.
- David Smith J, Zakrzewski AC, Johnson JM, Valleau JC (2016) Ecology, Fitness, Evolution: New Perspectives on Categorization. *Curr Dir Psychol Sci* 25:266-274.
- Demin KA, Lakstygai AM, Alekseeva PA, Sysoev M, de Abreu MS, Alpyshov ET, Serikuly N, Wang DM, Wang MY, Tang ZC, Yan DN, Strekalova T V., Volgin AD, Amstislavskaya TG, Wang JJ, Song C, Kalueff A V. (2019) The role of intraspecies variation in fish neurobehavioral and neuropharmacological phenotypes in aquatic models. *Aquat Toxicol* 210:44–55.
- Dingemanse NJ, Both C, Drent PJ, Tinbergen JM (2004) Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proc R Soc B Biol Sci* 271:847–852.
- Dingemanse NJ, Kazem AJN, Réale D, Wright J (2010) Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends Ecol Evol* 25:81–89.
- Dingemanse NJ, Wright J, Kazem AJN, Thomas DK, Hickling R, Dawnay N (2007) Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *J Anim Ecol* 76:1128–1138.
- Fairbanks LA, Newman TK, Bailey JN, Jorgensen MJ, Breidenthal SE, Ophoff RA, Comuzzie AG, Martin LJ, Rogers J (2004) Genetic contributions to social impulsivity and aggressiveness in vervet monkeys. *Biol Psychiatry* 55:642–647.
- Finkemeier M, Langbein J, Puppe B (2018) Personality Research in Mammalian Farm Animals: Concepts, Measures, and Relationship to Welfare. 5:1–15.

- Fisher JAD, Robert D, Le Bris A, Loher T (2017) Pop-up satellite archival tag (PSAT) temporal data resolution affects interpretations of spawning behaviour of a commercially important teleost. *Anim Biotelemetry* 5:21.
- Fraser DF, Gilliam JF, Daley MJ, Le AN, Skalski GT (2001) Explaining leptokurtic movement distributions: Intrapopulation variation in boldness and exploration. *Am Nat* 158:124–135.
- Fukuhara O (1990) Effects of temperature on yolk utilization, initial growth, and behaviour of unfed marine fish-larvae. *Mar Biol* 106:169–174.
- Fürtbauer I, Pond A, Heistermann M, King AJ (2015) Personality, plasticity and predation: Linking endocrine and behavioural reaction norms in stickleback fish. *Funct Ecol* 29:931–940.
- Galuardi B, Lutcavage M (2012) Dispersal routes and habitat utilization of juvenile atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, tracked with mini PSAT and archival tags. *PLoS One* 7:1-11.
- Galuardi B, Royer F, Golet W, Logan J, Neilson J, Lutcavage M (2010) Complex migration routes of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) question current population structure paradigm. *Can J Fish Aquat Sci* 67:966–976.
- Gatti P, Fisher JAD, Cyr F, Galbraith PS, Robert D, Le A (2021) A review and tests of validation and sensitivity of geolocation models for marine fish tracking. 22:1041–1066.
- Gatti P, Robert D, Fisher JAD, Marshall RC (2020) Stock-scale electronic tracking of Atlantic halibut reveals summer site fidelity and winter mixing on common spawning grounds. *J Mar Sci* 77:2890–2904.
- Gibson RN, Stoner AW, Ryer CH (2015) The behaviour of flatfishes. In: *Flatfishes: Biology and Exploitation: Second Edition*. p 314–345

- Gleiss AC, Jorgensen SJ, Liebsch N, Sala JE, Norman B, Hays GC, Quintana F, Grundy E, Campagna C, Trites AW, Block BA, Wilson RP (2011) Convergent evolution in locomotory patterns of flying and swimming animals. *Nat Commun* 2:352-359.
- Gleiss AC, Morgan DL, Whitty JM, Keleher JJ, Fossette S, Hays GC (2017) Are vertical migrations driven by circadian behaviour? Decoupling of activity and depth use in a large riverine elasmobranch, the freshwater sawfish (*Pristis pristis*). *Hydrobiologia* 787:181–191.
- Godin JGJ (1997) *Behavioural Ecology of Teleost Fishes*. Oxford
- Godø OR, Hauq T (1988) Tagging and Recapture of Atlantic Halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) on the Continental Shelves off Eastern Canada, and off Western and Eastern Greenland. *J Northwest Atl Fish Sci* 8:25–31.
- Godø OR, Michalsen K (2000) Migratory behaviour of north-east Arctic cod, studied by use of data storage tags. *Fish Resear* 48:127–140.
- Gunn J, Block B (2001) Advances in acoustic, archival, and satellite tagging of tunas. *Fish Physiol* 19:167–224.
- Harris S, Ramnarine IW, Smith HG, Pettersson LB (2010) Picking personalities apart: Estimating the influence of predation, sex and body size on boldness in the guppy *Poecilia reticulata*. *Oikos* 119:1711–1718.
- Hart KM, Hyrenbach KD (2009) Satellite telemetry of marine megavertebrates: The coming of age of an experimental science. *Endang Species Res* 10:9-20.
- Haug T (1990) Biology of the Atlantic Halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L., 1758). *Adv Mar Biol* 26:1–70.
- Helfman GS (1986) Fish behaviour by day, night and twilight. In: *The Behaviour of Teleost Fishes*. p 366–387

- Hertel AG, Niemelä PT, Dingemanse NJ, Mueller T, Mueller T (2020) A guide for studying among-individual behavioral variation from movement data in the wild. *Mov Ecol* 8:1–18.
- den Heyer, C.E., Hubley, B., Themelis, D., Smith, S.C., Wilson, S., and Wilson, G. 2015. Atlantic Halibut on the Scotian Shelf and Southern Grand Banks: Data Review and Assessment Model Update. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2015/051. v + 82 p.
- Holmes E, Ward EJ, Scheuerell MD, Wills K (2024). Multivariate Autoregressive State-space Models for Analyzing Time-series Data. *The R Journal*. 4:11-19
- Hulthén K, Chapman BB, Nilsson PA, Hansson L, Skov C, Brodersen J, Vinterstare J, Brönmark C (2017) A predation cost to bold fish in the wild. *Sci Rep* 7:3–7.
- Hunter E, Metcalfe JD, O'Brien CM, Arnold GP, Reynolds JD (2004) Vertical activity patterns of free-swimming adult plaice in the southern North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 279:261–273.
- Hussey NE, Kessel ST, Aarestrup K, Cooke SJ, Cowley PD, Fisk AT, Harcourt RG, Holland KN, Iverson SJ, Kocik JF, Flemming JEM, Whoriskey FG (2015) Aquatic animal telemetry: A panoramic window into the underwater world. *Science* 348:1221.
- James TL, Landsman SJ, Ramsay LL, Giffin MD, Bris A Le (2020) Migration patterns of Atlantic halibut captured in the southern Gulf of St. Lawrence as assessed with pop-up satellite archival and floy tags. *Can J Fish Aquat Sci* 77:1233–1242.
- Japyassú HF, Malange J (2014) Plasticity, stereotypy, intra-individual variability and personality: Handle with care. *Behav Processes* 109:40–47.
- Johansen JL, Jones GP (2011) Increasing ocean temperature reduces the metabolic performance and swimming ability of coral reef damselfishes. *Glob Chang Biol* 17:2971–2979.

- Kess T, Einfeldt AL, Wringe B, Lehnert SJ, Layton KKS, McBride MC, Robert D, Fisher J, Le Bris A, Den Heyer C, Shackell N, Ruzzante DE, Bentzen P, Bradbury IR (2021) A putative structural variant and environmental variation associated with genomic divergence across the Northwest Atlantic in Atlantic Halibut. *ICES J Mar Sci* 78:2371–2384.
- King JR, Surry AM (2017) Seasonal and daily movements of the bluntnose sixgill shark (*Hexanchus griseus*) in the strait of Georgia from satellite tag data. *Environ Biol Fishes* 100:1543–1559.
- Knotek R, Kneebone J, Sulikowski J, Curtis T, Jurek J, Mandelman J (2020) Utilization of pop-up satellite archival transmitting tags to evaluate thorny skate (*Amblyraja radiata*) discard mortality in the Gulf of Maine groundfish bottom trawl fishery. *ICES J Mar Sci* 77:256–266.
- Konstantinou H, Shen DC (1995) The social and reproductive behavior of the eyed flounder, *Bothus ocellatus*, with notes on the spawning of *Bothus lunatus* and *Bothus ellipticus*. *Environ Biol Fishes* 44:311–324.
- Kough AS, Jacobs GR, Gorsky D, Willink PW (2017) Diel timing of lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*) activity revealed by satellite tags in the Laurentian Great Lake Basin. *J Great Lakes Res* 44:157–165.
- Kristiansen TS, Fernö A (2007) Individual behaviour and growth of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) fed sinking and floating feed: Evidence of different coping styles. *Appl Anim Behav Sci* 104:236–250.
- Kristiansen TS, Fernö A, Holm JC, Privitera L, Bakke S, Fosseidengen JE (2004) Swimming behaviour as an indicator of low growth rate and impaired welfare in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) reared at three stocking densities. *Aquaculture* 230:137–151.

- De Langhe B, Fernbach P (2019) The dangers of categorical thinking. *Harv Bus Rev* September-October 2019.
- Li Z, Han J, Ding B (2012) Mining periodic behaviors of object movements for animal and biological sustainability studies. *Data Min Knowl Disc* 24:355–386
- Loher T, Seitz A (2006) Seasonal migration and environmental conditions of Pacific halibut *Hippoglossus stenolepis*, elucidated from pop-up archival transmitting (PAT) tags. *Mar Ecol Prog Ser* 317:259–271.
- Lutcavage ME, Brill RW, Skomal GB, Chase BC, Howey PW (1999) Results of pop-up satellite tagging of spawning size class fish in the Gulf of Maine: do North Atlantic bluefin tuna spawn in the mid-Atlantic? *Can J Fish Aquat Sci* 56:173–177.
- Macquart-Moulin C, Champalbert G, Howell BR, Patrity G, Ravaivoson C (1991) La relation alimentation-fixation benthique chez les jeunes soles *Solea solea* L. métamorphosées. Evidences expérimentales. *J Exp Mar Bio Ecol* 153:195–205.
- Magurran AE (1986) Individual differences in fish behaviour. In: *The Behaviour of Teleost fishes*. p 338–365
- Manabe H, Shinomiya A (2001) Two spawning seasons and mating system of the bastard halibut, *Tarphops oligolepis*. *Ichthyol Res* 48:421–424.
- Marshall RC, Gatti P, Fisher JAD, Einfeldt AL, Robert D, Bris A Le (2023) Reproductive behavior of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) interpreted from electronic tags. *J Fish Biol* 103:1031–1043.
- Mehlman PT, Higley JD, Faucher I, Lilly AA, Taub DM, Vickers J, Suomi SJ, Linnoila M (1994) Low CSF 5-HIAA concentrations and severe aggression and impaired impulse control in nonhuman primates. *Am J Psychiatry* 151:1485–1491.
- Merrick MJ, Koprowski JL (2017) Should we consider individual behavior differences in applied wildlife conservation studies? *Biol Conserv* 209:34–44.

- Metcalf NB, Van Leeuwen TE, Killen SS (2016) Does individual variation in metabolic phenotype predict fish behaviour and performance? *J Fish Biol* 88:298–321.
- Millot S, Péan S, Labbé L, Kerneis T, Quillet E, Dupont-Nivet M, Bégout ML (2014) Assessment of genetic variability of fish personality traits using rainbow trout isogenic lines. *Behav Genet* 44:383–393.
- Mittelbach GG, Ballew NG, Kjelson MK (2014) Fish Behavioral Types and their Ecological Consequences. *Can J Fish Aquat Sci* 71:927–944.
- Miyazaki T, Masuda R, Furuta S, Tsukamoto K (2000) Feeding behaviour of hatchery-reared juveniles of the Japanese flounder following a period of starvation. *Aquaculture* 190:129–138.
- Morgan MJ (2003) Variation with age in the timing and duration of spawning in American plaice. *J Fish Biol* 62:464–473.
- Morgan MJ, Wright PJ, Rideout RM (2013) Effect of age and temperature on spawning time in two gadoid species. *Fish Res* 138:42–51.
- MPO (2021) Évaluation du stock de flétan atlantique du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2020. Secr can Consult sci du MPO Avis sci 2021/034.
- DFO. 2018. Stock Assessment of Atlantic Halibut of the Gulf of St. Lawrence (4RST) in 2016. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep. 2017/052.
- Murphy HM, Fisher JAD, Le Bris A, Desgagnés M, Castonguay M, Loher T, Robert D (2017) Characterization of Depth Distributions, Temperature Associations, and Seasonal Migrations of Atlantic Halibut in the Gulf of St. Lawrence using Pop-Up Satellite Archival Tags. *Mar Coast Fish* 9:341–356.
- Navarro I, Gutiérrez J (1995) Fasting and starvation. In: *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes*. p 393–434

- Neilson JD, Kearney JF, Perley P, Sampson H (1993) Reproductive Biology of Atlantic Halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in Canadian Waters. Can J Fish Aquat Sci 50:551–563.
- Nespolo RF, Franco M (2007) Whole-animal metabolic rate is a repeatable trait: A meta-analysis. J Exp Biol 210:2000–2005.
- Nielsen JK, Rose CS, Loher T, Drobny P, Seitz AC, Courtney MB, Gauvin J (2018) Characterizing activity and assessing bycatch survival of Pacific halibut with accelerometer Pop-up Satellite Archival Tags. Anim Biotelemetry 6:1–21.
- Nilsson J, Kristiansen TS, Fosseidengen JE, Stien LH, Fernö A, van den Bos R (2010) Learning and anticipatory behaviour in a ‘sit-and-wait’ predator: The Atlantic halibut. Behav Processes 83:257–266.
- Olchena TC, Eletcheaa FT, Ontainea PF, Asqueta AP (2017) Temperature modifies activity, inter-individual relationships and group structure in a fish. Curr Zool 63:175–183.
- Pedley M (2013) Tilt Sensing Using a Three-Axis Accelerometer. Free Semicond 6:1–22.
- Punt AE, Haddon M, Tuck GN (2015) Which assessment configurations perform best in the face of spatial heterogeneity in fishing mortality, growth and recruitment? A case study based on pink ling in Australia. Fish Res 168:85–99.
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. Biol Rev 82:291–318.
- Reebs SG (2002) Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. Rev Fish Biol Fish 12:349–371.
- Righton D, Metcalfe J, Connolly P (2001) Different behaviour of North and Irish Sea cod. Nature 411:156.

- Ringler NH (1983) Variation in foraging tactics of fishes. In: Predators and prey in fishes. The Hague, p 159–171
- Robert M, Dagorn L, Filmalter JD, Deneubourg JL, Itano D, Holland K (2013) Intra-individual behavioral variability displayed by tuna at fish aggregating devices (FADs). *Mar Ecol Prog Ser* 484:239–247.
- Rossignol A (1998) L'estuaire maritime et le golfe du Saint-Laurent: carnet d'océanographie. INRS-Océanologie
- Roy T, Bhat A (2018) Population, sex and body size: Determinants of behavioural variations and behavioural correlations among wild zebrafish *Danio rerio*. *R Soc Open Sci* 5.
- Roy T, Shukla R, Bhat A (2017) Risk-Taking During Feeding: Between- and Within-Population Variation and Repeatability Across Contexts Among Wild Zebrafish. *Zebrafish* 14:393–403.
- Rupia EJ, Binning SA, Roche DG, Lu W (2016) Fight-flight or freeze-hide? Personality and metabolic phenotype mediate physiological defence responses in flatfish. *J Anim Ecol* 85:927–937.
- Savenkoff C, Gagné JA, Gilbert M, Castonguay M, Chabot D, Chassé J, Starr M (2016) Le concept d'approche écosystémique appliqué à l'estuaire maritime du Saint. *Environ Rev* 25:26–96.
- Scharf AK, LaPoint S, Wikelski M, Safi K (2016) Acceleration data reveal highly individually structured energetic landscapes in free-ranging fishers (*Pekania pennanti*). *PLoS One* 11:1–15.
- Schwalme K, Chouinard GA (1999) Seasonal dynamics in feeding, organ weights, and reproductive maturation of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St Lawrence. *ICES J Mar Sci* 56:303–319.

- Scott JD, Courtney MB, Farrugia TJ, Nielsen JK, Seitz AC (2016) An approach to describe depth-specific periodic behavior in Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*). 107:6–13.
- Secor DH (2015) Migration Ecology of Marine Fishes, Johns Hopk. Baltimore.
- Secor DH (1999) Specifying divergent migrations in the concept of stock: The contingent hypothesis. Fish Res 43:13–34.
- Seitz AC, Loher T, Norcross BL, Nielsen JL (2011) Dispersal and behavior of Pacific halibut *Hippoglossus stenolepis* in the Bering sea and Aleutian islands region. Aquat Biol 12:225–239.
- Seitz AC, Norcross BL, Wilson D, Nielsen JL (2005) Identifying spawning behavior in Pacific halibut, *Hippoglossus stenolepis*, using electronic tags. Environ Biol Fishes 73:445–451.
- Shaw AK (2020) Causes and consequences of individual variation in animal movement. Mov Ecol 8:1–12.
- Shepard ELC, Ahmed MZ, Southall EJ, Witt MJ, Metcalfe JD, Sims DW (2006) Diel and tidal rhythms in diving behaviour of pelagic sharks identified by signal processing of archival tagging data. Mar Ecol Prog Ser 328:205–213.
- Shettleworth SJ (2010) Cognition, Evolution, and Behavior. Oxford University Press.
- Sigourney DB, Ross MR, Brodziak J, Burnett J (2006) Length at age, sexual maturity and distribution of Atlantic Halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L., off the Northeast USA. J Northwest Atl Fish Sci 36:81–90.
- Skubel RA, Wilson K, Papastamatiou YP, Verkamp HJ, Sulikowski JA, Benetti D, Hammerschlag N (2020) A scalable, satellite-transmitted data product for monitoring high-activity events in mobile aquatic animals. Anim Biotelemetry 8:1–15.

- Smith BR, Blumstein DT (2010) Behavioral types as predictors of survival in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Behav Ecol* 21:919–926.
- Smith BR, Blumstein DT (2008) Fitness consequences of personality: A meta-analysis. *Behav Ecol* 19:448–455.
- Snell-Rood EC, Steck MK (2019) Behaviour shapes environmental variation and selection on learning and plasticity: review of mechanisms and implications. *Anim Behav* 147:147–156.
- Stensholt BK (2001) Cod migration patterns in relation to temperature: analysis of storage tag data. *ICES J Mar Sci* 58:770–793.
- Stobo WT, Neilson JD, Simpson PG (1988) Movements of Atlantic Halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in the Canadian North Atlantic. *Can J Fish Aquat Sci* 45:484–491.
- Stoner AW (2004) Effects of environmental variables on fish feeding ecology: Implications for the performance of baited fishing gear and stock assessment. *J Fish Biol* 65:1445–1471.
- Stoner AW (2003) Hunger and light level alter response to bait by Pacific halibut: Laboratory analysis of detection, location and attack. *J Fish Biol* 62:1176–1193.
- Stoner AW, Ottmar ML (2004) Fish density and size alter Pacific halibut feeding: Implications for stock assessment. *J Fish Biol* 64:1712–1724.
- Stoner AW, Ottmar ML, Hurst TP (2006) Temperature affects activity and feeding motivation in Pacific halibut: Implications for bait-dependent fishing. *Fish Res* 81:202–209.
- Trumble RJ, Neilson JD, Bowering WR, McCaughran DA (1993) Atlantic Halibut (*Hippoglossus Hippoglossus*) and Pacific Halibut (*H. Stenolepis*) and Their North American Fisheries. National Research Council of Canada.

- Trzcinski MK, Bowen WD (2016) The recovery of Atlantic halibut: a large, long-lived, and exploited marine predator. *ICES J Mar Sci* 73:1104–1114.
- Trzcinski MK, Armsworthy SL, Wilson S, Mohn RK, Camapna SE (2011) A Framework for the Assessment of the Scotian Shelf and Southern Grand Banks Atlantic Halibut Stock. DFO Can Sci Advis Sec Res Doc 2011/002 vi + 112.
- Tyler JA, Rose KA (1994) Individual variability and spatial heterogeneity in fish population models. *Rev Fish Biol Fish* 4:91–123.
- Volkoff H, Rønnestad I (2020) Effects of temperature on feeding and digestive processes in fish. *Temperature* 7:307–320.
- Vollenweider JJ, Heintz RA, Schaufler L, Bradshaw R (2011) Seasonal cycles in whole-body proximate composition and energy content of forage fish vary with water depth. *Mar Biol* 158:413–427.
- Vonk J, Weiss A, Kuczaj SA (2017) *Personality in nonhuman animals*. Springer
- Whitney NM, Pratt HL, Pratt TC, Carrier JC (2010) Identifying shark mating behaviour using three-dimensional acceleration loggers. *Endanger Species Res* 10:71–82.
- Wilson ADM, Binder TR, McGrath KP, Cooke SJ, Godin JGJ (2011) Capture technique and fish personality: Angling targets timid bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Can J Fish Aquat Sci* 68:749–757.
- Wilson ADM, McLaughlin RL (2007) Behavioural syndromes in brook charr, *Salvelinus fontinalis*: prey-search in the field corresponds with space use in novel laboratory situations. *Anim Behav* 74:689–698.
- Wilson RP, Klemens P, Bost C, Culik B, Bannasch R, Reins T, Adelung D (1993) Diel dive depth in penguins in relation to diel vertical migration of prey: whose dinner. *Mar Ecol Prog Ser* 94:101–104.

- Wright PJ, Trippel EA (2009) Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning: consequences for reproductive success. *Fish Fish* 10:283–304.
- Zhdanova I V., Reebbs SG (2005) Circadian Rhythms in Fish. In: *Fish Physiology* vol 24: Behaviour and Physiology of Fish. Elsevier p 197–238
- Zuur AF, Fryer RJ, Jolliffe IT, Dekker R, Beukema JJ (2003a) Estimating common trends in multivariate time series using dynamic factor analysis. *Environmetrics* 685:665–685.
- Zuur AF, Tuck ID, Bailey N (2003b) Dynamic factor analysis to estimate common trends in fisheries time series. *Can J Fish Aquat Sci* 60:542–552.

