



Connectivité entre le fjord du Saguenay et l'estuaire du Saint-Laurent des populations de poissons de fond exploitées à la pêche récréative hivernale

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

PAR
© RACHEL MAILHOT

Août 2025

Composition du jury :

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

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

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

Philippe Archambault, examinateur externe, Université Laval

Dépôt initial le 2 mai 2025

Dépôt final le 29 août 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.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à exprimer ma profonde gratitude à mon directeur, Pascal Sirois, pour sa confiance et son accompagnement tout au long de ce projet. Merci de m'avoir accueillie dans ton laboratoire, d'abord comme technicienne, où j'ai découvert un intérêt insoupçonné pour les poissons et l'écologie des pêches, puis de m'avoir offert l'opportunité de poursuivre cette maîtrise. Ton approche de la science, ta bienveillance et ton humanité ont marqué de façon déterminante ma formation de biologiste. Je remercie également mon co-directeur, Dominique Robert, de m'avoir accueillie à l'ISMER et pour sa disponibilité, ses commentaires toujours pertinents et le partage généreux de ses connaissances en écologie halieutique. Un grand merci à tous les deux pour leur soutien et leurs précieux conseils durant ces dernières années.

Je souhaite aussi remercier les membres de mon jury, David Deslauriers et Philippe Archambault, pour leur temps, leurs commentaires et leurs suggestions constructives.

Ce projet n'aurait pas été possible sans la collaboration de tous les pêcheurs qui nous ont fourni leurs précieuses prises, ainsi que l'aide précieuse des membres de la CREAE. Merci tout particulièrement à Anne-Lise, pour son expertise sur les otolithes et son incroyable sens de l'organisation, à Sonya, pour avoir toujours été une ressource sur qui compter, et à Félix, pour son aide pour la lecture d'âge et pour m'avoir sauvé de longues heures de sablage d'otolithes. Merci également à Audrey Lavoie et Dany Savard du LabMaTer (UQAC), qui ont rendu possibles les analyses au laser.

Un grand merci à mes collègues de la CREAE, qui ont toujours rendu mes retours au Saguenay chaleureux, ainsi qu'à ceux du laboratoire de Dominique à l'ISMER pour nos échanges enrichissants et les rencontres de labo stimulantes. Merci spécialement à Lola et Charlotte, qui m'ont accueillie dans leur team otolithe et transmis leurs précieuses

connaissances. Vous avez été indispensables au succès de cette maîtrise, autant sur le plan statistique qu'émotionnel! Merci aussi aux copines de l'ISMER, Marie-Anne, Cloé, Chloé et Pauline, d'avoir rendu nos bureaux du sous-sol joyeux et ensoleillés.

Je tiens aussi à remercier mes proches. Simon, merci pour ton soutien indispensable, même à distance. Merci également à ma famille pour votre présence, vos encouragements et vos conseils, qui ont fait toute la différence dans l'aboutissement de ce projet, sans oublier ma belle grand-maman Henrie et les supports de Mu et Pou.

Enfin, je souligne le soutien financier du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), du Groupe de recherche sur l'écosystème du fjord du Saguenay (GREFS), de l'UQAR et de Ressources aquatiques Québec (RAQ), qui m'a permis de mener ce projet à terme et de participer à plusieurs conférences scientifiques.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire a été réalisé dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie de l'Université du Québec à Rimouski. Il s'inscrit dans les travaux du Groupe de recherche sur l'écosystème du fjord du Saguenay (GREFS), dont l'objectif est d'acquérir des connaissances sur la faune, la flore et les habitats du fjord du Saguenay. Les travaux du GREFS sont financés par l'Administration Portuaire du Saguenay, Rio Tinto Aluminium, Promotion Saguenay, ainsi que le projet « Enviro-Actions-zone portuaire Saguenay », par l'intermédiaire de l'Institut nordique de recherche en environnement et en santé au travail (INREST), gestionnaire du GREFS.

La structure choisie est celle d'un mémoire sous forme d'article scientifique. Le cœur du document est constitué d'un article rédigé en anglais, présenté selon les normes d'une revue scientifique. Cet article est précédé d'une introduction générale qui établit le contexte de recherche, et suivi d'une conclusion générale, qui présente une synthèse des principaux résultats et discute des perspectives de l'étude, toutes deux rédigées en français.

RÉSUMÉ

Dans le fjord du Saguenay (Québec, Canada), le sébaste atlantique (*Sebastes mentella*), la morue franche (*Gadus morhua*) et le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) sont les principales espèces exploitées par une pêche récréative hivernale. Plusieurs études, basées sur la génétique et les traits phénotypiques, ont précédemment examiné la structure de ces populations indiquant que les stocks de poissons de fond du Saguenay seraient des populations puits de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Ce projet visait à documenter la connectivité entre le fjord du Saguenay et l'estuaire du Saint-Laurent pour ces espèces, en retraçant leurs trajectoires migratoires individuelles à l'aide de l'analyse des éléments traces des otolithes. Plus spécifiquement, il s'agissait d'identifier à quel moment de leur cycle de vie ces espèces entreraient dans le Saguenay, puis de déterminer si ces populations sont résidentes dans le fjord ou si elles migrent entre le Saguenay et le Saint-Laurent. L'empreinte élémentaire des transects complets d'otolithes a été analysée sur des individus capturés en 2023 ainsi qu'en 2008 et 2009. Deux signatures chimiques principales ont été identifiées pour chaque espèce et attribuées respectivement au Saguenay et à l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Les résultats indiquent que la majorité des poissons accèdent au fjord lors du stade juvénile, vers deux ans pour les sébastes et les morues, et avant la taille de 30 cm pour les flétans du Groenland, et deviennent résidents par la suite. Chez le sébaste et le flétan du Groenland, des signatures variables lors du stade juvénile pourraient toutefois suggérer des échanges occasionnels avec le Saint-Laurent. Une troisième signature chez les flétans du Groenland de 2008-2009 pourrait indiquer une origine plus à l'est, dans le golfe du Saint-Laurent. Dans l'ensemble, les patrons migratoires observés apparaissent relativement stables dans le temps, malgré les changements environnementaux récents dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. Cette étude appuie l'hypothèse d'une dynamique source-puits des populations de poissons de fond du fjord du Saguenay, suggérant que ces populations dépendent de l'état des stocks du Saint-Laurent.

Mots clés : connectivité, chimie des otolithes, fjord du Saguenay, *Sebastes mentella*, *Gadus morhua*, *Reinhardtius hippoglossoides*, dynamique source-puits

ABSTRACT

In the Saguenay Fjord (Quebec, Canada), Atlantic redfish (*Sebastes mentella*), Atlantic cod (*Gadus morhua*) and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) are the main species exploited by a winter recreational fishery. Several studies based on genetics and phenotypic traits have previously examined the structure of these populations, indicating that the groundfish stocks of the Saguenay would be sink populations of the Estuary and Gulf of St. Lawrence. The objective of this project was to document the connectivity between the Saguenay Fjord and the St. Lawrence Estuary for these species, by tracking their individual migratory trajectories using otolith trace element analysis. More specifically, the aim was to identify at what moment in their life cycle these species would enter the Saguenay, and then to determine whether these populations are resident in the fjord or migrate between the Saguenay and the St. Lawrence. Elemental fingerprints from complete otolith transects were analyzed on individuals caught in 2023 as well as in 2008 and 2009. Two main chemical signatures were identified for each species and attributed to the Saguenay and St. Lawrence Estuary respectively. Results indicate that the majority of fish enter the fjord as juveniles, at the age of approximately two years for redfish and cod, and before reaching the size of 30 cm for Greenland halibut. The three species become fjord residents thereafter. In redfish and Greenland halibut, however, variable signatures during the juvenile stage suggest potential occasional exchanges with the St. Lawrence. A third signature in 2008-2009 Greenland halibut could indicate an origin further east, in the Gulf of St. Lawrence. Overall, the observed migration patterns appear relatively stable over time, despite recent environmental changes in the St. Lawrence. This study supports the hypothesis of source-sink dynamics for groundfish populations in the Saguenay Fjord, suggesting that these populations are dependent on the dynamics of St. Lawrence stocks.

Keywords: connectivity, otolith chemistry, Saguenay fjord, *Sebastes mentella*, *Gadus morhua*, *Reinhardtius hippoglossoides*, source-sink dynamics

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
AVANT-PROPOS	ix
RÉSUMÉ	xi
ABSTRACT	xiii
TABLE DES MATIÈRES.....	xv
LISTE DES TABLEAUX	xvii
LISTE DES FIGURES	xix
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1. CONNECTIVITÉ DES POPULATIONS	1
2. CONNECTIVITÉ DES FJORDS.....	3
3. CHIMIE DES OTOLITHES COMME MARQUEUR DE LA CONNECTIVITÉ	5
4. POISSONS DE FOND DU FJORD DU SAGUENAY	7
4.1 Le fjord du Saguenay dans le système du Saint-Laurent	7
4.2 Pêche récréative hivernale dans le fjord du Saguenay	9
4.3 Sébaste atlantique	10
4.4 Morue franche	11
4.5 Flétan du Groenland	13
4.6 Connectivité des populations de poissons de fond du fjord du Saguenay	15
5. OBJECTIFS.....	16
CHAPITRE 1 Connectivity between the Saguenay Fjord and the St. Lawrence Estuary of groundfish populations exploited by a winter recreational fishery	17
1.1 INTRODUCTION	17

1.2	METHODS	21
1.2.1	Study area.....	21
1.2.2	Sampling	22
1.2.3	Otolith preparation	23
1.2.4	Analysis of trace elements	24
1.2.5	Age determination.....	24
1.2.6	Data analysis	25
1.3	RESULTS.....	28
1.3.1	Atlantic redfish (<i>Sebastes mentella</i>)	28
1.3.2	Atlantic cod (<i>Gadus morhua</i>)	31
1.3.3	Greenland halibut (<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>).....	33
1.4	DISCUSSION.....	36
1.4.1	Otolith elemental signatures	36
1.4.2	Migration patterns	39
1.4.3	Connectivity: source-sink dynamic.....	42
	CONCLUSION GÉNÉRALE	47
	ANNEXES	53
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	57

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Number of individuals, mean, minimum and maximum total length and age per species and sampling year. Age readings for Greenland halibut were not performed due to difficulties in obtaining consistent age and growth estimates in past studies (Treble et al., 2008; Albert, 2016; Badaev et al., 2023).	23
---	----

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Sampling locations from the main fishing villages on the pack ice of the Saguenay Fjord with the longitudinal bathymetry of the fjord.	22
Figure 2. Transverse otolith section of <i>Sebastes mentella</i> (a) and <i>Gadus morhua</i> (b) with unsharp mask filter implemented in Adobe Photoshop and reading marks (red dots) on the laser transect. Complete laser transect (red line) of <i>Reinhardtius hippoglossoides</i> (c).	25
Figure 3. Hierarchical clustering analysis (Ward) on mean concentration of Na, Mn, Sr and Ba of each life year of redfish caught in 2023 (a) and 2008 (b). The dendrograms illustrate the two main clusters formed for each catch year. The two first principal components (PC) scores were plotted in the multivariate space according to their associated cluster.	29
Figure 4. Trace element concentrations (Sr, Ba, Mn, Na) (in ppm) of typical profiles for each migration pattern of Atlantic redfish from the Saguenay Fjord caught in 2023 (a-b) and 2008 (c-d). Vertical lines represent the change from one cluster to the other, and capital letters represent the cluster assigned to the chemical fingerprint of each individual life year by hierarchical clustering.	30
Figure 5. Hierarchical clustering analysis (Ward) on mean concentration of Li, Sr and Ba of each life year of Atlantic cod caught in 2023 (a) and 2008 (b). The dendrograms illustrate the two main clusters formed for each catch year. The two first principal components (PC) scores were plotted in the multivariate space according to their associated cluster.	32
Figure 6. Trace element concentrations (Sr, Ba, Li) (in ppm) of typical profiles for each migration pattern of Atlantic cod from the Saguenay Fjord caught in 2023 (a) and 2008 (b-c). Vertical lines represent the change from one cluster to the other, and capital letters represent the clusters assigned to the chemical fingerprint of each individual life year by hierarchical clustering.	33
Figure 7. Hierarchical clustering analysis (Ward) on mean concentration of Mg, Sr and Ba of each life year of Greenland halibut caught in 2023 (a) and on mean concentration of Sr and Ba of each life year of Greenland halibut caught in 2008 and 2009 (b). The dendrograms illustrate the main clusters formed for each catch year. The two first principal components (PC) scores were plotted in the multivariate space according to their associated cluster.	34

Figure 8. Trace element concentrations (Sr, Ba, Mg) (in ppm) by distance from the core (μm) of typical profiles for each migration pattern of Greenland halibut from the Saguenay Fjord caught in 2023 (a) and 2008-2009 (b-e). Vertical lines represent the change from one cluster to another, and capital letters represent the cluster assigned to the chemical fingerprint of each individual life year by hierarchical clustering. 35

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

Ba	Baryum
CIF	Couche intermédiaire froide
CIL	Cold intermediate layer
DFO	Fisheries and Oceans Canada
EGSL	Estuary and Gulf of St. Lawrence
LA-ICP-MS	Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry
Li	Lithium
LOD	Limit of detection
L50	Longueur à 50% de maturité
Mg	Magnésium
Mn	Manganèse
MPO	Pêches et Océans Canada
Na	Sodium
PCA	Principal component analysis
SAG	Saguenay
SMW	Split-Moving-Window
Sr	Strontium

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. CONNECTIVITÉ DES POPULATIONS

La connectivité des populations de poissons est un élément essentiel à considérer pour assurer une gestion durable des ressources halieutiques et l'établissement de stratégies de conservation des écosystèmes aquatiques (Cowen et al., 2007; Carr et al., 2017). Désignant le degré d'échanges d'individus entre populations ou sous-populations géographiquement distinctes, la connectivité influence directement la diversité génétique, la dynamique démographique et la résilience des écosystèmes aquatiques face aux changements climatiques et aux pressions anthropiques (Hastings & Botsford, 2006; Cowen & Sponaugle, 2009; Secor, 2015). Bien qu'une population soit généralement considérée comme un groupe d'individus de la même espèce se reproduisant entre eux et isolé des autres groupes (Secor, 2015), des échanges peuvent survenir entre populations locales. Ces interactions forment alors une métapopulation, dans laquelle les mouvements entre groupes jouent un rôle clé dans leur dynamique et leur persistance (Kritzer & Sale, 2006).

Chez les espèces marines, la connectivité des populations est souvent considérée élevée en raison de la rare présence de barrières physiques et du fort potentiel de dispersion de certains stades de vie (Secor, 2015). En effet, la connectivité des populations marines peut s'effectuer par deux principaux mécanismes : par déplacements passifs via l'advection des œufs et des larves ou par déplacements actifs provenant des migrations des juvéniles et des adultes. Les déplacements passifs peuvent être particulièrement importants durant les premiers stades de vie, lorsque les œufs ou les larves sont transportés sur de longues distances, allant de quelques mètres à plusieurs milliers de kilomètres (Levin, 2006; Cowen & Sponaugle, 2009; Sohn et al., 2010). Cette advection des individus dépend de différents facteurs biologiques, tels que la durée larvaire pélagique, les migrations verticales ou le taux

de croissance, et est fortement influencée par des mécanismes physiques variés, incluant les courants, les marées, les vents, la stratification des couches d'eau, les vagues et la flottabilité (Cowen & Sponaugle, 2009; Woodson et al., 2012; White et al., 2019).

En plus de la dispersion passive des premiers stades de vie, les espèces mobiles maintiennent également une connectivité en habitant fréquemment des habitats différents au fil de leur cycle de vie, utilisant par exemple des sites de nourriceries côtiers au stade juvénile, avant de vivre au large au stade adulte (Beck et al., 2001; Zeller & Pauly, 2001). Harden Jones (1968) décrivait un concept de « triangle de migration » comprenant trois grands types de migrations dans le cycle de vie des poissons : la dispersion larvaire passive vers des zones de nourricerie, la migration juvénile vers des habitats d'alimentation adulte et la migration adulte retournant au lieu de naissance pour la reproduction. Bien que ce concept serve de base pour comprendre les migrations, il peut être limitant dans un contexte de connectivité des populations et de métapopulations, où les comportements migratoires sont souvent plus complexes et diversifiés (Secor, 2015). En effet, les migrations des poissons couvrent une large gamme de comportements, allant de déplacements verticaux journaliers aux traversées océaniques (Leggett, 1977; Secor, 2015). Ces comportements sont motivés par diverses fonctions écologiques, telles que la recherche de nourriture, l'évitement des prédateurs, la reproduction et la recherche d'habitats offrant des conditions environnementales adaptées à leur tolérance physiologique (Nathan et al., 2008; Chapman et al., 2012a; Secor, 2015; Cooke et al., 2022). Au sein d'une même population, il est fréquent que des groupes d'individus adoptent des comportements migratoires distincts, un phénomène connu sous le nom de contingents migratoires (Chapman et al., 2012b). Cette migration partielle, où une partie de la population migre tandis qu'une autre demeure résidente, est une stratégie plus courante que l'homogénéité des migrations (Chapman et al., 2012b). Elle reflète la flexibilité adaptative des poissons face aux pressions environnementales et aux besoins écologiques variés (Gillanders et al., 2015; Secor, 2015).

Dans certaines populations, un déséquilibre peut survenir entre deux sous-populations connectées par des échanges démographiques. Une population locale particulièrement

productive et stable peut exporter des individus vers une population moins persistante et productive, donnant lieu à une dynamique source-puits (Carr et al., 2017). Cette dynamique se manifeste lorsque le recrutement local du milieu « puits » ne suffit pas à compenser la mortalité locale, rendant cet habitat dépendant de l'apport de nouveaux individus en provenance des populations avoisinantes, appelées milieux « sources » (Pulliam, 1988). Ce phénomène peut se produire dans des habitats moins propices à la reproduction ou au succès de recrutement (Hickford & Schiel, 2011; Casini et al., 2012; Lindegren et al., 2014), chez certaines espèces amphidromiques (McRae, 2007; McDowall, 2010; Lee & Perry, 2019) ou dans des habitats présentant un certain degré d'isolement, comme les récifs coralliens (Crowder et al., 2000; Bode et al., 2006) ou les fjords (Carbines & McKenzie, 2004). Le degré de recrutement local et l'apport d'individus provenant d'autres populations constituent ainsi des mécanismes clés de la connectivité qui sont essentiels pour comprendre les facteurs qui régulent la dynamique des populations (Cowen & Sponaugle, 2009).

Une meilleure connaissance de la connectivité dans une population est également cruciale pour une gestion des stocks plus efficace, notamment pour la définition précise de la distribution de ces derniers et pour mieux prédire leur renouvellement (Fogarty & Botsford, 2007). Un stock est une unité de gestion correspondant généralement à une population d'une espèce globalement homogène et qui peut être exploitée indépendamment des autres (Cadrin et al., 2014). Cependant, les populations ne sont pas toujours isolées et des échanges entre différents stocks peuvent survenir par le biais des mouvements d'individus, des migrations ou de la dispersion larvaire (Kerr et al., 2017). Comprendre le contexte spatial d'une population devient alors indispensable pour définir adéquatement les limites géographiques d'un stock, comprendre son renouvellement et élaborer des stratégies de gestion et de conservation adaptées.

2. CONNECTIVITÉ DES FJORDS

La géologie et l'hydrographie d'un écosystème influencent également fortement la connectivité des populations qui y résident. C'est le cas des fjords, vallées glacières inondées

par les eaux marines (Syvitski et al., 1987), qui présentent des caractéristiques uniques pouvant influencer la connectivité des populations de poissons. Formés par le passage des glaciers, ils se distinguent par leur profil en U typique, marqué par des parois abruptes et des profondeurs importantes (Farmer & Freeland, 1983). Les fjords sont de longueurs et profondeurs très variables et sont dotés d'un ou plusieurs seuils qui peuvent séparer le fjord en différents bassins profonds (Syvitski et al., 1987).

Ces seuils jouent un rôle important dans la circulation et les échanges avec les eaux côtières (Allen & Simpson, 1998). Connectant généralement une rivière ou un glacier à un environnement marin, les fjords se caractérisent souvent par une circulation de type estuarienne (Syvitski et al., 1987; Inall & Gillibrand, 2010). Les eaux douces ou saumâtres issue des rivières ou des glaciers s'écoulent en surface vers l'extérieur, tandis que l'eau salée provenant du milieu marin occupe les couches profondes (Inall & Gillibrand, 2010). Cependant, la stratification importante et la présence de seuils peu profonds à l'embouchure peuvent fréquemment limiter les échanges avec le milieu marin extérieur (Howe et al., 2010). Ces conditions peuvent provoquer un faible renouvellement des eaux profondes, souvent accompagné d'une diminution de la concentration en oxygène, pouvant entraîner une anoxie temporaire ou permanente (Gillibrand et al., 1996; Pakhomova et al., 2014; Bianchi et al., 2020). Les principaux facteurs déterminant le renouvellement des eaux profondes des fjords sont les marées, les apports d'eau douce et les vents (Howe et al., 2010). Dans certains cas, des processus comme des marées particulièrement fortes favorisent une intrusion d'eau externe par-dessus le seuil à l'embouchure du fjord (Inall & Gillibrand, 2010). Ces eaux, suffisamment denses, s'enfoncent dans les couches profondes du fjord, permettant un renouvellement rapide et une oxygénation efficace des eaux profondes (Allen & Simpson, 1998; Inall & Gillibrand, 2010).

L'ensemble de ces facteurs joue un rôle clé dans la structuration des communautés associées aux fjords. Les apports d'eau douce peuvent rendre ces milieux très productifs en raison des apports de nutriments terrestres (Aksnes et al., 1989; Juul-Pedersen et al., 2015; Bianchi et al., 2020) et ils sont utilisés comme nourriceries par de nombreuses espèces de

poissons (Marteinsdottir et al., 2000; Bustos et al., 2007; Gundersen et al., 2013). Cependant, dans certains fjords, la vitesse d'écoulement de la couche de surface est très rapide, ce qui réduit la rétention du plancton dans le fjord (Asplin et al., 1999). Ces conditions peuvent être particulièrement problématiques chez les populations de poissons ou d'invertébrés dont les œufs ou les larves se localisent dans la couche de surface et deviennent donc susceptibles à l'advection à l'extérieur du fjord (Asplin et al., 1999). De plus, pour certaines espèces marines dont les larves sont sensibles à la faible salinité, les apports importants d'eau douce peuvent générer un stress physiologique, réduisant leur survie dans la couche de surface (Arevalo et al., 2023). Ces populations peuvent donc être dépendantes de l'immigration de juvéniles ou d'adultes ou de l'advection larvaire en provenance des milieux externes (Wing et al., 2003; Carbines & McKenzie, 2004; Perrin et al., 2004; Corrochano-Fraile et al., 2024). Certaines populations présentent toutefois des adaptations pour maximiser la rétention locale et maintenir un renouvellement interne en évitant le transport passif par les courants et en favorisant la survie larvaire (Knutsen et al., 2007; Ciannelli et al., 2010). Finalement, dans les cas de succès de rétention locale et d'échanges limités avec les milieux côtiers externes, les fjords peuvent abriter des populations présentant un certain degré d'isolement et de différenciation génétique (Lawton et al., 2010; Rogers et al., 2014; Barth et al., 2017; Delaval et al., 2018). La connectivité des fjords est donc dépendante des barrières physiques et environnementales présentes, déterminant ainsi le niveau de productivité et le degré d'isolement des populations locales.

3. CHIMIE DES OTOLITHES COMME MARQUEUR DE LA CONNECTIVITÉ

Afin d'identifier les mouvements des poissons et la connectivité des populations, diverses techniques peuvent être utilisées. Les méthodes de marquage conventionnel, telles que les étiquettes pour le capture-marquage-recapture ou les étiquettes électroniques, incluant les technologies acoustiques et satellites, sont des outils efficaces pour identifier les déplacements individuels des poissons à fine échelle (Cadrin et al., 2014). Cependant, ces techniques sont souvent limitées aux individus adultes et aux juvéniles de grande taille et ne permettent donc généralement pas de faire le suivi des premiers stades de vie et d'identifier

les sources natales des individus (Gillanders, 2009). De plus, chez plusieurs poissons de fond ayant une vessie natatoire, les barotraumatismes sont trop importants lors de la remontée à la surface pour permettre la survie des poissons marqués (Starr et al., 2000). L'utilisation de marqueurs naturels, tels que la morphométrie, les caractéristiques méristiques, la génétique, la faune parasitaire et les marqueurs chimiques, peut fournir des méthodes alternatives et complémentaires efficaces pour combler ces lacunes (Gillanders, 2009; Cadrin et al., 2014). Parmi celles-ci, l'utilisation des otolithes comme enregistreurs naturels permet de compléter ces techniques en fournissant des informations sur les migrations des individus sur l'ensemble de leur cycle de vie (Campana, 1999; Elsdon et al., 2008; Sturrock et al., 2012).

Les poissons téléostéens possèdent trois paires d'otolithes dans l'oreille interne qui servent à l'audition et l'équilibre (Popper et al., 2005). Ils sont principalement formés de carbonate de calcium fixé à une matrice organique non-collagène (Campana, 1999). La biominéralisation du carbonate de calcium dans l'otolithe s'effectue progressivement à tous les jours sur la partie externe de l'otolithe, et ce, sur l'ensemble de la vie des poissons, dès la fin du stade embryonnaire. L'accumulation quotidienne, associée aux variations diurnes et saisonnières de croissance, forment des anneaux qui permettent d'effectuer la lecture d'âge et estimer la croissance des individus (Campana & Thorrold, 2001).

De plus, certains éléments mineurs (> 100 ppm) ou traces (< 100 ppm) de l'eau environnante se fixent à la matrice de l'otolithe au fil de sa croissance, de la naissance à la mort du poisson (Panfili et al., 2002; Hüsey et al., 2021). Puisque ces concrétions calcaires sont acellulaires et métaboliquement inertes, tous les composés et les éléments qui s'incorporent dans les otolithes y demeurent de façon permanente (Campana, 1999). Plusieurs facteurs, tant intrinsèques qu'extrinsèques, peuvent influencer l'incorporation de ces éléments dans l'otolithe (Izzo et al., 2017; Hüsey et al., 2021). En effet, les éléments traces et mineurs contenus dans l'eau passent dans le plasma sanguin via les intestins ou les branchies, pour finalement atteindre l'endolymphe, le liquide dans lequel baignent les otolithes et duquel la biominéralisation se produit (Campana, 1999). Ainsi, certains facteurs physiologiques comme l'ontogénie, la croissance, le régime alimentaire ou la maturation

peuvent influencer la biominéralisation de l'otolithe (Izzo et al., 2017; Hüsey et al., 2021). Cependant, plusieurs éléments comme le strontium, le baryum, le lithium et le manganèse ont des concentrations hétérogènes dans l'eau en fonction de la salinité, de la température ou de la concentration en oxygène et semblent moins influencés par les processus physiologiques (Sturrock et al., 2012; Hüsey et al., 2024). Ces éléments se trouvent ainsi en différentes concentrations dans l'otolithe en fonction de leur concentration dans le milieu environnant, permettant de reconstituer l'histoire environnementale des poissons et donc d'agir comme marqueurs naturels des déplacements spatiotemporels des individus (Elsdon & Gillanders, 2003; Sturrock et al., 2012; Izzo et al., 2017). L'étude des éléments traces des otolithes comme marqueurs naturels est donc un outil performant pour retracer l'histoire de vie des poissons et pour identifier la connectivité des habitats (Reis-Santos et al., 2015; Pan et al., 2020), des contingents migratoires (Morissette et al., 2016; Hobbs et al., 2019; Vanalderweireldt et al., 2019; Gauthier et al., 2024), les origines natales des populations (Lazartigues et al., 2016; Gibb et al., 2017; Artetxe-Arrate et al., 2019; Coussau et al., 2023), l'origine et les déplacements d'espèces envahissantes (Morissette et al., 2021; Werner et al., 2023) et pour discriminer des stocks (Arkhipkin et al., 2009; Tanner et al., 2012; Tanner et al., 2016; Wright et al., 2018).

4. POISSONS DE FOND DU FJORD DU SAGUENAY

4.1 Le fjord du Saguenay dans le système du Saint-Laurent

L'estuaire du Saint-Laurent (Québec, Canada) est un vaste système dynamique qui se divise en trois grandes zones : l'estuaire fluvial en amont, dominé par les eaux douces, l'estuaire moyen, caractérisé par les eaux saumâtre de la zone de transition, et l'estuaire maritime marqué par une forte influence océanique et des eaux salines (Ingram & El-Sabh, 1990). L'estuaire maritime s'ouvre ensuite sur le golfe du Saint-Laurent qui agit comme une mer semi-fermée communiquant avec l'océan Atlantique par le détroit de Belle-Isle et le détroit de Cabot. L'estuaire maritime du Saint-Laurent est marqué par une stratification bien

définie pendant la saison estivale, comprenant une couche de surface moins salée (26-30 PSU), une couche intermédiaire froide (CIF) et salée (1-3 °C, 30-33 PSU) et une couche profonde d'eau très salée (33-35 PSU) alimentée par les courants du Labrador et du Gulf Stream (Galbraith, 2006; Galbraith et al., 2024). Au cours de la dernière décennie, un apport plus important des eaux chaudes et pauvres en oxygène du Gulf Stream a entraîné un réchauffement et une désoxygénation de la couche profonde de l'estuaire maritime et du golfe, avec des températures records atteignant 7 °C en 2022 (Claret et al., 2018; Jutras et al., 2020; Galbraith et al., 2024).

Le fjord du Saguenay est le tributaire le plus important du système du Saint-Laurent, se situant à la jonction entre l'estuaire moyen et l'estuaire maritime. Le fjord du Saguenay est une vallée glaciaire qui s'étend sur près de 120 km entre la rivière Saguenay et l'estuaire du Saint-Laurent. Il se distingue ainsi comme un fjord intracontinental, c'est-à-dire, qu'il ne se jette pas directement à un océan. Il comporte trois seuils qui le séparent en trois bassins distincts : un bassin interne en amont, qui comporte 75 % du volume total des eaux du fjord avec une profondeur maximale de 275 m, et deux plus petits bassins en aval, soit le bassin intermédiaire et le bassin externe (Drainville, 1968). Les deux seuils en amont sont à une profondeur de 120 m et 60 m, alors que le seuil à l'embouchure est peu profond à 20 m et limite ainsi les échanges avec l'estuaire du Saint-Laurent (Drainville, 1968; Schafer et al., 1990).

Le fjord du Saguenay présente deux masses d'eau distinctes typiques d'un système estuarien. Une couche mince (5 à 20 m) d'eau saumâtre (0,2 à 26,9 PSU) se situe en surface, chaude en été (16 à 18 °C) et froide en hiver (0 à 2 °C), qui s'écoule vers l'aval. Cette couche est séparée par une forte pycnocline d'une couche profonde d'eau salée (27,3 à 29,8 PSU) et froide (0,5 à 4 °C) se dirigeant vers l'amont (Drainville, 1995; Belzile et al., 2016). La couche de surface du fjord draine le bassin versant du Saguenay-Lac-Saint-Jean qui couvre un territoire d'environ 85 500 km² (Fortin & Pelletier, 1995). La masse d'eau profonde du Saguenay est plus complexe et varie selon les saisons (Bourgault et al., 2012; Belzile et al., 2016; Galbraith et al., 2018). Elle résulte d'un mélange d'eau douce provenant des affluents,

d'eau saumâtre de la couche de surface et d'environ 90 % d'eau de la CIF de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Xie et al., 2012; Delaigue et al., 2020). En effet, le fjord du Saguenay est sous l'influence de forts courants de marées semi-diurnes, dont chaque marée montante permet l'entrée des eaux froides, salées et oxygénées de la CIF par-dessus le seuil externe (Seibert et al., 1979; Bélanger, 2003; Bourgault et al., 2012). Cette entrée d'eau permet un renouvellement relativement rapide des eaux profondes du fjord. Belzile et al. (2016) estiment que le temps de renouvellement est de 1 à 3 jours dans le bassin externe, quelques semaines dans le bassin intermédiaire et entre 2 et 6 mois dans le bassin interne.

4.2 Pêche récréative hivernale dans le fjord du Saguenay

Grâce à ses caractéristiques hydrologiques uniques, le fjord du Saguenay abrite une biodiversité riche. L'ichtyofaune du fjord du Saguenay comprend 61 espèces de poissons, formant un assemblage de poissons d'eau douce, de poissons marins et d'espèces migratrices anadromes ou catadromes (Drainville, 1970; Mousseau & Armellin, 1995). Parmi celles-ci, cinq espèces sont principalement visées par une pêche récréative. Chaque hiver, une banquise recouvre la portion amont du fjord pour une période d'environ 2 mois permettant à une pêche récréative hivernale, plus couramment appelée pêche blanche, de prendre place (Gauthier, 2018). Cette pêche récréative est une activité populaire qui génère d'importantes retombées économiques régionales (Ménard et al., 2007). Elle se démarque au Québec par son ampleur et par la diversité des espèces capturées. Entre 1996 et 2020, la fréquentation annuelle moyenne des villages de pêche étaient d'environ 26 000 pêcheurs-jours par année avec une moyenne d'environ 1500 cabanes de pêche par année (MPO, 2024b). Les sites de pêche sont généralement divisés en deux sections, une zone près des berges visant les poissons pélagiques comme l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) et une zone plus au large visant les poissons de fond, soit principalement le sébaste atlantique (*Sebastes mentella*), la morue franche (*Gadus morhua*) et le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*). À l'hiver 2020, 60 % des cabanes étaient installées dans la section de poissons de fond (MPO, 2024b). L'augmentation en popularité de cette activité depuis les années 1980 a entraîné, en 1995, l'instauration d'un suivi des poissons de fond par le ministère Pêches et Océans Canada

(MPO) afin de produire des indicateurs de l'état de la ressource et s'assurer de la durabilité de cette pêche (Gauthier, 2018). Certaines connaissances demeurent toutefois à acquérir sur le renouvellement des stocks de ces espèces dans le fjord afin d'assurer une exploitation durable.

4.3 Sébaste atlantique

Le sébaste atlantique est une espèce longévive de la famille des Scorpaenidae, à croissance lente et maturité tardive, atteignant celle-ci vers 9 ou 10 ans (Gascon, 2003), et pouvant vivre jusqu'à 70 ans (Campana et al., 1990; Campana et al., 2016). Il se distribue généralement dans les eaux froides boréales de l'Atlantique Nord longeant les talus des bancs et des chenaux entre des profondeurs de 100 m et 700 m (Scott & Scott, 1988; Cadrin et al., 2010; Saha et al., 2017). Dans le fjord du Saguenay, il est observé à des profondeurs moindres, capturé en moyenne à 80 m (Gauthier et al., 2019). Bien qu'il coexiste avec le sébaste acadien (*Sebastes fasciatus*) dans le golfe et l'estuaire du Saint-Laurent (Benestan et al., 2021), les analyses génétiques confirment que le Saguenay est peuplé de sébaste atlantique, même si la présence de *Sebastes fasciatus* n'est pas exclue (Talbot et al., 1994; Roques et al., 2002; Valentin et al., 2014; Gauthier et al., 2020).

Contrairement à la majorité des poissons téléostéens du Saint-Laurent, le sébaste est une espèce ovovivipare, la reproduction s'effectuant par fécondation interne (St-Pierre & de Lafontaine, 1995). La fécondation a lieu à l'automne et les femelles portent les larves jusqu'à avril à juillet selon les régions (Ni & Templeman, 1985; Gascon, 2003). Les larves, pélagiques pendant 4 à 5 mois, se déplacent principalement sous l'influence des courants, mais peuvent effectuer des migrations verticales journalières entre 10 m et 30 m (Kenchington, 1991). À la suite de l'atteinte du stade juvénile, les individus migrent vers le fond à l'automne où ils y passent la majorité de leur vie adulte, les juvéniles se trouvant dans des habitats généralement moins profonds que les adultes (Drevetnyak & Nedreaas, 2009; Planque et al., 2013). Aux stades juvéniles et adultes, des migrations verticales ont également été observées comme stratégie d'alimentation pour suivre les migrations de leurs proies

(Atkinson, 1989; Gauthier & Rose, 2002). La répartition distincte des écotypes, combinée aux variations génétiques et à la présence de plusieurs écotypes dans l'Atlantique Nord, suggère que la dispersion et les migrations des individus sont globalement limitées (Benestan et al., 2021). Dans le golfe du Saint-Laurent, les sébastes effectueraient des migrations saisonnières, quittant le golfe par le détroit de Cabot en hiver pour y revenir au début de l'été (Morin et al., 1994; Power, 2003; Campana et al., 2007). Bien que les mécanismes exacts demeurent incertains, ces déplacements hivernaux vers le détroit de Cabot pourraient être liés à des besoins d'alimentation ou de reproduction (Senay et al., 2021).

Le taux de succès de recrutement du sébaste est très variable avec un recrutement caractérisé comme sporadique (Licandeo et al., 2020; Senay et al., 2021). Dans le golfe du Saint-Laurent, après de fortes cohortes dans les années 1980, les stocks de sébastes ont chuté drastiquement menant à la mise en place d'un moratoire en 1995 et un statut d'espèce menacée en 2010 (COSEPAC, 2010b). Cependant, trois cohortes exceptionnelles observées entre 2011 et 2013 ont provoqué une biomasse record, permettant la réouverture de la pêche en 2024 (Senay et al., 2021). Dans le fjord du Saguenay, ces fortes cohortes se sont manifestées dès 2014, avec un échouage important de sébastes sur les rives à Saint-Fulgence et des observations dans les relevés au filet maillant du MPO (MPO, 2021b). Cette même année, des sébastes juvéniles étaient également retrouvés dans la pêche hivernale à l'éperlan en faible profondeur et leur présence est devenue encore plus fréquente dans cette pêche en 2016 (Gauthier & Marquis, 2017). Depuis, les sébastes de ces cohortes sont retrouvés dans la pêche aux poissons de fond de manière importante depuis 2019 et la proportion des sébastes de moins de 25 cm a passé de 6 % en 2016, à 51 % en 2020 (MPO, 2021b).

4.4 Morue franche

La morue franche est une espèce d'une grande importance économique, historique et culturelle dans l'Atlantique Nord (Kurlansky, 1999; Rose, 2019). Cette espèce se distribue dans l'ensemble des plateaux continentaux et les eaux côtières de l'Atlantique Nord, étant associée à des températures allant de -0,5 °C à 10 °C (Scott & Scott, 1988). Le cycle de vie

de la morue franche peut varier grandement selon son aire de répartition (Rose, 2019). Dans le système du Saint-Laurent, la période de fraie a lieu d'avril à juin dans la couche de surface, puis les larves se retrouvent dans les 50 premiers mètres de la colonne d'eau pour s'alimenter de zooplancton (Ouellet et al., 1997). Au stade juvénile, les individus migrent vers les zones littorales peu profondes, privilégiant les habitats hétérogènes comme les herbiers marins ou les bancs côtiers (Lilley & Unsworth, 2014; Grabowski et al., 2018). Ces habitats jouent un rôle critique en tant que nourriceries, où les jeunes passent entre 1 et 4 ans avant de rejoindre des habitats plus profonds (Grabowski & Grabowski, 2019).

Les migrations de la morue franche ont été largement étudiées au niveau de ses différentes populations (Robichaud & Rose, 2004). Espèce connue pour ses migrations saisonnières, ses déplacements sont principalement dictés par les besoins alimentaires et les variations saisonnières de la température de l'eau (Rose, 2019). Les différentes populations présentent une diversité de patrons migratoires, allant de migrations de plusieurs centaines de kilomètres (Rose, 1993; D'Avignon & Rose, 2013), à des comportements résidents (Neat et al., 2006; Le Bris et al., 2013) et au principe de « homing », soit une fidélité au site de reproduction (Lindholm et al., 2007; Bergstad et al., 2008; Tamdrari et al., 2012). Les comportements résidents tendent généralement à se développer dans les zones où les sites de fraie, de nourricerie et d'alimentation sont proches les uns des autres et ne présentent pas de conditions saisonnières difficiles (Neat et al., 2006; Neuenfeldt et al., 2013). Selon Robichaud & Rose (2004), 44 % des populations de morues seraient des populations résidentes.

Dans le golfe du Saint-Laurent, les individus effectuent des migrations saisonnières bien documentées tant pour le stock du nord du golfe que celui du sud. Ils fraient et s'alimentent dans les eaux côtières de Terre-Neuve, du détroit de Belle Isle, de la côte nord du Québec ou dans le plateau du sud du golfe, puis hivernent dans les chenaux profonds à partir de novembre (Campana et al., 1999; Méthot et al., 2005; Yvelin et al., 2005). Une partie des individus du nord du golfe présente toutefois un comportement résident (Le Bris et al., 2013). Dans le Saguenay, les morues se distinguent par des comportements adaptés

aux conditions locales. Contrairement aux morues du golfe, qui ne s'alimente pratiquement pas pendant l'hiver (Schwalme & Chouinard, 1999), la population du Saguenay a la particularité de pouvoir s'alimenter sur l'ensemble de l'année, ce qui lui donne des indices de conditions meilleurs que celle du golfe (Lalancette, 1984; Richard, 1997; Gauthier et al., 2019).

4.5 Flétan du Groenland

Le flétan du Groenland, communément nommé turbot, est un poisson plat circumpolaire d'eaux froides de l'ordre des Pleuronectiformes pouvant atteindre une longueur de 1,2 m et un poids de 25 kg (Scott & Scott, 1988). Il se distribue dans les eaux froides (-0,5 °C à 6 °C) des talus et des plateaux continentaux entre 130 et 1600 m de profondeur (Scott & Scott, 1988; Bowering & Nedreaas, 2000). Les flétans du Groenland de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent occupent des eaux globalement moins profondes et plus chaudes qu'ailleurs en Atlantique Nord (MPO, 2021a). C'est une espèce à croissance lente et atteignant rarement plus de 20 ans (Gregg et al., 2006; Cooper et al., 2007; Albert, 2016). D'autres études indiquent cependant que cette espèce peut atteindre occasionnellement 30 à 50 ans (Treble et al., 2008; Dwyer et al., 2016; Brogan et al., 2021). La taille à laquelle 50 % des individus atteignent la maturité sexuelle (L_{50}), dans le Saint-Laurent, est à 31 cm pour les mâles et 37 cm pour les femelles (Gauthier et al., 2021).

Le flétan du Groenland du Saint-Laurent se reproduit en hiver entre janvier et mars dans la partie profonde entre le chenal Laurentien et d'Esquiman (Bowering, 1982; Ouellet et al., 2011; Ghinter et al., 2023). Les œufs sont produits dans la couche mésopélagique à environ 300 m et, en épuisant leurs réserves vitellines, les larves remontent dans les 100 à 200 premiers mètres de la colonne d'eau pour se nourrir d'organismes pélagiques (Simonsen et al., 2006; Domínguez-Petit et al., 2012; Ghinter et al., 2023). Les larves se retrouveraient alors dans les 50 premiers mètres lors des 4 premiers mois de vie, où elles sont transportées passivement vers les nourriceries par les courants (Sohn et al., 2010; Ouellet et al., 2011). Elles passent par la suite de la phase pélagique à la phase benthique lors de la métamorphose.

Au stade juvénile, entre 1 et 2 ans, les flétans du Groenland deviennent plus sédentaires dans les principales nourriceries, se situant généralement à des profondeurs moindres que l'habitat des adultes (Bowering & Nedreaas, 2000; Ait Youcef et al., 2013; Wheeland & Morgan, 2020). Dans le Saint-Laurent, l'estuaire maritime serait la nourricerie primaire, alors que le nord de l'île d'Anticosti serait la nourricerie secondaire (Ait Youcef et al., 2013; Bassi et al., 2023b; Chamberland & Benoit, 2024).

La migration non complète de son œil ainsi que son corps allongé permettent à cette espèce d'avoir d'excellentes capacités natatoires pour un poisson plat (Albert et al., 2011). Se nourrissant principalement d'espèces pélagiques (Giraldo et al., 2018; Gauthier et al., 2019), le flétan du Groenland effectue fréquemment des migrations verticales et passeraient de 10 à 25% de son temps dans la colonne d'eau (Vollen & Albert, 2008; Albert et al., 2011). Chez les populations de l'Atlantique Nord, en plus de la migration ontogénique vers les profondeurs lorsque les individus vieillissent (Bowering & Nedreaas, 2000; Ait Youcef et al., 2013; Wheeland & Morgan, 2020), deux grandes classes de comportements migrateurs sont généralement observées, soit des individus résidents et des individus effectuant des migrations saisonnières, pouvant parfois aller jusqu'à plus de 2500 km (Boje, 2002; Hussey et al., 2017; Barkley et al., 2018; Vihtakari et al., 2022). Ces migrations saisonnières seraient principalement le résultat de déplacements entre les aires d'alimentation et les sites de reproduction, mais ne seraient toutefois pas effectuées systématiquement à chaque année (Boje, 2002; Boje et al., 2014). Ces grandes migrations, en plus de la longue période de dérive larvaire, engendrent une faible structure de population dans l'Atlantique nord-ouest (Vis et al., 1997; Roy et al., 2014; Westgaard et al., 2017; Ferchaud et al., 2022). Les études génétiques récentes indiquent toutefois que les individus du Saint-Laurent et du Saguenay seraient isolés génétiquement des autres individus de l'Atlantique (Carrier et al., 2020; Ferchaud et al., 2022).

4.6 Connectivité des populations de poissons de fond du fjord du Saguenay

Les caractéristiques particulières du fjord ont mené plusieurs auteurs à étudier le recrutement des populations de poissons dans le Saguenay. En effet, des différences phénotypiques dans la faune parasitaire (Arthur & Albert, 1993), dans la morphométrie (Valentin et al., 2014) et dans la composition élémentaire des otolithes en solution (Campana et al., 2007; Sévigny et al., 2009) et de la marge des otolithes (Bassi et al., 2023a; Coussau et al., 2023) indiquent que le sébaste atlantique, la morue franche et le flétan du Groenland du fjord y passeraient la majorité de leur cycle de vie. Cependant, les études génétiques sur les populations de ces trois espèces dans le Saguenay ont confirmé qu'elles ne sont pas distinctes génétiquement des populations du Saint-Laurent (Sévigny et al., 2009; Valentin et al., 2015; Carrier et al., 2020). De plus, les données ichthyoplantoniques disponibles indiquent qu'il n'y aurait pas d'évidence de rétention ni de recrutement larvaire dans le fjord pour ces espèces (Sirois et al., 2009; Bui et al., 2012). Le fjord serait une zone de production larvaire pour le sébaste et la morue, mais pas une zone de rétention, puisqu'aucune larve de plus de 4 jours n'y a été capturée (Sirois et al., 2009).

L'ensemble de ces études met ainsi en évidence que les individus de ces trois espèces retrouvés dans le Saguenay seraient en fait des populations puits de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent (Sirois et al., 2009; Bui et al., 2012). Une migration des juvéniles ou une advection des larves s'effectueraient ainsi depuis le Saint-Laurent et les individus demeureraient dans le fjord par la suite. Le recrutement de ces espèces dépendrait donc de l'extérieur du Saguenay et serait imprévisible, ce qui peut les rendre vulnérables à l'exploitation. La compréhension du recrutement de ces trois espèces exploitées dans le fjord est d'autant plus importante considérant que la population de morue franche du sud du golfe du Saint-Laurent a un statut d'espèce en voie de disparition (COSEPAC, 2010a), et que le flétan du Groenland et le sébaste atlantique sont commercialement exploités dans le golfe (Gauthier et al., 2021; DFO, 2024a).

5. OBJECTIFS

L'objectif général de ce projet est de déterminer la connectivité entre le fjord du Saguenay et l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent pour les principales espèces de poissons de fond exploitées par la pêche récréative hivernale au Saguenay à l'aide de l'analyse des éléments traces des otolithes. Précisément, l'étude vise en premier lieu à déterminer à quel moment dans leur cycle de vie le sébaste atlantique, la morue franche et le flétan du Groenland entreraient dans le fjord du Saguenay, puis à vérifier si ces populations sont résidentes du fjord ou si des contingents qui migrent entre le Saguenay et le Saint-Laurent existent. Finalement, considérant les changements observés dans l'écosystème du Saint-Laurent au cours des dernières décennies, ces mêmes analyses ont également été effectuées sur les otolithes d'individus pêchés à la fin des années 2000 afin d'évaluer la stabilité des patrons migratoires au cours des deux dernières décennies.

Il est attendu que les environnements chimiques distincts du fjord du Saguenay et de l'estuaire du Saint-Laurent se traduisent par des signatures chimiques différenciées, permettant de déterminer les transitions des poissons entre les deux milieux. Sur la base des études antérieures mentionnées, nous émettons l'hypothèse que la plupart des individus pénètrent tôt dans leur cycle de vie dans le fjord et y résident ensuite à long terme, correspondant à la dynamique source-puits précédemment suggérée pour ces populations.

CHAPITRE 1

CONNECTIVITY BETWEEN THE SAGUENAY FJORD AND THE ST. LAWRENCE ESTUARY OF GROUND FISH POPULATIONS EXPLOITED BY A WINTER RECREATIONAL FISHERY

1.1 INTRODUCTION

Understanding the connectivity of marine fish populations is a key element for the sustainable management of fisheries resources and for the development of effective conservation strategies (Cowen et al., 2007; Carr et al., 2017). Connectivity refers to the exchange of individuals between geographically distinct populations or sub-populations (Secor, 2015). Such exchanges take the form of either passive movements during the larval and egg stages, primarily dependent on physical oceanic processes (Cowen & Sponaugle, 2009; Woodson et al., 2012; White et al., 2019), or active migrations during the juvenile and adult stages driven by biological factors such as foraging, predator avoidance, and reproduction (Nathan et al., 2008; Chapman et al., 2012a; Secor, 2015; Cooke et al., 2022). Population dynamics are therefore shaped by the local recruitment rate and the contributions of external populations (Kritzer & Sale, 2006; Cowen et al., 2007). These exchanges influence genetic diversity and the resilience of marine ecosystems, making connectivity a crucial factor in their ability to adapt to climate change and anthropogenic pressures (Hastings & Botsford, 2006; Cowen & Sponaugle, 2009; Secor, 2015).

Fjords are unique ecosystems where geology and hydrography strongly influence the connectivity of populations they support (Syvitski et al., 1987; Knutsen et al., 2007; Bradbury et al., 2009). These glacial valleys flooded by marine waters are typically characterized by internal sills and estuarine circulation (Farmer & Freeland, 1983). Fjords can play a crucial role in population connectivity, sometimes serving as refuges, spawning grounds and

nurseries for various fish species (Marteinsdottir et al., 2000; Bustos et al., 2007; Gundersen et al., 2013). However, the presence of shallow sills at their mouth and pronounced stratification can limit exchanges with surrounding marine environments (Allen & Simpson, 1998; Howe et al., 2010). As a result, the connectivity of fjords is determined by physical and environmental barriers, influencing local productivity and the degree of isolation of populations (Asplin et al., 1999; Knutsen et al., 2007; Ciannelli et al., 2010; Corrochano-Fraile et al., 2024).

The Saguenay Fjord (Canada) is a typical fjord system, characterized by a shallow 20 m sill at its mouth, which separates it from the St. Lawrence estuary (Drainville, 1968). A brackish surface layer forms a strong pycnocline with deeper, cold, saline waters (Belzile et al., 2016) and, combined with the external sill, may restrict connectivity between Saguenay populations and the broader Estuary and Gulf of St. Lawrence system. However, the Saguenay Fjord experiences relatively rapid renewal, with a turnover rate of 1 to 3 days for the lower basin and 2 to 6 months for the upper basin (Belzile et al., 2016; Galbraith et al., 2018), possibly facilitating exchanges between the two ecosystems (Asplin et al., 1999).

Atlantic redfish (*Sebastes mentella*), Atlantic cod (*Gadus morhua*) and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) are the three main groundfish species targeted by winter recreational fishing in the Saguenay Fjord (DFO, 2024b). Each winter, the head of the fjord is covered by pack ice for about two months, allowing winter recreational fishing, more commonly known as ice fishing, to take place. The growing popularity of this activity since the 1980s led to the introduction of groundfish monitoring by Fisheries and Oceans Canada (DFO) in 1995 to provide indicators of the stock status and ensure the sustainability of this fishery (Gauthier, 2018). However, further research is needed to better understand the renewal rates of these species populations in the fjord.

Fish populations inhabiting the Saguenay Fjord have been the subject of several studies on their connectivity and degree of isolation with the St. Lawrence Estuary. Phenotypic differences in parasitic fauna (Arthur & Albert, 1993), morphometry (Valentin et al., 2014) and the elemental composition of dissolved otoliths (Campana et al., 2007; Sévigny et al.,

2009) and at otolith edges (Bassi et al., 2023a; Coussau et al., 2023) indicate that Atlantic redfish, Atlantic cod, and Greenland halibut spend the majority of their life cycle in the fjord. However, genetic studies of the Saguenay populations of these three species indicate that they are not genetically distinct from the St. Lawrence populations (Sévin et al., 2009; Valentin et al., 2015; Carrier et al., 2020; Ferchaud et al., 2022). Additionally, ichthyoplankton analysis reveals no evidence of larval retention and recruitment in the fjord for these species (Sirois et al., 2009; Bui et al., 2012). The fjord appears to function as a larval production zone for redfish, but not as a larval retention zone, as only newly released larvae were found and none survived beyond four days (Sirois et al., 2009).

Taken together, these findings suggest that the Saguenay fjord individuals of these three species would constitute sink populations of the Estuary and Gulf of St. Lawrence. Juvenile migration or larval advection would occur from the St. Lawrence, with individuals remaining in the fjord thereafter. Recruitment of these species would therefore depend on external sources and remain unpredictable, making them highly vulnerable to exploitation. Understanding their stock renewal mechanisms is especially important given that the Atlantic cod population from the southern Gulf of St. Lawrence is classified as endangered (COSEWIC, 2010) and that Greenland halibut and redfish are commercially exploited in the Gulf (Gauthier et al., 2021; DFO, 2024a). These conservation concerns also arise in the broader context of rapid environmental changes in the St. Lawrence system, including significant warming and declining oxygen concentrations in the deep waters (Claret et al., 2018; Jutras et al., 2020; Galbraith et al., 2024), as well as shifts in community composition (Brennan et al., 2016; Stortini et al., 2017), and notably an unprecedented increase in redfish biomass that led to the reopening of the commercial fishery in 2024 (Senay et al., 2021; DFO, 2024a).

Previous studies on the recruitment of groundfish in the Saguenay fjord have provided fundamental insights into the structure of these populations. However, the tools used based on phenotypic differences between populations do not provide direct information on migratory ecology and connectivity between the Saguenay Fjord and the St. Lawrence

Estuary. The use of otoliths as natural markers would complement this knowledge by providing information on the migrations of individuals throughout their life cycle (Campana, 1999; Elsdon et al., 2008).

Otoliths are calcified structures in the inner ear of bony fish. The biomineralization of calcium carbonate in the otolith occurs progressively each day, adding new layers on the outside throughout the fish's life (Campana, 1999). The daily accumulation, combined with diurnal and annual variations in growth, create rings used for age and growth estimation (Campana & Thorrold, 2001). Since these calcareous concretions are acellular and metabolically inert, all the compounds and elements they contain are permanently retained (Campana, 1999). Certain physiological factors, such as ontogeny, growth, diet, and maturation, can influence otolith biomineralization (Izzo et al., 2017; Hüsey et al., 2021). However, some elements, such as strontium, barium, lithium and manganese, have variable concentrations in water depending on factors such as salinity, temperature, and oxygen concentration, and are less influenced by physiological processes (Sturrock et al., 2012; Hüsey et al., 2024). These elements are thus found at varying concentrations in the otoliths, reflecting their concentration in the surrounding environment and allowing the reconstruction of the fish environmental history and serving as natural markers of their spatiotemporal movements (Elsdon & Gillanders, 2003; Sturrock et al., 2012; Izzo et al., 2017).

Given the established chemical differences between the Saguenay and the St. Lawrence, both in whole dissolved otoliths (Campana et al., 2007; Sévigny et al., 2009; Lazartigues et al., 2016) and at the otolith edges (Bassi et al., 2023a; Coussau et al., 2023), analyzing otolith chemical signatures along a transect would allow identification of fish movements between these ecosystems. The overall objective of this study is to determine the connectivity between the Saguenay Fjord and the St. Lawrence Estuary of the main groundfish species exploited by the winter recreational fishery using otolith trace element analysis. Specifically, the study aims to determine when Atlantic redfish, Atlantic cod, and Greenland halibut enter the fjord system during their ontogeny, and whether the populations are resident in the fjord or migrate between the Saguenay and the St. Lawrence Estuary.

Finally, given the changes observed in the St. Lawrence ecosystem in recent decades, otoliths from individuals captured in the late 2000s were also analyzed to assess the stability of migratory patterns over the past two decades. Based on the previous studies mentioned, we hypothesize that most individuals enter the Saguenay Fjord early in their life cycle and then reside there long-term, corresponding to the source-sink dynamics previously suggested for these populations.

1.2 METHODS

1.2.1 Study area

The Saguenay Fjord, 120 km long between Saint-Fulgence and Tadoussac, is separated from the St. Lawrence Estuary by a 20 m-deep sill that limits exchanges between the two environments (Drainville, 1968; Schafer et al., 1990) (Fig. 1). The fjord comprises three basins separated by sills, with the upper basin accounting for approximately 75 % of the total volume and reaching a maximum depth of 275 m. It is characterized by a strong pycnocline that separates a thin surface layer (5 to 20 m) of brackish water (0.2 to 26.9 PSU), warm in summer (16 to 18 °C) and cold in winter (0 to 2 °C), from a thick deep layer of salty and cold water (28 to 31 PSU; 0.5 to 4 °C) (Belzile et al., 2016). The fjord remains well oxygenated due to the rapid renewal of its deep waters, driven by the inflow of the cold intermediate layer (CIL) from the St. Lawrence Estuary. This renewal occurs above the fjord mouth sill during each rising tide cycle (Bourgault et al., 2012; Belzile et al., 2016; Galbraith et al., 2018).

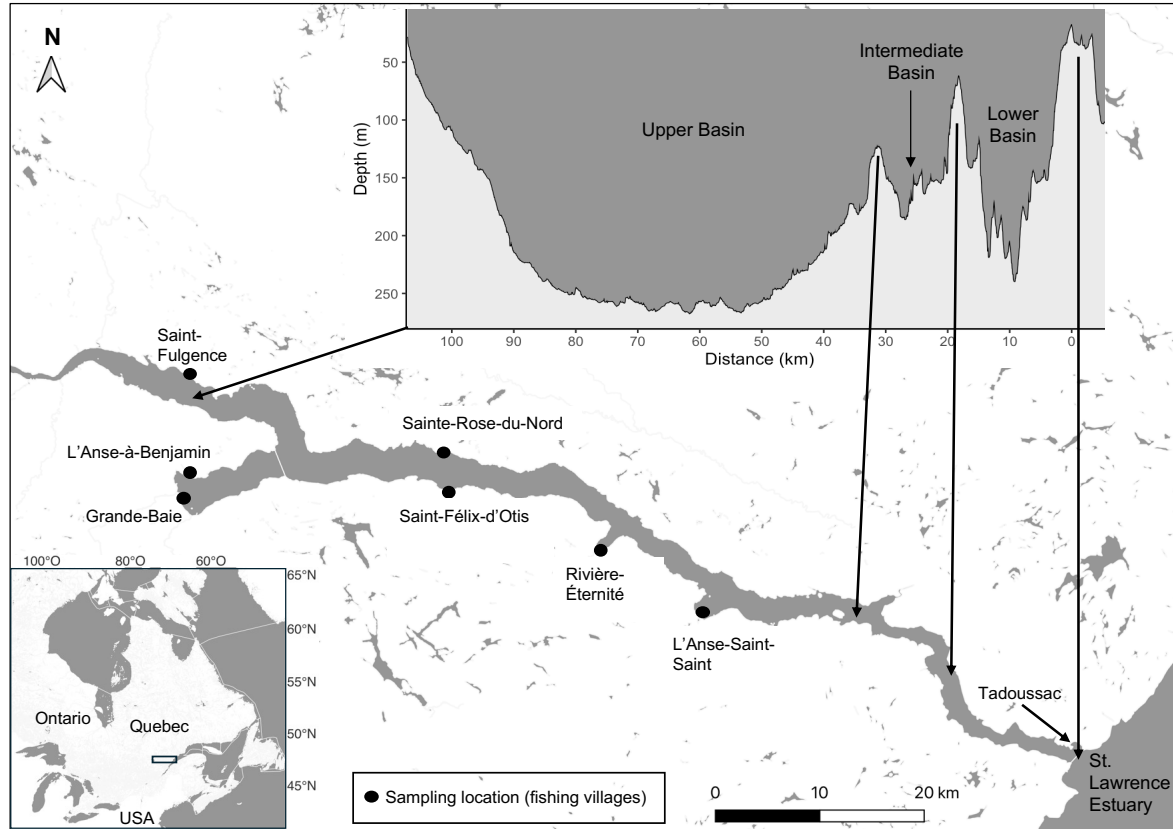


Figure 1. Sampling locations from the main fishing villages on the pack ice of the Saguenay Fjord with the longitudinal bathymetry of the fjord.

1.2.2 Sampling

Fish were collected by anglers from the main fishing villages on the pack ice of the Saguenay Fjord during the winters of 2008 and 2023 for Atlantic redfish and Atlantic cod, and during the winters of 2008, 2009 and 2023 for Greenland halibut (Fig. 1). The fishing season ran from early January to early March. The total length of each fish was measured and the fish heads were kept frozen until the otolith extraction in the laboratory. Fifty fish per species and per decade were randomly selected from the catches. As redfish are a long-lived species, in 2023 we selected individuals from the 2011–2014 cohorts to allow comparison between recently abundant cohorts and the older cohorts represented by redfish collected in 2008.

Table 1. Number of individuals, mean, minimum and maximum total length and age per species and sampling year. Age readings for Greenland halibut were not performed due to difficulties in obtaining consistent age and growth estimates in past studies (Treble et al., 2008; Albert, 2016; Badaev et al., 2023).

Species	Sampling year	N	Total length (cm)			Age (years)		
			Mean	Min	Max	Mean	Min	Max
Atlantic redfish (<i>Sebastes mentella</i>)	2023	50	22.7	15.9	29.2	10.5	8	12
	2008	45	30.3	22.5	36.2	23.3	19	26
Atlantic cod (<i>Gadus morhua</i>)	2023	50	47.5	29.2	75.8	5.8	3	13
	2008	45	46.9	33.7	70.7	5.4	3	9
Greenland halibut (<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>)	2023	46	44.1	30.7	55.4			
	2009	34	43.4	37.0	58.3			
	2008	9	39.1	28.4	48.7			

1.2.3 Otolith preparation

The sagittal otoliths were extracted, cleaned of organic tissues, rinsed three times with ultrapure water, dried under a laminar flow fume hood for 24 h and stored in plastic vials. All the tools used were cleaned under nitric acid (10 %) and rinsed with ultrapure water before use to avoid contamination. For each fish, the right otolith was used for the analysis, unless it was damaged, in which case the left one was used. Otoliths were embedded in epoxy resin (Miapoxy 95 and Miapoxy 100, Freeman, OH, USA) and sectioned transversely through the core using a slow-speed diamond-bladed saw (IsoMet saw; Buehler, IL, USA) to form 600 µm thick sections. To expose the core and obtain a smooth surface, the transverse sections were polished on both sides using different grades of aluminum oxide polishing papers (3M Wetordry™ #400, #1200, 5M, and 1M). The sections were mounted randomly on petrographic slides with thermoplastic glue (Crystalbond™ 509 Aremco™ products, NY,

USA). The slides were sonicated in ultrapure water 5 min. and dried under a laminar flow fume hood for 24 h.

1.2.4 Analysis of trace elements

Trace element concentrations were determined by laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry (LA-ICP-MS; Resolution S-155 Excimer 193 nm ArF laser coupled to an Agilent model 7900 ICP-MS), at LabMaTer, Université du Québec à Chicoutimi (UQAC). The ablated material transported from the ablation chamber by helium, with argon and nitrogen added for transport to the ICP-MS. Laser ablation was performed in a continuous line from one edge of the otolith to the other, passing through the core. The laser fluence was at 5 J cm^{-2} with a 30 Hz frequency, a beam diameter of $44 \text{ }\mu\text{m}$ and an ablation rate of $10 \text{ }\mu\text{m s}^{-1}$. Each ablation was preceded of a 30 s gas blank. Concentrations of 38 elements were measured: ^7Li , ^{11}B , ^{23}Na , ^{24}Mg , ^{25}Mg , ^{26}Mg , ^{27}Al , ^{29}Si , ^{31}P , ^{34}S , ^{39}K , ^{42}Ca , ^{43}Ca , ^{44}Ca , ^{55}Mn , ^{56}Fe , ^{57}Fe , ^{59}Co , ^{60}Ni , ^{61}Ni , ^{63}Cu , ^{65}Cu , ^{64}Zn , ^{66}Zn , ^{69}Ga , ^{75}As , ^{79}Br , ^{85}Rb , ^{86}Sr , ^{87}Sr , ^{88}Sr , ^{114}Cd , ^{120}Sn , ^{136}Ba , ^{137}Ba , ^{138}Ba , ^{202}Hg , ^{208}Pb . Prior to and following each LA-ICP-MS session and every 2 hours, approximately every 5 otoliths, a 60 s ablation was performed on four reference materials for calibration and correction of potential instrument drift. The standard materials employed were SRM-610 and SRM-612 glass from the National Institute of Standards and Technology (NIST) and MACS-3 and GP-4 materials from US Geological Survey (Lazartigues et al., 2014).

1.2.5 Age determination

For redfish and cod, age estimation was performed on the same transverse sections of the otoliths following LA-ICP-MS analysis. Age readings were conducted from the core to the dorsal edge of redfish otoliths and to the ventral edge of cod otoliths. Photographs of otolith sections were captured using a Leica M125C stereomicroscope and a Leica MC170HD camera, against a black background using reflected light. Adobe Photoshop CS2 was used to apply various filters to enhance contrast and clarify the reading. Annual increments were

defined as a series of transparent and opaque zones, with reading marks positioned at the edge of the opaque zone. The annuli were counted using the ObjectJ plugin (<https://sils.fnwi.uva.nl/bcb/objectj/>) of the ImageJ software (Schneider et al., 2012), which also calculates the distance between the increments. Age readings for Greenland halibut were not performed due to difficulties in obtaining consistent age and growth estimates in past studies (Albert et al., 2008; Treble et al., 2008; Albert, 2016; Badaev et al., 2023).

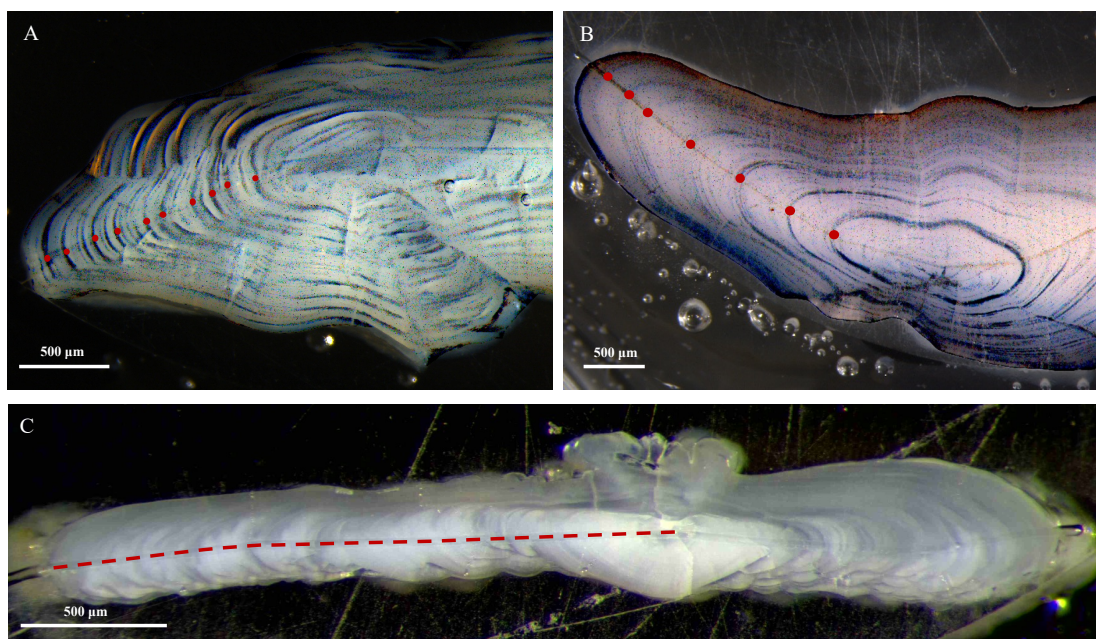


Figure 2. Transverse otolith section of *Sebastes mentella* (a) and *Gadus morhua* (b) with unsharp mask filter implemented in Adobe Photoshop and reading marks (red dots) on the laser transect. Complete laser transect (red line) of *Reinhardtius hippoglossoides* (c).

1.2.6 Data analysis

Elemental concentrations were determined by converting isotopic counts into parts per million (ppm) using NIST SRM-610 as reference material and otolith calcium (^{44}Ca) concentration of 38.02 % as the internal standard (Campana, 1999). The limit of detection (LOD) of the instrument was calculated as three times the standard deviation (SD) of the gas blank divided by the instrument's sensitivity. Elements below the LOD were excluded from the analysis. ^{43}Ca profiles were examined to identify the potential presence of irregularities

and cracks in the otolith. Based on previous studies in the St. Lawrence system (Campana et al., 2007; Sévigny et al., 2009; Bassi et al., 2023a; Coussau et al., 2023), we selected elements that notably vary within the otolith profile and among sampling location. Hence, ^{55}Mn , ^{23}Na , ^{88}Sr and ^{138}Ba were selected for Atlantic redfish, ^7Li , ^{88}Sr and ^{138}Ba for Atlantic cod and ^{24}Mg , ^{88}Sr and ^{138}Ba for Greenland halibut. To simplify, mass numbers are not presented in the following text (e.g. Mn instead of ^{55}Mn).

In the absence of age data for Greenland halibut, two statistical methods were used to determine habitat use patterns from transects: a yearly averaging approach applied to redfish, and cod and a split moving window (SMW) analysis applied to Greenland halibut. For redfish and cod, annuli positions were integrated with chemical data and distance from the core to adjust elemental concentrations proportionally to age. Mean concentrations of each element were calculated for each year of the fish life. The resulting elemental fingerprints were analyzed using Ward's hierarchical clustering analysis to group them by similarity, with the average silhouette width used as the criterion to determine the optimal number of groups. Analyses were conducted separately for each species and year of capture. Prior to all multivariate analyses, the trace element data were scaled to ensure equal weight for each element. Principal component analysis (PCA) was used to visualize the influence of element concentration on the clusters formed. The distribution of the formed groups along the profiles was visually assessed to determine the number and timing of habitat changes and to identify recurring patterns. A habitat change was defined as a transition from one cluster to another along the transect.

The full elemental profile was not analyzed for redfish caught in 2008. Due to their slow growth and longevity, redfish increment widths diminish significantly after 20 years (Campana et al., 2016), often necessitating a change in reading axis beyond the laser ablation transect after the first 10 years increments. Therefore, considering that the maximum age of redfish in 2023 was 12 years, only the first 12 years of life were analyzed for 2008 individuals for comparison purposes.

For Greenland halibut, a SMW analysis was conducted to detect discontinuities in habitat use patterns (Hedger et al., 2008; Morissette et al., 2016; Benchetrit et al., 2017; Gauthier et al., 2024). The algorithm consists of a "moving window" split into two halves to identify dissimilarities along the otolith profile. The concentration of each element selected for each transect profile was transformed into its principal components (PC). The number of principal components to be used was determined by eigenvalues equal to one (Quinn & Keough, 2002). Dissimilarities along the otolith profile were assessed by calculating the Mahalanobis distance on the principal components and the window width was set to 2/3 of the autocorrelation analysis (Webster, 1973). Significant positions of discontinuities were identified where the Mahalanobis distance was greater than the mean distance of the otolith profile plus one standard deviation. To avoid generating multiple adjacent boundaries, a minimum distance of 100 μm was set, and only the highest Mahalanobis value among adjacent values was retained. Between each boundary, the elemental signal was considered to represent the same habitat, and the mean concentration of each selected element was calculated.

The otoliths of Greenland halibut from 2008 and 2009 were combined to represent the 2000s decade and analyzed separately from the otoliths of 2023 Greenland halibut for multivariate analysis. Before combining the data, the inter-annual stability of the capture site fingerprint was assessed by comparing the concentrations at the edge of the last 50 μm of the otolith transect. Since the data did not meet the assumptions of normality and homogeneity of residual values, differences were tested using a Mann-Whitney U test. Due to a significant difference in Mg concentration between 2008 and 2009 (Appendix.1), the analysis was limited to Sr and Ba concentrations. As with the redfish and cod data, Ward's hierarchical clustering was performed on the mean concentrations of each segment produced by SMW in each decade.

To determine the timing of habitat changes, the relationship between the radius of the otolith used for the laser ablation and the total length of Greenland halibut was analyzed. Considering that the minimum size of individuals in this study was 29 cm, otoliths from

juveniles caught in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL), used in Bassi et al. (2023b), were included to refine the relationship at smaller sizes (Appendix. 2). All statistical analyses were conducted using R software (R Core Team 2022) and the SMW analysis was performed using the smw.R code (Rossiter, 2013).

1.3 RESULTS

1.3.1 Atlantic redfish (*Sebastes mentella*)

Using the mean concentration of Sr, Ba, Mn and Na for each life year of the redfish caught in 2023, totaling 570 annual profiles, two clusters were identified among the chemical fingerprints (labelled A and B) using the hierarchical clustering method (Fig. 3a). From the plot of the two first principal components of a PCA, cluster A was characterized by chemical signatures with high Ba and Mn concentrations but low Sr and Na concentrations, while the chemical signatures of cluster B were characterized by high Sr and Na concentrations and low Ba and Mn concentrations (Fig. 3a).

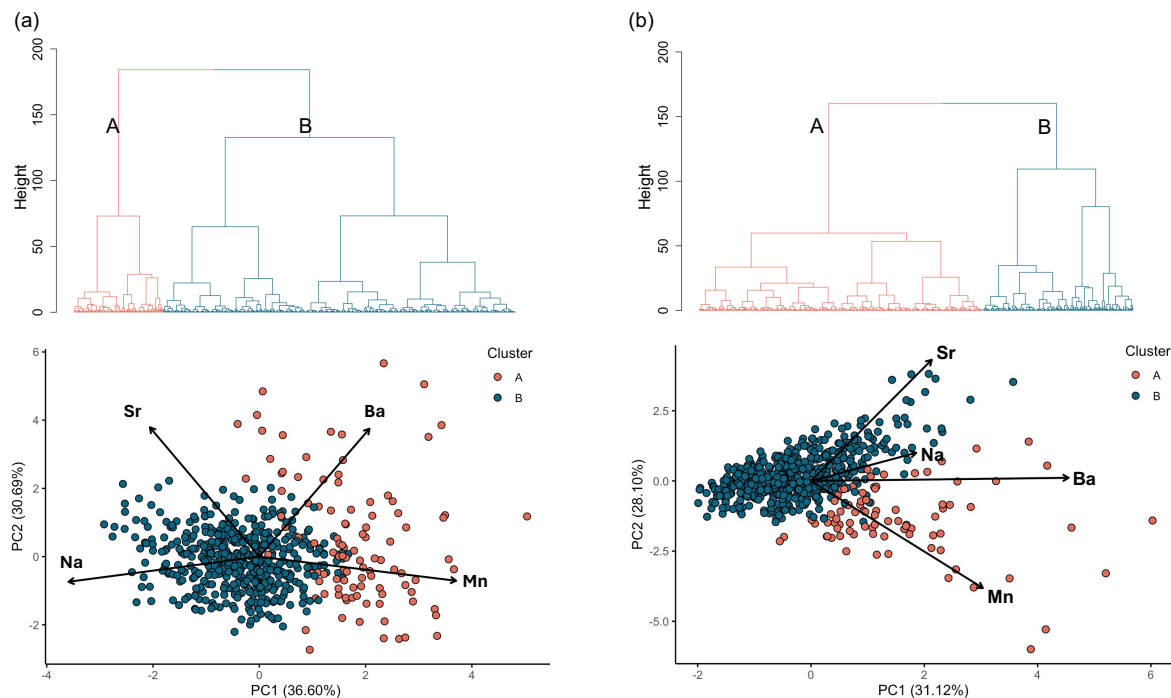


Figure 3. Hierarchical clustering analysis (Ward) on mean concentration of Na, Mn, Sr and Ba of each life year of redfish caught in 2023 (a) and 2008 (b). The dendrograms illustrate the two main clusters formed for each catch year. The two first principal components (PC) scores were plotted in the multivariate space according to their associated cluster.

Cluster distributions along the chemical transects were analyzed to identify habitat changes. For redfish caught in 2023, 96 % of the last segment, representing the last year of life, was in cluster B. Two main patterns were identified. The principal pattern observed was cluster A during the first years of life, followed by a transition to cluster B at an average of 1.8 years (± 0.9 years), with individuals remaining in cluster B for the rest of their life (Fig. 4a). This pattern was observed in 70 % of the redfish individuals (cluster pattern A-B). In 12 % of the individuals, an A-B-A-B cluster pattern was observed, with two shifts to cluster B occurring during the juvenile years (Fig. 4b). The first shift to cluster B occurred on average at 1.6 years (± 0.8 years) and the second at 4.1 years (± 1.6 years). This pattern occurred when Ba peaked at 5 ppm or more after the high concentrations in the first two years. Together, these two patterns accounted for 82 % of the individuals, with no other clear pattern observed in the remaining individuals.

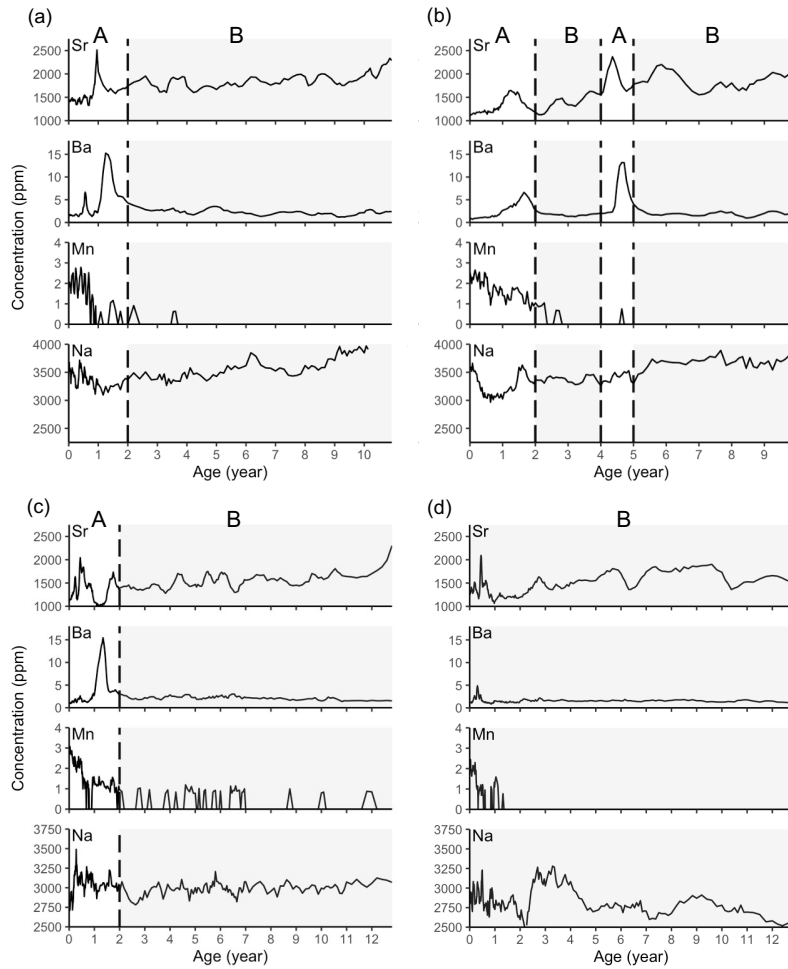


Figure 4. Trace element concentrations (Sr, Ba, Mn, Na) (in ppm) of typical profiles for each migration pattern of Atlantic redfish from the Saguenay Fjord caught in 2023 (a-b) and 2008 (c-d). Vertical lines represent the change from one cluster to the other, and capital letters represent the cluster assigned to the chemical fingerprint of each individual life year by hierarchical clustering.

For redfish caught in 2008, the hierarchical clustering method using Sr, Ba, Mn and Na concentrations on 585 annual profiles also allowed to identify two groups of chemical signatures (Fig. 3b). Similar to the 2023 redfish, fingerprints in cluster A had high Ba and Mn concentrations and low Sr concentrations, while fingerprints in cluster B had higher Sr and lower Ba and Mn concentrations (Fig. 3b). However, Na concentration did not vary between the two cluster signatures.

95.5 % of the last year analyzed, i.e. the 12th year of life, was classified in group B. The main pattern, observed in 58 % of the individuals, was an A-B pattern with a transition to cluster B in the first years of life at an average of 1.9 years (± 1.2 years) (Fig. 4c). The second pattern, observed in 26 % of the redfish caught in 2008, consisted of the entire chemical signature profile classified in cluster B (Fig. 4d). No other clear pattern was observed in the remaining 16 % individuals.

1.3.2 Atlantic cod (*Gadus morhua*)

For Atlantic cod, hierarchical clustering analysis and cluster patterns were very similar for individuals caught in 2023 and 2008. Li, Sr and Ba chemical signatures from each year of life (totaling 325 annual profiles in 2023 and 286 profiles in 2008) were separated into two clusters for both years of capture using Ward's hierarchical clustering method (Fig. 5). Chemical signatures with high concentrations of Li and Ba were assigned to cluster A, while those low concentrations in Li and Ba but high in Sr were assigned to cluster B (Fig. 5).

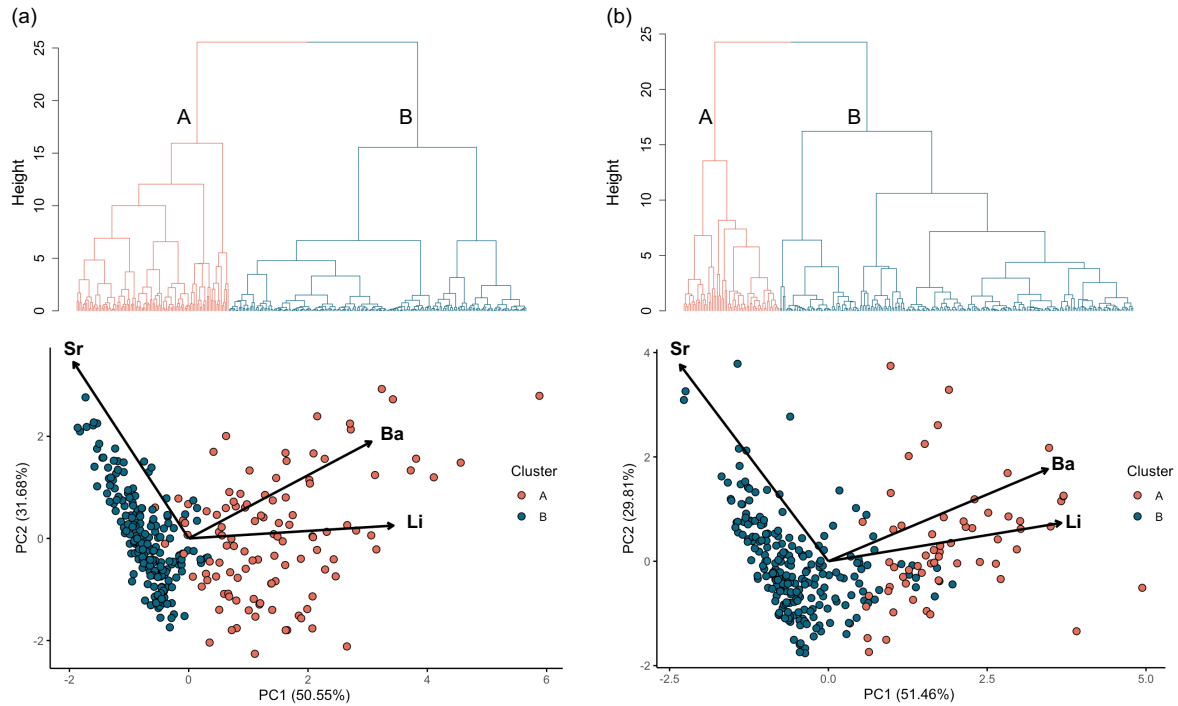


Figure 5. Hierarchical clustering analysis (Ward) on mean concentration of Li, Sr and Ba of each life year of Atlantic cod caught in 2023 (a) and 2008 (b). The dendrograms illustrate the two main clusters formed for each catch year. The two first principal components (PC) scores were plotted in the multivariate space according to their associated cluster.

In both 2023 and 2008, 100 % of the last segments were classified in cluster B. In 2023, a single cluster pattern was observed: 96 % of the individuals exhibited an A-B pattern, with the first two years (2.1 ± 0.5 years) in cluster A, followed by a transition to and residence in cluster B (Fig. 6a). The transition from cluster A to cluster B occurred when Ba and Li concentrations decreased significantly, with Li concentrations typically below 1 ppm and Ba below 2 ppm. The A-B pattern was also the main pattern observed in 2008, with 82 % of individuals with a transition from cluster A to B at an average of 1.6 years (± 0.6 years) (Fig. 6b). Additionally, 11 % of the Atlantic cod in 2008 had a chemical profile that was entirely classified in the B cluster (Fig. 6c).

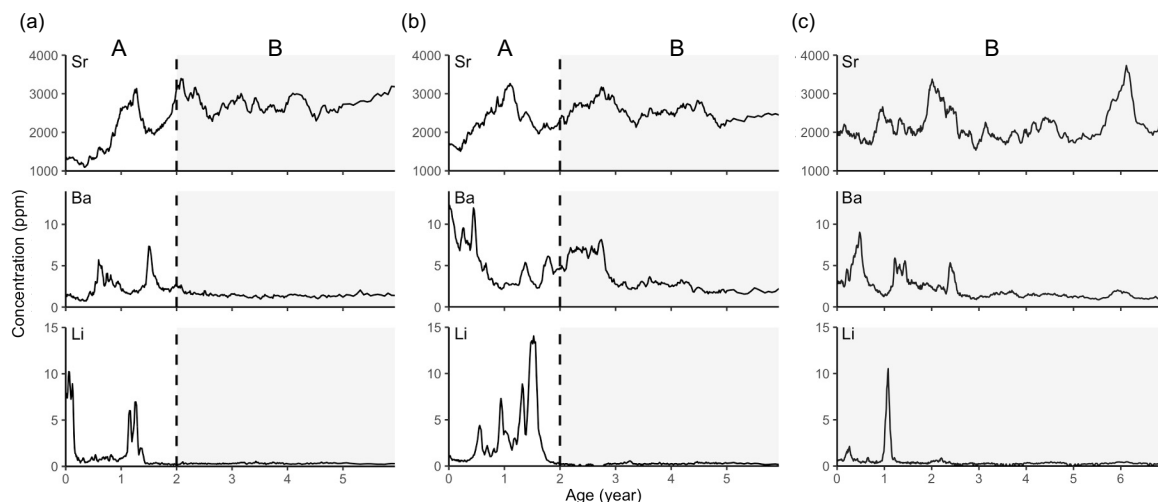


Figure 6. Trace element concentrations (Sr, Ba, Li) (in ppm) of typical profiles for each migration pattern of Atlantic cod from the Saguenay Fjord caught in 2023 (a) and 2008 (b-c). Vertical lines represent the change from one cluster to the other, and capital letters represent the clusters assigned to the chemical fingerprint of each individual life year by hierarchical clustering.

1.3.3 Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*)

SMW analysis was performed on the PCs of Mg, Sr and Ba concentrations for each individual Greenland halibut caught in 2023 separately. PC1 and PC2 together explained, on average, 85.92 % (± 5.65 %) of the variation. The window width of the SMW was determined individually according to the autocorrelation of the PCs and was, on average, 460 μm (± 212 μm) wide. The SMW analysis divided the transects into an average of 5.97 segments (± 1.57 segments) per individual, with a minimum of three and a maximum of nine segments, resulting in a total of 275 segments for the 46 individuals.

Clustering analysis was performed on the mean concentration of each element in each of these segments. Two distinct chemical signatures were identified (Fig. 7a). The PCA of the segment concentration means showed that chemical fingerprints highly concentrated in Ba and Mg were classified in cluster A, while chemical fingerprints more concentrated in Sr were classified in cluster B.

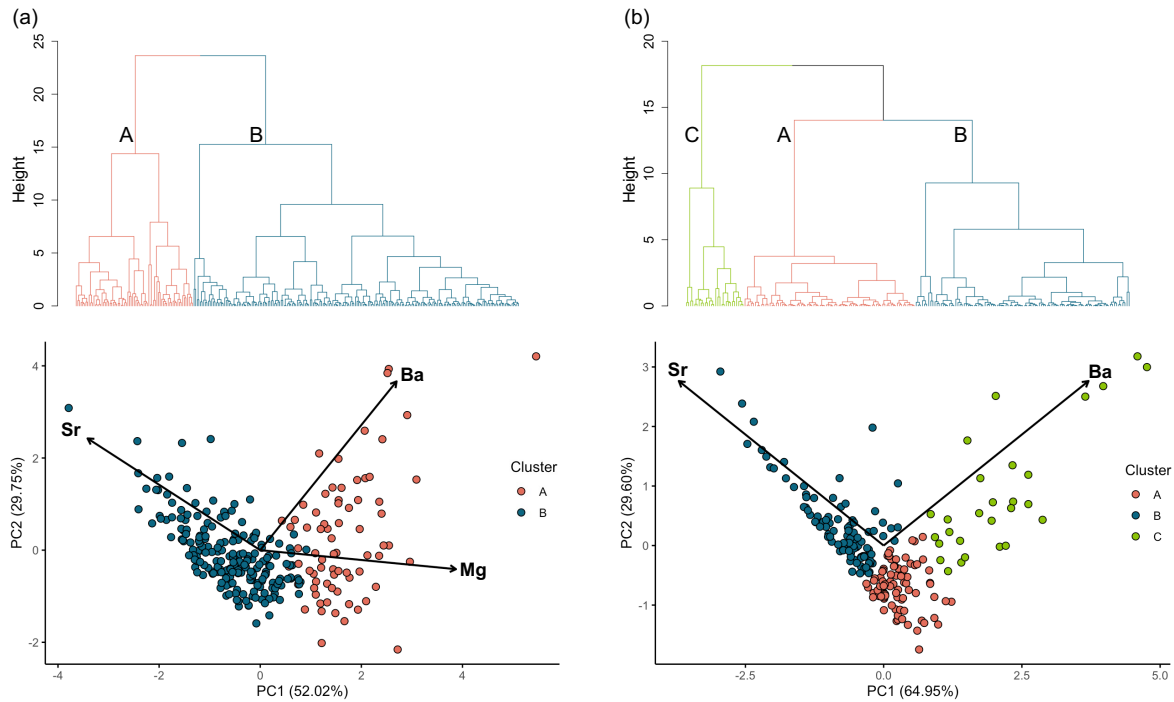


Figure 7. Hierarchical clustering analysis (Ward) on mean concentration of Mg, Sr and Ba of each life year of Greenland halibut caught in 2023 (a) and on mean concentration of Sr and Ba of each life year of Greenland halibut caught in 2008 and 2009 (b). The dendrograms illustrate the main clusters formed for each catch year. The two first principal components (PC) scores were plotted in the multivariate space according to their associated cluster.

Cluster distribution along individual transects showed that 82 % of the last segments formed by SMW analyses were classified in cluster B. With two adjacent segments that could be classified in the same cluster, a minimum of 0 and a maximum of 3 habitat transitions, from one cluster to another, were obtained for Greenland halibut caught in 2023, with an average of 1.2 transitions (± 0.72 transitions) per individual. A single recurrent pattern of transitions was observed (Fig. 8a). As with redfish and cod, the majority of individuals, 65.8 %, exhibited an A-B pattern, with a transition to cluster B at a mean distance of 539 μm ($\pm 219 \mu\text{m}$) from the core. Based on the relationship between otolith radius and total fish length (Appendix 2), this mean distance from the core suggests that the transition occurs when the fish is less than 10 cm in length. No other clear pattern was observed in the remaining individuals.

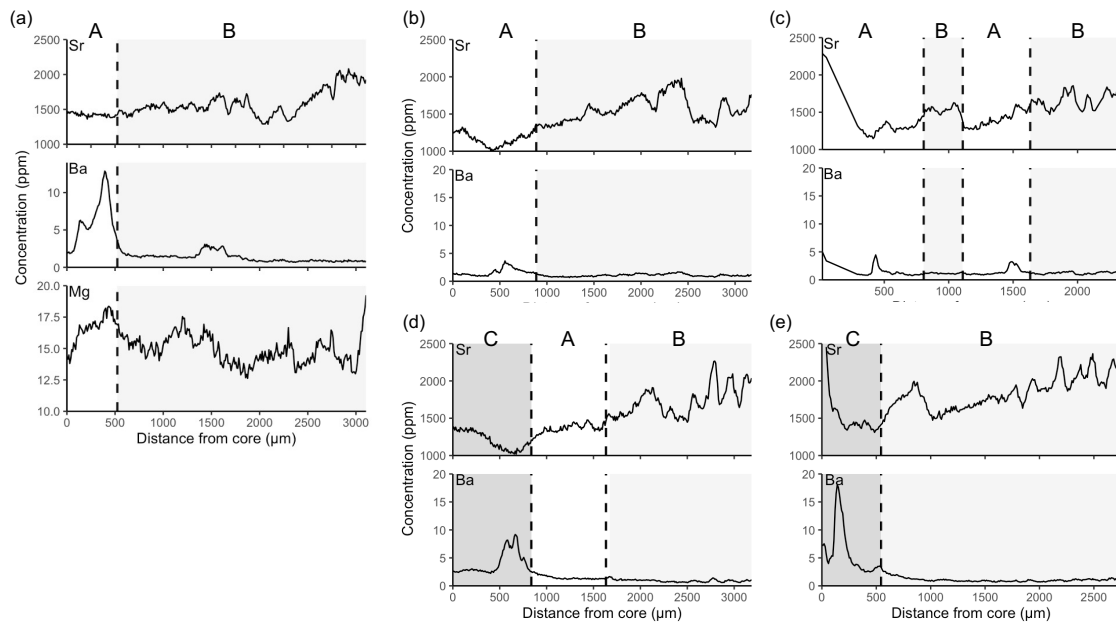


Figure 8. Trace element concentrations (Sr, Ba, Mg) (in ppm) by distance from the core (μm) of typical profiles for each migration pattern of Greenland halibut from the Saguenay Fjord caught in 2023 (a) and 2008-2009 (b-e). Vertical lines represent the change from one cluster to another, and capital letters represent the cluster assigned to the chemical fingerprint of each individual life year by hierarchical clustering.

SMW analyses were performed on Greenland halibut otoliths from 2008 and 2009 using Sr and Ba PCs. The average window width was $501 \mu\text{m}$ ($\pm 226 \mu\text{m}$), forming between three to nine segments per transect. On average, there were 4.95 segments per individual, totaling 213 segments across 43 individuals. The mean concentration of each of these segments was calculated and the resulting elemental fingerprints were used for hierarchical clustering analyses. The optimal number of clusters, determined by the "average silhouette width" criterion, was 2. Considering that 86.84 % of segments fell into the same cluster (regrouping clusters A and B together in Fig. 7b), sub-clusters within this main cluster were examined to explore finer-scale variations in the chemical signature. Thus, three different chemical signatures were considered, labeled A, B, and C.

Observation of the distribution of clusters along the transects showed that 88 % of the last segments were classified in cluster B, and the average number of transitions from one cluster to another within a transect was 2.05 transitions (± 1.21 transitions), with a minimum

of zero and a maximum of five. Four recurrent habitat patterns were identified. The main pattern observed was consistent with individuals captured in 2023, corresponding to a habitat pattern A-B, for 30 % of individuals (Fig. 8b). The transition from cluster A to cluster B occurred on average at a distance of 922 μm ($\pm 540 \mu\text{m}$) from the core. In 12 % of the individuals, an A-B-A-B pattern was observed (Fig. 8c). The first transition into the cluster occurred at a mean distance of 779 μm ($\pm 233 \mu\text{m}$) from the otolith core, and the second transition into cluster B occurred at a mean distance of 1535 μm ($\pm 351 \mu\text{m}$) from the core.

31 % of individuals had at least one segment of their chemical profile classified in cluster C, and these segments were all located in the first 1000 μm of the profiles (Appendix. 3). It was generally characterized by a higher Ba profile at the beginning of the transect, averaging 5 ppm compared to 2 ppm in transects beginning with cluster A. Two overall patterns were identified with the presence of the cluster C. For 23 % of the total individuals, a combination of segments classified in clusters A and C was located in the early part of the transect, with a final transition into cluster B at an average of 1617 μm ($\pm 337 \mu\text{m}$) from the otolith core (Fig. 8d). Cluster C was generally positioned before cluster A. Lastly, 9 % of individuals displayed a C-B profile, transitioning from cluster C to B at 750 μm ($\pm 220 \mu\text{m}$) from the core (Fig. 8e). Overall, 74 % of the individuals analyzed have profile ending with a stable cluster B signature, at the latest at 1955 μm from the otolith core, that would correspond to juveniles less than 30 cm in length (Appendix. 2).

1.4 DISCUSSION

1.4.1 Otolith elemental signatures

For the three species studied, the analysis of otolith trace elements allowed the identification of the chemical signature of the Saguenay Fjord. All of the identified cluster B were considered representative of the Saguenay signature, as on average 93 % of the last segments corresponding to the capture location (ranging from 82 % in Greenland halibut to 100 % in Atlantic cod) were assigned to cluster B, allowing the overall pattern to be clearly

identified. These signatures are mainly characterized by a low concentration of Ba in all three species, as well as Mn, Li and Mg in redfish, cod and Greenland halibut respectively. This is consistent with what has been observed in the chemical signature of the Saguenay Fjord in previous studies, with lower concentrations of all these elements in the Saguenay compared to the Estuary and the Gulf of St. Lawrence (Sévigny et al., 2009; Bassi et al., 2023a; Coussau et al., 2023). Moreover, the higher concentration of Na in cluster B of 2023 redfish is also coherent with the observed in fingerprint at the otolith edge of Saguenay redfish by Coussau et al. (2023) and in dissolved otoliths of Saguenay cod (Sévigny et al., 2009). The distinctive composition of otoliths across different zones can be attributed to a variety of interacting environmental and physiological factors, including variations in diet, growth rates, temperature, and salinity (Campana, 1999; Thomas et al., 2016; Izzo et al., 2017). In the case of the Saguenay Fjord, its distinct otolith signature likely reflects the unique physicochemical properties of its water masses compared to the St. Lawrence Estuary (Xie et al., 2012; Belzile et al., 2016; Delaigue et al., 2020), as observed with the differences in otolith chemistry identified in earlier studies. This supports the assumption that the Saguenay's chemical fingerprint is sufficiently distinct from the rest of the St. Lawrence system to allow reliable identification using otolith chemistry.

Because all fish in this study were caught in the upper basin of the fjord, the origin of the other identified chemical signatures remains uncertain. Three hypotheses can be considered: origin from the lower basin of the fjord, the St. Lawrence Estuary, or the Gulf of St. Lawrence. The A clusters identified in the three species are similar, characterized by lower concentrations of Sr and higher concentrations of Ba and Mn, Li and Mg in redfish, cod and Greenland halibut respectively. With the exception of Sr concentrations, the element concentrations measured in clusters A are comparable to those previously observed in individuals from the estuary and the gulf (Sévigny et al., 2009; Bassi et al., 2023a; Coussau et al., 2023). Thus, the identification of clusters A in the profiles most likely corresponds to the signature of the St. Lawrence, although the possibility that they originate from the lower basin of the fjord cannot be excluded.

The only major difference between the clusters identified in this study and the otolith signatures previously observed in the Saguenay Fjord and the St. Lawrence concerns Sr concentrations. In earlier studies, otoliths from Saguenay fish exhibited lower Sr concentrations compared to those from the St. Lawrence, whereas in this study, the highest Sr concentrations were observed in cluster B, associated with the Saguenay signature across all three species. However, by comparing the otolith edge concentration values reported by Coussau et al. (2023) and Bassi et al. (2023a), the mean otolith edge concentration of individuals from the Saguenay is less than 2000 ppm, which corresponds to the concentrations observed in cluster B of this study for Greenland halibut and redfish. Although Sr concentrations in cod cannot be directly compared to diluted values of Sévigny et al. (2009), it is likely that the same trend applies. Clusters A, which shows lower Sr concentrations, were almost entirely located at the beginning of the chemical transects, corresponding to the early life stages of the fish. Given that Sr concentration is known to correlate with salinity (Reis-Santos et al., 2013; Nelson et al., 2018; Hüseyin et al., 2021), a lower Sr concentration would be expected in the Saguenay due to its deep layer being less saline than the deep layer of the St. Lawrence Estuary. However, because the early life stages of the three studied species occur in surface waters, which are generally less saline, lower Sr concentrations would be expected in the early parts of the chemical transects (Albertsen et al., 2021). Indeed, larvae of the three species are found in the surface layer (Kenchington, 1991; Ouellet et al., 1997; Domínguez-Petit et al., 2012; Ghinter et al., 2023) and juveniles occupy coastal nurseries for cod (Lilley & Unsworth, 2014; Grabowski & Grabowski, 2019) and shallower habitats than adults for redfish (Planque et al., 2013) and Greenland halibut (Ait Youcef et al., 2013; Wheeland & Morgan, 2020). Therefore, the Sr concentration patterns observed in this study align with earlier findings, where lower Sr concentrations were typically recorded during early life stages due to the salinity characteristics of their habitats.

A third chemical signature was also identified in the Greenland halibut otolith transects from the 2000s. This signature, cluster C, is mainly characterized by a high concentration of Ba, generally above 3 ppm. Ba concentrations reflect almost exclusively

environmental availability, and high values are typically associated with freshwater and coastal environments (Bath et al., 2000; Elsdon & Gillanders, 2002; Hüsey et al., 2021). In the St. Lawrence system, a Ba gradient has already been observed in cod, Greenland halibut and redfish, with concentrations increasing from the fjord towards the eastern portion of the Gulf of St. Lawrence (Sévigney et al., 2009; Bassi et al., 2023a; Coussau et al., 2023). This third signature could therefore correspond to a water mass located further east in the St. Lawrence system. Ait Youcef et al. (2013) had previously identified two main nurseries for the St. Lawrence population: the St. Lawrence estuary as the main nursery and northern Anticosti Island. These observations are also supported by chemical analysis of otoliths, which has identified three natal sources for Greenland halibut in the St. Lawrence (Bassi et al., 2023a). Considering the previously identified Ba gradient in the system, it is therefore plausible that cluster C corresponds to individuals originating from areas further east within the system relative to cluster A.

1.4.2 Migration patterns

Atlantic redfish

The main migration pattern observed for redfish is an entry into the Saguenay Fjord at the age of approximately two years, followed by prolonged residency within the fjord. This timing corresponds to the age at which juvenile redfish were first observed in the Saguenay following the appearance of the strong 2011-2013 cohorts in the Gulf of St. Lawrence. In fact, these recent cohorts have been recorded in the Saguenay since 2013, when ~ 7 cm individuals were captured in the recreational pelagic fishery, found in the stomach contents of large redfish, observed during a stranding at the head of the fjord in 2014, and later detected in DFO gillnet surveys (Gauthier et al., 2019).

A second migratory pattern, involving movement between the Saguenay and the St. Lawrence, was also observed in redfish sampled in 2023. Since redfish reach sexual maturity relatively late, between 7 and 10 years old (Gascon, 2003), these movements likely occurred during the juvenile stage, as these shifts taking place during the first 6 years of life. This may

also imply that some individuals that visited the fjord as juveniles returned to the St. Lawrence without revisiting the fjord after. These individuals would therefore not be represented in our samples. This reoccurrence of cluster A later in the transects could also be explained by the presence of individuals visiting the lower Saguenay basin, where freshwater input is more substantial due to increased mixing with the surface layer (Belzile et al., 2016). However, no study to date has used the chemical signature of fish captured in the lower fjord basin to validate this hypothesis.

Overall, the migratory pattern of redfish in the Saguenay has remained stable over recent decades. Most individuals captured in 2008 also exhibited residency in the fjord around the age of two years. Only the first twelve years of life were analyzed to avoid ontogenetic shifts in chemical signatures, particularly the age-related increase in strontium incorporation as growth rates decline (Brown & Severin, 2009; Gauthier et al., 2024). Despite this limitation, the chemical profiles identified were broadly similar between individuals sampled in 2008 and those from 2023. The main difference was that the entire chemical profile of nearly a quarter of the 2008 individuals was attributed to the Saguenay signature. Considering the very low abundance of redfish larvae in the Saguenay and the limited larval retention (Sirois et al., 2009; Bui et al., 2012), these patterns may reflect an earlier arrival into the fjord, possibly during the first year of life.

Atlantic cod

Almost all cod showed a migratory pattern involving the arrival of juveniles in the Saguenay at around 2 years old, followed by residency in the fjord. Although cod are known to be a highly migratory species, resident populations are also frequently observed, particularly in areas where spawning, nursery, and feeding grounds are close together and do not present adverse seasonal conditions (Robichaud & Rose, 2004; Neat et al., 2006; Neuenfeldt et al., 2013). This appears to be the case in the Saguenay Fjord, where cod have been observed feeding year-round (Lalancette, 1984; Richard, 1997), unlike those in the St. Lawrence (Schwalme & Chouinard, 1999), along with the presence of gravid individuals (Lalancette, 1984; Richard, 1997), and a relatively stable water temperature (Belzile et al.,

2016). Moreover, the arrival of two year old cod in the Saguenay aligns with observations from the DFO gillnet surveys, which captures individuals between 20 and 30 cm each winter (Gauthier et al., 2019). The few cod caught in 2008 whose entire otolith profiles were assigned to the Saguenay signature may indicate an earlier arrival during their first year of life, as no local recruitment has been reported in ichthyoplankton surveys (Sirois et al., 2009; Bui et al., 2012).

Greenland halibut

The SMW analysis revealed areas of dissimilarity in the chemical profiles of Greenland halibut, suggesting potential zones of habitat change. Considering cluster B as the chemical signature of the Saguenay, only one clear pattern was observed in individuals caught in 2023: an early arrival in the Saguenay, followed by prolonged residency in the fjord. Similar to cod, the continued presence of juvenile Greenland halibut under 30 cm in DFO gillnet surveys in the fjord provides further support for this hypothesis (Gauthier et al., 2019). Ait Youcef et al. (2013) suggested that Greenland halibut from the Gulf of St. Lawrence remain sedentary in nurseries for the first two years of their lives, corresponding to individuals measuring between 20 and 30 cm (Ait Youcef et al., 2015), before moving into deep channels. It is therefore plausible that juveniles enter the fjord as they leave their nurseries.

Since the subgroups of chemical signatures were analyzed for Greenland halibut caught in 2008 and 2009 to examine finer-scale variation, a wider range of migratory patterns was observed. The main pattern remains a transition to the Saguenay chemical signature early in life, followed by residency. Additionally, as observed with redfish, the alternation between the Saguenay chemical signature and that of cluster A suggests possible movements between the St. Lawrence and the Saguenay Fjord during the juvenile stage. The other two migratory patterns identified have a third chemical signature, cluster C, characterized mainly by a high concentration of Ba and found at the beginning of the transects. Considering the Anticosti nursery (Ait Youcef et al., 2013) and the eastern natal sources identified by otolith fingerprint

in the Gulf (Bassi et al., 2023a), these fish are likely to originate from areas further east before moving into the fjord.

1.4.3 Connectivity: source-sink dynamic

The connectivity of fjord fish populations, as well as their degree of isolation at different life stages, is key to understanding their dynamics. Despite their differing life histories, Atlantic redfish, Atlantic cod, and Greenland halibut appear to share a similar migratory strategy in the Saguenay Fjord. Otolith chemistry transects for all three species revealed when the Saguenay chemical signature first appears in the otolith, providing evidence of residency in the fjord. However, the natal origin of the individuals cannot be definitively determined, as an ideal study would have analyzed otoliths from adults, juveniles, and larvae from the same cohorts in both the St. Lawrence and Saguenay. Nevertheless, our results, along with previous studies, support the hypothesis of a St. Lawrence origin. Although some studies have reported the presence of sexually mature individuals of all three species in the fjord (Bourgeois, 1993; Talbot & Sévigny, 1994; Richard, 1997), there is still no evidence of larval retention or survival in the Saguenay (Sirois et al., 2009; Bui et al., 2012). Moreover, episodic recruitment of redfish in the fjord typically follows strong recruitment events in the St. Lawrence by a few years (DFO, 2024b), suggesting that Saguenay redfish are supported by the St. Lawrence population.

Unlike cod and redfish, for which data on larval production are available, no information is known for Greenland halibut in the Saguenay. Greenland halibut larvae have been observed in the surface layer of the Gulf of St. Lawrence between March and April (Ouellet et al., 2011; Ghinter et al., 2023), and post-larvae have been caught during bottom trawl surveys in August (Ouellet et al., 2011). It is therefore possible that the ichthyoplankton surveys conducted in the fjord between June and August in the upper water column (0-120 m) (Sirois et al., 2009; Bui et al., 2012), were not well synchronized with the presence of Greenland halibut larvae, and thus do not necessarily reflect their absence. However, even if past larval sampling does not allow us to reject the hypothesis of a local origin, all available

evidence, including the fact that the surface brackish layer presents suboptimal conditions for marine fish larvae, as well as our identification of different otolith chemical signatures early in life, support the hypothesis that the populations present in the fjord mainly depend on the immigration of juveniles from the Estuary and Gulf of St. Lawrence.

Our otolith chemistry results support the hypothesis of previous studies suggesting a sink dynamic for Saguenay groundfish populations. Indeed, all three species studied most likely originate from the St. Lawrence, and fjord populations would be mainly replenished through juvenile immigration. Our results support the idea that the redfish, Atlantic cod and Greenland halibut populations of the Saguenay Fjord spend most of their life cycle in the fjord, which is consistent with previously reported observations of phenotypic differences and otolith chemistry analyses (Arthur & Albert, 1993; Campana et al., 2007; Sévigny et al., 2009; Valentin et al., 2014). As Saguenay fish from these species are not genetically different from those of the St. Lawrence (Sévigny et al., 2009; Valentin et al., 2015; Carrier et al., 2020; Ferchaud et al., 2022), this implies connectivity between the two ecosystems. Although our otolith chemistry results may reveal some infrequent movements between the Saguenay and St. Lawrence in 2023 redfish and Greenland halibut from 2008 and 2009, these movements exclusively involved the juvenile stage. In contrast, adult fish exhibited a stable chemical signature consistent with long-term residency in the Saguenay Fjord.

Connectivity and exchange processes similar to those observed in groundfish have also been suggested for other marine species in the Saguenay Fjord. For instance, snow crab (*Chionoecetes opilio*) and northern shrimp (*Pandalus borealis*) show no genetic differentiation between the Saguenay and the St. Lawrence, supporting the hypothesis of regular exchange between these environments (Sévigny et al., 2009), although this result may partly reflect the limited resolution of genetic tools available at the time. In contrast, local genetic structuring has been reported for capelin (*Mallotus villosus*) and rainbow smelt (*Osmerus mordax*), two pelagic species that are more tolerant to salinity fluctuations (Dodson et al., 2015; Cayuela et al., 2021). Moreover, some flatfish species such as winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) and witch flounder (*Glyptocephalus cynoglossus*) are

abundant at the juvenile stage in the St. Lawrence Estuary but appear to be less common in the Saguenay Fjord (Bui et al., 2012). Compared to most flatfish species in the St. Lawrence, Greenland halibut spend up to 25 % of their time in the water column (Vollen & Albert, 2008; Albert et al., 2011), which may facilitate their transport into the fjord. In contrast, flounders are more strictly benthic, potentially limiting their entry over the fjord sill.

Several studies in other fjords have shown that connectivity dynamics can vary greatly depending on species and local environmental conditions. For instance, in Bonne Bay Fjord (Newfoundland, Canada), Atlantic cod exhibit some degree of connectivity with the Gulf of St. Lawrence (Le Bris et al., 2013), whereas redfish display strong genetic differentiation (Valentin et al., 2014). In certain fjords, local hydrodynamics and environmental features can promote larval retention and support the persistence of local populations (Knutsen et al., 2007; Ciannelli et al., 2010). In contrast, fjords characterized by stronger surface currents often experience rapid advection of larvae out of the system, making local populations more dependent on external recruitment (Asplin et al., 1999; Carbines & McKenzie, 2004; Corrochano-Fraile et al., 2024). Based on our findings, the Saguenay Fjord appears to fall into this category, with high freshwater input (Bélanger, 2003), limited larval retention, and a strong reliance on juvenile immigration from the St. Lawrence to sustain its groundfish populations.

Over the last two decades, the St. Lawrence ecosystem has experienced significant environmental changes, including warming and a marked decline in deep water oxygen concentrations (Claret et al., 2018; Jutras et al., 2020; Galbraith et al., 2024), as well as shifts in biological community composition (Brennan et al., 2016; Stortini et al., 2017; Senay et al., 2021). Despite these changes, the migratory patterns of redfish, Atlantic cod, and Greenland halibut have remained relatively stable over the past fifteen years, indicating persistent source-sink dynamics between the fjord and the estuary.

The source-sink dynamics highlighted in this study underline the relevance of adopting management approaches that go beyond the local scale. Management measures applied on a St. Lawrence scale can thus have a direct impact on the maintenance of populations present

in the Saguenay Fjord. Cod in the southern Gulf is currently designated as endangered (COSEWIC, 2010), while Greenland halibut, which is at the southern limit of its distribution in the Gulf, is commercially exploited and sensitive to declining dissolved oxygen (Ait Youcef et al., 2015) and rising temperatures (Ghinter et al., 2021). The current decline in abundance in the St. Lawrence could thus compromise future recruitment in the Saguenay. Since these fjord populations represent a component of a unique ecosystem, the source-sink dynamics should be considered to ensure their long-term conservation. In this context, a thorough understanding of otolith elemental reference baselines in marine ecosystems, as demonstrated by this study, provides fundamental ecological insights that are essential to supporting effective management and conservation efforts.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Comprendre la connectivité des populations de poissons dans les fjords est essentiel pour évaluer leur degré d'isolement, leur dynamique de recrutement et leur vulnérabilité aux changements environnementaux. Dans ce contexte, l'objectif de ce mémoire était de déterminer la connectivité des principales espèces capturées à la pêche récréative hivernale dans le fjord du Saguenay, soit le sébaste atlantique, la morue franche et le flétan du Groenland, à l'aide de l'analyse de l'empreinte élémentaire des otolithes. Ce projet s'inscrit dans la continuité de plusieurs autres études ayant utilisé des approches variées et complémentaires pour répondre à cette question, soit par des analyses génétiques, morphométriques, de la faune parasitaire, des relevés d'ichtyoplancton, ainsi que par l'analyse de la composition élémentaire des otolithes complets dissous et de l'empreinte cœur-marge des otolithes. Notre utilisation de la chimie des otolithes le long d'un transect complet offrait ainsi de l'information complémentaire sur les migrations au fil de l'ontogénie des individus. Ceci permettait de répondre à nos objectifs spécifiques, soit de déterminer à quel moment de leur cycle de vie ces espèces pénètrent dans le fjord, leur statut de résident ou migrateur, ainsi que la stabilité des patrons migratoires dans un contexte de changements environnementaux récents.

Pour chaque espèce et chaque année de capture, deux signatures chimiques principales ont été identifiées. En comparant ces signatures à celles observées à la marge de l'otolithe, l'une de ces deux empreintes a été réassignée au Saguenay, permettant de révéler un patron dominant où la signature du Saguenay apparaît dès le stade juvénile, vers deux ans pour les sébastes et les morues, et avant 30 cm pour les flétans du Groenland. La signature élémentaire demeure ensuite stable, suggérant une résidence prolongée dans le fjord. Ce patron appuie ainsi l'hypothèse formulée dans des travaux antérieurs d'une dynamique source-puits entre le Saint-Laurent et le Saguenay pour ces espèces de poissons de fond.

Toutefois, des variations dans la signature chimique observées chez 12 % des sébastes capturés en 2023 et chez les flétans du Groenland de 2008 et 2009 suggèrent des potentiels mouvements entre le Saguenay et le Saint-Laurent au stade juvénile, survenant entre un et six ans chez les sébastes. Dans ce contexte, cette présence dans nos résultats de juvéniles migrants souligne un biais potentiel lié au fait que seuls des poissons adultes capturés dans le fjord ont été analysés. Ainsi, des individus ayant potentiellement transité par le fjord durant leur développement, mais ayant ensuite rejoint l'estuaire, pourraient ne pas avoir été représentés dans notre échantillonnage. Par ailleurs, comme l'échantillonnage a été réalisé uniquement dans le bassin supérieur du fjord, il n'est pas possible d'écarter l'hypothèse selon laquelle la variation de signature observée refléterait plutôt une utilisation du bassin inférieur du Saguenay, sans nécessairement impliquer de migration vers le Saint-Laurent.

De plus, l'analyse plus approfondie des signatures chimiques des flétans du Groenland capturés en 2008 et 2009 a permis d'identifier une troisième empreinte, dont la forte concentration en Ba suggérait une origine plus à l'est dans le système de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Cette hypothèse repose sur le gradient de concentration en Ba précédemment identifié dans la chimie des otolithes du Saint-Laurent. Cette diversité des signatures natales est cohérente avec les résultats obtenus par l'analyse de la chimie des cœurs d'otolithes chez le sébaste et le flétan du Groenland (Bassi et al., 2023a; Coussau et al., 2023), qui avaient révélé la présence de trois sources natales pour ces deux espèces, et les nourriceries connues dans le Saint-Laurent (Ait Youcef et al., 2013).

Finalement, malgré les changements importants survenus dans le système du Saint-Laurent au cours des deux dernières décennies, les patrons de connectivité semblent avoir peu varié entre les deux périodes d'échantillonnage. Bien que quelques différences aient été observées dans les patrons migratoires, le patron principal identifié est une résidence dans le fjord à partir du stade juvénile dans les deux décennies de captures.

L'utilisation de la chimie des otolithes dans ce projet a permis de documenter les déplacements des poissons à une résolution individuelle et temporelle détaillée, ce qui est essentiel pour bien comprendre les mécanismes de connectivité. Quelques limitations sont

toutefois à considérer et quelques pistes d'analyses futures permettraient de bonifier notre compréhension de la connectivité entre le fjord du Saguenay et le système du Saint-Laurent. D'abord, l'absence d'individus capturés dans le golfe ou dans l'estuaire du Saint-Laurent limite la capacité de réattribuer les signatures identifiées par l'analyse de regroupement hiérarchique au Saint-Laurent. La comparaison avec les études antérieures sur la chimie des otolithes de ces espèces a permis de s'affranchir de cette limitation, mais une incertitude demeure dans la réattribution des signatures. L'ajout à l'étude des poissons capturés dans le Saint-Laurent, incluant à l'embouchure du fjord, permettrait de mieux identifier la transition d'un milieu à l'autre. De plus, obtenir des données sur la signature chimique des otolithes de larves ou de juvéniles de ces espèces dans le système du Saint-Laurent permettrait de déterminer plus précisément les sources natales. L'analyse de l'ichtyoplancton hivernal ou printanier permettrait également de vérifier la présence de larves de flétan du Groenland, et ainsi de confirmer l'hypothèse d'absence de rétention larvaire chez cette espèce, comme c'est le cas pour le sébaste et la morue.

Puisque seulement les 12 premières années de vie ont été analysées chez les sébastes capturés en 2008, il serait pertinent d'examiner l'empreinte chimique des années suivantes afin d'évaluer la persistance de la résidence à long terme. En combinant des corrections ontogéniques pour le strontium (Albertsen et al., 2021; Gauthier et al., 2024) et des comparaisons avec des individus issus des mêmes cohortes capturés dans le golfe et l'estuaire, il serait possible d'étendre l'analyse à l'ensemble des années de vie des sébastes, allant jusqu'à 26 ans dans notre étude. Une telle approche permettrait de confirmer la résidence prolongée des sébastes dans le fjord au-delà des premières années de vie.

Par ailleurs, l'utilisation d'approches complémentaires, par exemple le marquage de flétan du Groenland ou de morues, pourrait contribuer à confirmer l'existence de migrations entre le fjord et l'estuaire. L'installation de récepteurs acoustiques à l'embouchure du fjord permettrait de détecter les mouvements d'entrée et de sortie des individus (Boje et al., 2014; Barkley et al., 2018; Staveley et al., 2019). La combinaison de ces approches, bien que potentiellement exigeantes en termes de ressources humaines et financières, permettrait de

raffiner notre compréhension de la dynamique source-puits afin d'informer sur les stratégies de conservation adaptées au système du fjord.

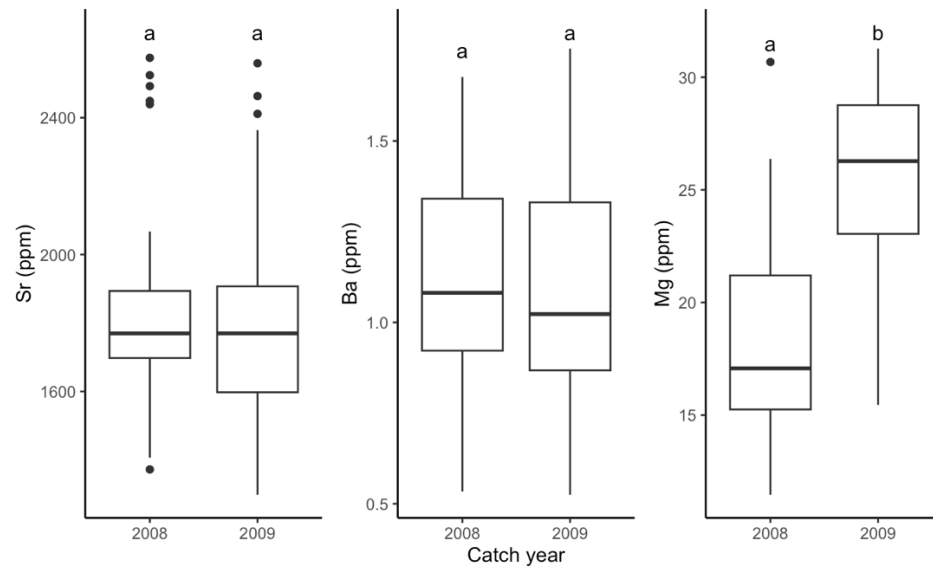
Sur le plan de la gestion, les résultats soulignent l'importance d'une approche intégrée entre la gestion locale et celle à l'échelle du Saint-Laurent. Puisque le sébaste, la morue et le flétan du Groenland du fjord du Saguenay deviennent résidents du fjord tôt dans leur cycle de vie, ces individus dépendent directement de l'écosystème du Saguenay pour leur développement. Considérant l'hypothèse que les individus du Saguenay appartiennent à des populations puits, la pêche récréative hivernale de ces espèces dans le fjord ne devrait toutefois pas affecter leur recrutement. Cependant, la dépendance du fjord aux apports en juvéniles en provenance du golfe rend les populations locales dépendantes de la dynamique des stocks du Saint-Laurent. La diminution des niveaux d'oxygène et l'augmentation des températures dans l'estuaire du Saint-Laurent, associés à des changements dans la biodiversité, comme l'augmentation de la population de sébastes, influencent directement la dynamique de ces espèces. De plus, ces changements surviennent dans un contexte d'une nouvelle exploitation des stocks de sébastes, d'un déclin marqué de l'état du stock de flétan du Groenland (MPO, 2024a), ainsi que de la situation préoccupante de la morue franche du sud du golfe, désignée en voie de disparition (COSEPAC, 2010a). Les mesures de gestion appliquées à l'échelle du Saint-Laurent peuvent ainsi avoir un impact direct sur le maintien des populations présentes dans le fjord du Saguenay. Une diminution de l'abondance dans le Saint-Laurent pourrait donc compromettre le recrutement futur dans le Saguenay.

Bien que la biomasse pêchée dans le fjord est minime par rapport à la biomasse de ces espèces dans le Saint-Laurent, elle pourrait représenter une portion non-négligeable des populations du Saguenay. Il est donc essentiel de suivre le recrutement de juvéniles dans le fjord afin d'évaluer si le niveau de prélèvement par la pêche récréative est soutenable. La popularité croissante de cette pêche et les connaissances encore partielles sur la répartition spatiale, la fidélité aux sites et les déplacements dans le fjord (MPO, 2024b) soulignent la nécessité d'un suivi continu. Combinées avec l'état des populations du Saint-Laurent, ces informations permettront de déterminer si la pêche hivernale peut se poursuivre telle quelle

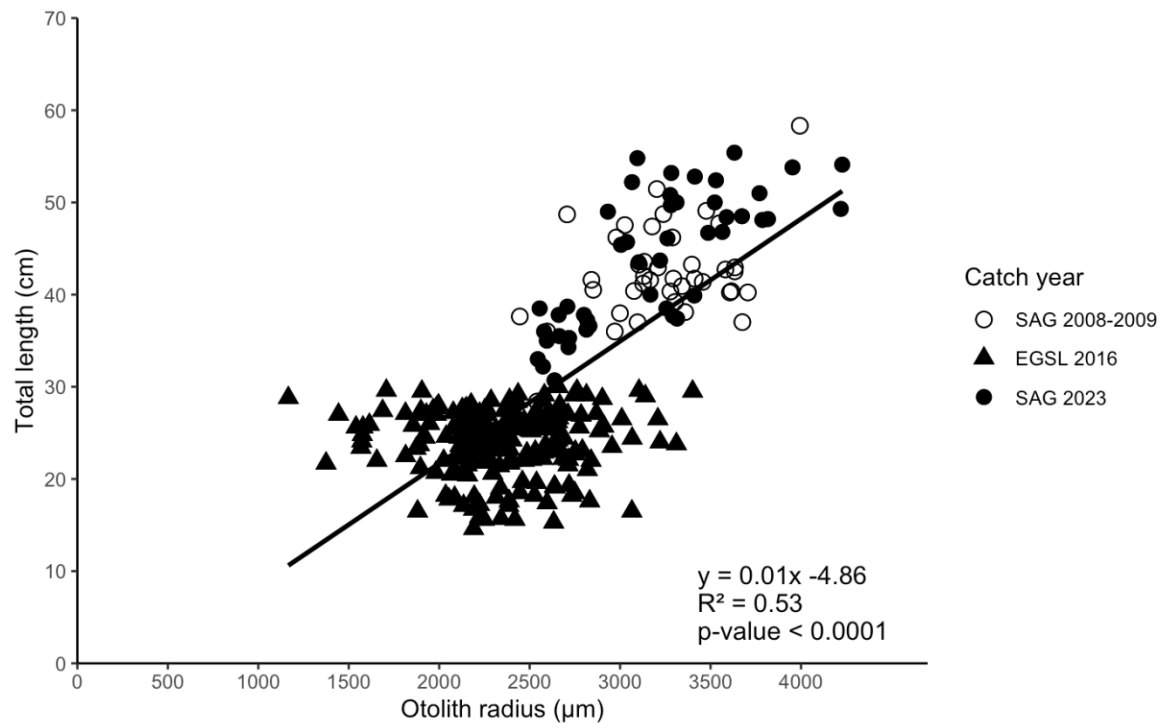
ou si un encadrement plus strict serait justifié pour limiter les impacts sur les populations du fjord. Puisque les populations de sébastes, de morues franches et de flétans du Groenland représentent une composante d'un écosystème unique, une approche de précaution pourrait aider à assurer leur conservation à long terme.

ANNEXES

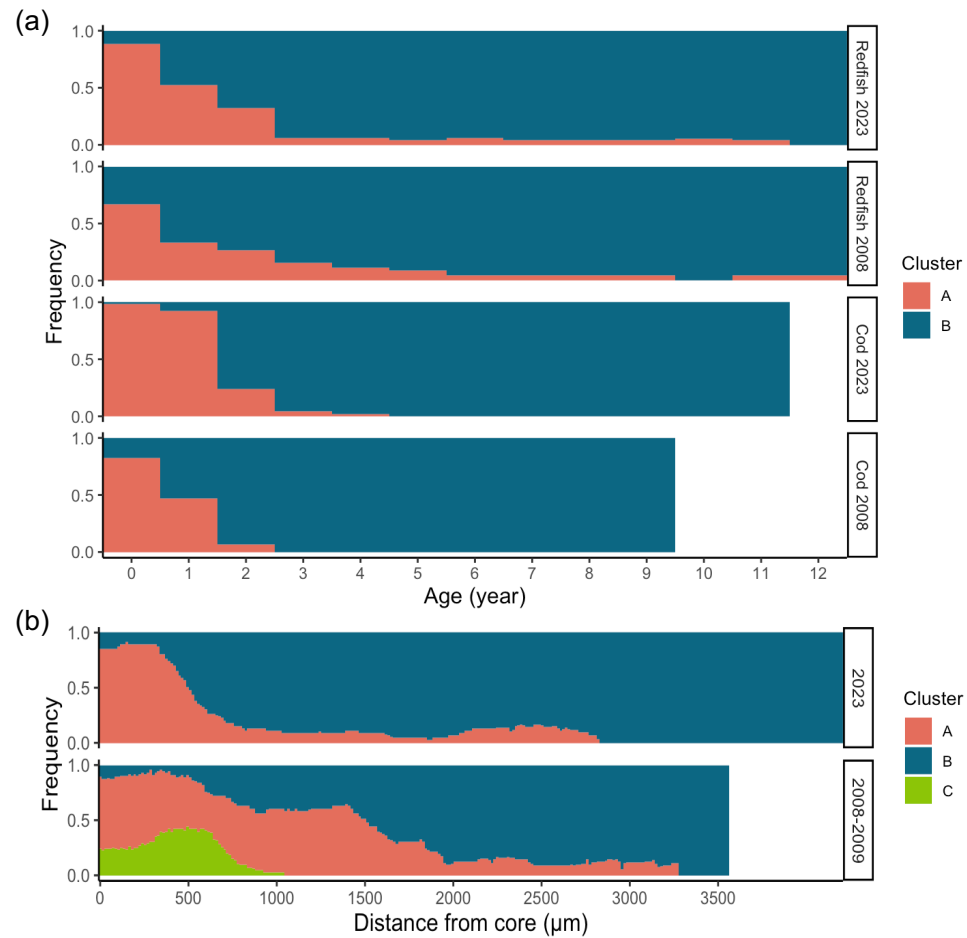
Appendix 1. Concentration of Sr, Ba, and Mg (ppm) at the otolith edge of Greenland halibut by catch year in the Saguenay Fjord. Horizontal lines indicate the median, box boundaries represent the 25th and 75th percentiles and outliers are shown as solid points. Letters indicate significant differences between groups.



Appendix 2. Relationship between otolith radius from the core to the edge in the ventral section (μm) and the total length (cm) of Greenland halibut juveniles caught in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL) in summer 2016 from Bassi et al. (2023b) and caught in winter 2008, 2009 and 2023 in the Saguenay Fjord (SAG). The solid line represents a linear regression through the 3 data sets.



Appendix 3. Proportion of individuals per cluster, classified according to age (years) for Atlantic redfish and Atlantic cod (a), and according to distance from the core (μm) on the otolith for Greenland halibut (b) for two periods (2008-2009 and 2023).



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ait Youcef, W., Lambert, Y., & Audet, C. (2013). Spatial distribution of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in relation to abundance and hypoxia in the estuary and Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Oceanography*, 22(1), 41-60.
- Ait Youcef, W., Lambert, Y., & Audet, C. (2015). Variations in length and growth of Greenland halibut juveniles in relation to environmental conditions. *Fisheries Research*, 167, 38-47.
- Aksnes, D. L., Aure, J., Kaartvedt, S., Magnesen, T., & Richard, J. (1989). Significance of advection for the carrying capacities of fjord populations. *Marine Ecology Progress Series*, 263-274.
- Albert, O. T. (2016). Growth and formation of annual zones in whole otoliths of Greenland halibut, a slow-growing deep-water fish. *Marine and Freshwater Research*, 67(7), 937-942.
- Albert, O. T., Kvalsund, M., Vollen, T., & Salberg, A.-B. (2008). Towards accurate age determination of Greenland halibut. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 40, 81-95.
- Albert, O. T., Lambert, Y., Vollen, T., Freitas, C., & Heggebakken, L. (2011). Distinguishing pelagic and demersal swimming of deepwater flatfish by recording of body angles. *American Fisheries Society Symposium*, 76, 1-22.
- Albertsen, C. M., Hüsey, K., Serre, S. H., Hemmer-Hansen, J., & Thomsen, T. B. (2021). Estimating migration patterns of fish from otolith chemical composition time series. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 78(10), 1512-1523.
- Allen, G., & Simpson, J. (1998). Deep water inflows to upper Loch Linnhe. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47(4), 487-498.
- Arevalo, E., Cabral, H. N., Villeneuve, B., Possémé, C., & Lepage, M. (2023). Fish larvae dynamics in temperate estuaries: a review on processes, patterns and factors that determine recruitment. *Fish and Fisheries*, 24(3), 466-487.
- Arkhipkin, A. I., Schuchert, P. C., & Danyushevsky, L. (2009). Otolith chemistry reveals fine population structure and close affinity to the Pacific and Atlantic oceanic

- spawning grounds in the migratory southern blue whiting (*Micromesistius australis australis*). *Fisheries Research*, 96(2), 188-194.
- Artetxe-Arrate, I., Fraile, I., Crook, D. A., Zudaire, I., Arrizabalaga, H., Greig, A., & Murua, H. (2019). Otolith microchemistry: a useful tool for investigating stock structure of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Indian Ocean. *Marine and Freshwater Research*, 70(12), 1708-1721.
- Arthur, J., & Albert, E. (1993). Use of parasites for separating stocks of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Canadian Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(10), 2175-2181.
- Asplin, L., Salvanes, A. G. V., & Kristoffersen, J. B. (1999). Nonlocal wind-driven fjord-coast advection and its potential effect on plankton and fish recruitment. *Fisheries oceanography*, 8(4), 255-263.
- Atkinson, D. (1989). Diel movements of beaked redfish and the implications of these for stratified random bottom trawl estimates of biomass and abundance. *North American Journal of Fisheries Management*, 9(2), 163-170.
- Badaev, O., Chernienko, I., & Ovsyannikova, S. (2023). A comparative analysis of age estimates for Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*, from the Northwestern Pacific Ocean based on different methodological approaches. *Russian Journal of Marine Biology*, 49(7), 616-625.
- Barkley, A. N., Fisk, A. T., Hedges, K. J., Treble, M. A., & Hussey, N. E. (2018). Transient movements of a deep-water flatfish in coastal waters: implications of inshore-offshore connectivity for fisheries management. *Journal of applied ecology*, 55(3), 1071-1081.
- Barth, J. M., Berg, P. R., Jonsson, P. R., Bonanomi, S., Corell, H., Hemmer-Hansen, J., Jakobsen, K. S., Johannesson, K., Jorde, P. E., & Knutsen, H. (2017). Genome architecture enables local adaptation of Atlantic cod despite high connectivity. *Molecular ecology*, 26(17), 4452-4466.
- Bassi, L., Tremblay, R., Ferchaud, A.-L., Bernatchez, L., Robert, D., & Sirois, P. (2023a). Connectivity and natal sources of Greenland halibut in the Gulf of St. Lawrence inferred from otolith chemistry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 80(8), 1301-1312.
- Bassi, L., Tremblay, R., Morissette, O., & Sirois, P. (2023b). Otolith elemental fingerprints reveal source-sink dynamics between two Greenland halibut nurseries in the St. Lawrence Estuary and Gulf. *Marine Ecology Progress Series*, 731, 217-229.

- Bath, G. E., Thorrold, S. R., Jones, C. M., Campana, S. E., McLaren, J. W., & Lam, J. W. (2000). Strontium and barium uptake in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochimica et cosmochimica acta*, 64(10), 1705-1714.
- Beck, M. W., Heck, K. L., Able, K. W., Childers, D. L., Eggleston, D. B., Gillanders, B. M., Halpern, B., Hays, C. G., Hoshino, K., & Minello, T. J. (2001). The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: a better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *Bioscience*, 51(8), 633-641.
- Bélanger, C. (2003). *Observation and modelling of a renewal event in the Saguenay Fjord* [Thèse de doctorat, Université du Québec à Rimouski]. Rimouski. 236 p.
- Belzile, M., Galbraith, P. S., & Bourgault, D. (2016). Water renewals in the Saguenay Fjord. *Journal of geophysical research: oceans*, 121(1), 638-657.
- Benchetrit, J., Béguer-Pon, M., Sirois, P., Castonguay, M., Fitzsimons, J., & Dodson, J. J. (2017). Using otolith microchemistry to reconstruct habitat use of American eels *Anguilla rostrata* in the St. Lawrence River–Lake Ontario system. *Ecology of Freshwater Fish*, 26(1), 19-33.
- Benestan, L. M., Rougemont, Q., Senay, C., Normandeau, E., Parent, E., Rideout, R., Bernatchez, L., Lambert, Y., Audet, C., & Parent, G. J. (2021). Population genomics and history of speciation reveal fishery management gaps in two related redfish species (*Sebastes mentella* and *Sebastes fasciatus*). *Evolutionary Applications*, 14(2), 588-606.
- Bergstad, O., Jørgensen, T., Knutsen, J., & Berge, J. (2008). Site fidelity of Atlantic cod *Gadus morhua* L. as deduced from telemetry and stable isotope studies. *Journal of Fish Biology*, 72(1), 131-142.
- Bianchi, T. S., Arndt, S., Austin, W. E. N., Benn, D. I., Bertrand, S., Cui, X., Faust, J. C., Koziorowska-Makuch, K., Moy, C. M., Savage, C., Smeaton, C., Smith, R. W., & Syvitski, J. (2020). Fjords as Aquatic Critical Zones (ACZs). *Earth-Science Reviews*, 203, 103145.
- Bode, M., Bode, L., & Armsworth, P. R. (2006). Larval dispersal reveals regional sources and sinks in the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*, 308, 17-25.
- Boje, J. (2002). Intermingling and seasonal migrations of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) populations determined from tagging studies. *Fishery Bulletin*, 100(3), 414-422.

- Boje, J., Neuenfeldt, S., Sparrevohn, C. R., Eigaard, O., & Behrens, J. W. (2014). Seasonal migration, vertical activity, and winter temperature experience of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in West Greenland waters. *Marine Ecology Progress Series*, 508, 211-222.
- Bourgault, D., Galbraith, P. S., & Winkler, G. (2012). Exploratory observations of winter oceanographic conditions in the Saguenay Fjord. *Atmosphere-ocean*, 50(1), 17-30.
- Bourgeois, A. (1993). *Évaluation de l'exploitation du sébaste atlantique (Sebastes mentella) par la pêche sportive hivernale sur le Saguenay, saison 1990-91* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi]. Chicoutimi. 73 p.
- Bowering, W. (1982). Population dynamics of Greenland halibut in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 3(2), 141-147.
- Bowering, W. R., & Nedreaas, K. H. (2000). A comparison of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum)) fisheries and distribution in the Northwest and Northeast Atlantic. *Sarsia*, 85(1), 61-76.
- Bradbury, I., Snelgrove, P., Bentzen, P., De Young, B., Gregory, R., & Morris, C. (2009). Structural and functional connectivity of marine fishes within a semi-enclosed Newfoundland fjord. *Journal of fish biology*, 75(6), 1393-1409.
- Brennan, C. E., Blanchard, H., & Fennel, K. (2016). Putting temperature and oxygen thresholds of marine animals in context of environmental change: a regional perspective for the Scotian Shelf and Gulf of St. Lawrence. *PLoS One*, 11(12), e0167411.
- Brogan, J. D., Kastle, C. R., Helser, T. E., & Anderl, D. M. (2021). Bomb-produced radiocarbon age validation of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) suggests a new maximum longevity. *Fisheries Research*, 241, 106000.
- Brown, R. J., & Severin, K. P. (2009). Otolith chemistry analyses indicate that water Sr: Ca is the primary factor influencing otolith Sr: Ca for freshwater and diadromous fish but not for marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66(10), 1790-1808.
- Bui, A. O. V., Casonguay, M., & Ouellet, P. (2012). Distribution et abondance des larves et juvéniles de poissons dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent: connectivité entre le golfe, l'estuaire et le fjord du Saguenay. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 2981, 46 p.
- Bustos, C. A., Balbontín, F., & Landaeta, M. F. (2007). Spawning of the southern hake *Merluccius australis* (Pisces: Merlucciidae) in Chilean fjords. *Fisheries Research*, 83(1), 23-32.

- Cadrin, S. X., Bernreuther, M., Daniélsdóttir, A. K., Hjörleifsson, E., Johansen, T., Kerr, L., Kristinsson, K., Mariani, S., Nedreaas, K., & Pampoulie, C. (2010). Population structure of beaked redfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats. *ICES Journal of Marine Science*, 67(8), 1617-1630.
- Cadrin, S. X., Kerr, L. A., & Mariani, S. (2014). *Stock identification methods: applications in fishery science* (2e ed.). Academic Press. San Diego.
- Campana, S., Chouinard, G., Hanson, J., & Fréchet, A. (1999). Mixing and migration of overwintering Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks near the mouth of the Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(10), 1873-1881.
- Campana, S., Zwanenburg, K., & Smith, J. (1990). ²¹⁰Pb/²²⁶Ra determination of longevity in redfish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(1), 163-165.
- Campana, S. E. (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series*, 188, 263-297.
- Campana, S. E., & Thorrold, S. R. (2001). Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(1), 30-38.
- Campana, S. E., Valentin, A., Sévigny, J.-M., & Power, D. (2007). Tracking seasonal migrations of redfish (*Sebastes* spp.) in and around the Gulf of St. Lawrence using otolith elemental fingerprints. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(1), 6-18.
- Campana, S. E., Valentin, A. E., MacLellan, S. E., & Groot, J. B. (2016). Image-enhanced burnt otoliths, bomb radiocarbon and the growth dynamics of redfish (*Sebastes mentella* and *S. fasciatus*) off the eastern coast of Canada. *Marine and Freshwater Research*, 67(7), 925-936.
- Carbines, G. D., & McKenzie, J. (2004). Movement patterns and stock mixing of blue cod in Dusky Sound in 2002. New Zealand Fisheries Assessment Report 2004. Ministry of Fisheries, 13 p.
- Carr, M. H., Robinson, S. P., Wahle, C., Davis, G., Kroll, S., Murray, S., Schumacker, E. J., & Williams, M. (2017). The central importance of ecological spatial connectivity to effective coastal marine protected areas and to meeting the challenges of climate change in the marine environment. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 27, 6-29.
- Carrier, E., Ferchaud, A.-L., Normandeau, E., Sirois, P., & Bernatchez, L. (2020). Estimating the contribution of Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) stocks to

- nurseries by means of genotyping-by-sequencing: sex and time matter. *Evolutionary Applications*, 13(9), 2155-2167.
- Casini, M., Blenckner, T., Möllmann, C., Gårdmark, A., Lindegren, M., Llope, M., Kornilovs, G., Plikshs, M., & Stenseth, N. C. (2012). Predator transitory spillover induces trophic cascades in ecological sinks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(21), 8185-8189.
- Cayuela, H., Dorant, Y., Mérot, C., Laporte, M., Normandeau, E., Gagnon-Harvey, S., Clément, M., Sirois, P., & Bernatchez, L. (2021). Thermal adaptation rather than demographic history drives genetic structure inferred by copy number variants in a marine fish. *Molecular Ecology*, 30(7), 1624-1641.
- Chamberland, J.-M., & Benoit, H. (2024). Gulf of St. Lawrence (4RST) Greenland halibut stock status in 2022. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document, 2024/001, 144 p.
- Chapman, B., Hulthén, K., Brodersen, J., Nilsson, P. A., Skov, C., Hansson, L. A., & Brönmark, C. (2012a). Partial migration in fishes: causes and consequences. *Journal of fish biology*, 81(2), 456-478.
- Chapman, B., Skov, C., Hulthén, K., Brodersen, J., Nilsson, P. A., Hansson, L. A., & Brönmark, C. (2012b). Partial migration in fishes: definitions, methodologies and taxonomic distribution. *Journal of fish biology*, 81(2), 479-499.
- Ciannelli, L., Knutsen, H., Olsen, E. M., Espeland, S. H., Asplin, L., Jelmert, A., Knutsen, J. A., & Stenseth, N. C. (2010). Small-scale genetic structure in a marine population in relation to water circulation and egg characteristics. *Ecology*, 91(10), 2918-2930.
- Claret, M., Galbraith, E. D., Palter, J. B., Bianchi, D., Fennel, K., Gilbert, D., & Dunne, J. P. (2018). Rapid coastal deoxygenation due to ocean circulation shift in the northwest Atlantic. *Nature climate change*, 8(10), 868-872.
- Cooke, S. J., Bergman, J. N., Twardek, W. M., Piczak, M. L., Casselberry, G. A., Luterk, K., Dahlmo, L. S., Birnie-Gauvin, K., Griffin, L. P., & Brownscombe, J. W. (2022). The movement ecology of fishes. *Journal of Fish Biology*, 101(4), 756-779.
- Cooper, D. W., Maslenikov, K. R., & Gunderson, D. R. (2007). Natural mortality rate, annual fecundity, and maturity at length for Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from the northeastern Pacific Ocean. *Fishery Bulletin*, 105(2), 296-305.
- Corrochano-Fraile, A., Carboni, S., Green, D. M., Taggart, J. B., Adams, T. P., Aleynik, D., & Bekaert, M. (2024). Estimating blue mussel (*Mytilus edulis*) connectivity and settlement capacity in mid-latitude fjord regions. *Communications Biology*, 7(1), 166.

- COSEPAC. (2010a). Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur la morue franche (*Gadus morhua*) au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, 121 p.
- COSEPAC. (2010b). Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le complexe sébaste atlantique/sébaste d'Acadie (*Sebastes mentella* et *Sebastes fasciatus*) au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, 84 p.
- COSEWIC. (2010). COSEWIC assessment and status report on the Atlantic Cod, *Gadus morhua*, in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada, 105 p.
- Coussau, L., Robert, D., & Sirois, P. (2023). Spatiotemporal variability in otolith elemental fingerprint and the potential to determine deepwater redfish (*Sebastes mentella*) origins and migrations in the Estuary and Gulf of St. Lawrence, Canada. *Fisheries Research*, 265, 106739.
- Cowen, R. K., Gawarkiewicz, G., Pineda, J., Thorrold, S. R., & Werner, F. E. (2007). Population connectivity in marine systems an overview. *Oceanography*, 20(3), 14-21.
- Cowen, R. K., & Sponaugle, S. (2009). Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual review of marine science*, 1(1), 443-466.
- Crowder, L. B., Lyman, S., Figueira, W., & Priddy, J. (2000). Source-sink population dynamics and the problem of siting marine reserves. *Bulletin of Marine Science*, 66(3), 799-820.
- D'Avignon, G., & Rose, G. A. (2013). Otolith elemental fingerprints distinguish Atlantic cod spawning areas in Newfoundland and Labrador. *Fisheries Research*, 147, 1-9.
- Delaigue, L., Thomas, H., & Mucci, A. (2020). Spatial variations in CO₂ fluxes in the Saguenay Fjord (Quebec, Canada) and results of a water mixing model. *Biogeosciences*, 17(2), 547-566.
- Delaval, A., Dahle, G., Knutsen, H., Devine, J., & Salvanes, A. G. V. (2018). Norwegian fjords contain sub-populations of roundnose grenadier *Coryphaenoides rupestris*, a deep-water fish. *Marine Ecology Progress Series*, 586, 181-192.
- DFO. (2024a). 2024-2025 - Unit 1 Redfish Management Plan. <https://www.glf.dfo-mpo.gc.ca/en/node/20257>
- DFO. (2024b). Update of indicators of the Saguenay Fjord winter recreational groundfish fishery. Canadian Science Advisory Secretariat, 2024/009, 11 p.

- Dodson, J. J., Bourret, A., Barrette, M. F., Turgeon, J., Daigle, G., Legault, M., & Lecomte, F. (2015). Intraspecific genetic admixture and the morphological diversification of an estuarine fish population complex. *PloS one*, 10(4), e0123172.
- Domínguez-Petit, R., Ouellet, P., & Lambert, Y. (2012). Reproductive strategy, egg characteristics and embryonic development of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *ICES Journal of Marine Science*, 70(2), 342-351.
- Drainville, G. (1968). Le Fjord du Saguenay: I. Contribution à l'océanographie. *Le Naturaliste Canadien*, 95, 809-855.
<https://books.google.ca/books?id=FFoEzgEACAAJ>
- Drainville, G. (1970). Le Fjord du Saguenay: La faune ichthyologique et les conditions écologiques. *Le Naturaliste Canadien*, 97, 623-666.
- Drainville, G. (1995). Le fjord du Saguenay : un cours d'eau à deux étages. *Profils Saguenay*, 1, 5-6.
- Drevetnyak, K., & Nedreaas, K. H. (2009). Historical movement pattern of juvenile beaked redfish (*Sebastes mentella* Travin) in the Barents Sea as inferred from long-term research survey series. *Marine Biology Research*, 5(1), 86-100.
- Dwyer, K., Treble, M., & Campana, S. (2016). Age and growth of Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic: a changing perception based on bomb radiocarbon analyses. *Fisheries Research*, 179, 342-350.
- Elsdon, R. S., Wells, B. K., Campana, S. E., Gillanders, B. M., Jones, C. M., Secor, D. H., Simon, R., Thorrold, S. R., Limburg, K. E., & Walther, B. D. (2008). Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes : hypotheses, assumptions, limitations and inferences. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 46, 297-330.
- Elsdon, T. S., & Gillanders, B. M. (2002). Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry : challenges for determining environmental histories of fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(11), 1796-1808.
- Elsdon, T. S., & Gillanders, B. M. (2003). Reconstructing migratory patterns of fish based on environmental influences on otolith chemistry. *Fish Biology and Fisheries*, 13, 219-235.
- Farmer, D. M., & Freeland, H. J. (1983). The physical oceanography of fjords. *Progress in oceanography*, 12(2), 147-219.
- Ferchaud, A.-L., Normandeau, E., Babin, C., Præbel, K., Hedeholm, R., Audet, C., Morgan, J., Walkusz, W., Sirois, P., & Bernatchez, L. (2022). A cold-water fish striving in a

- warming ocean: insights from whole-genome sequencing of the Greenland halibut in the Northwest Atlantic. *Frontiers in Marine Science*, 9, 992504.
- Fogarty, M. J., & Botsford, L. W. (2007). Population connectivity and spatial management of marine fisheries. *Oceanography*, 20(3), 112-123.
- Fortin, G., & Pelletier, M. (1995). Synthèse des connaissances sur les aspects physiques et chimiques de l'eau et des sédiments du Saguenay: rapport technique: zones d'intervention prioritaire 22 et 23. Environnement Canada, région du Québec, Conservation de l'environnement, Centre Saint-Laurent. Rapport technique, 212 p.
- Galbraith, P., Bourgault, D., & Belzile, M. (2018). Circulation et renouvellement des masses d'eau du fjord du Saguenay. *Le Naturaliste canadien*, 142(2), 36-46.
- Galbraith, P., Chassé, J., Shaw, J.-L., Dumas, J., & Bourassa, M.-N. (2024). Physical Oceanographic Conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2023. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document, 378, 91 p.
- Galbraith, P. S. (2006). Winter water masses in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of geophysical research: oceans*, 111(C6).
- Gascon, D. (2003). Programme de recherche multidisciplinaire sur le sébaste (1995-1998): rapport final. DFO Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 2462, 152 p.
- Gauthier, C., Fisher, J. A., Robert, D., & Sirois, P. (2024). Otoliths as chemical archives through ontogeny reveal distinct migratory strategies of Atlantic halibut within the Gulf of St. Lawrence. *ICES Journal of Marine Science*, 81(7), 1221-1233.
- Gauthier, J. (2018). Le programme de suivi de la pêche récréative hivernale aux poissons de fond dans le fjord du Saguenay: un effort collectif. *Le Naturaliste canadien*, 142(2), 115-126.
- Gauthier, J., Marquis, M., & Isabel, L. (2021). Gulf of St. Lawrence (4RST) Greenland halibut stock status in 2020: commercial fishery and research survey data. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document, 2021/059, 135 p.
- Gauthier, J., Marquis, M., Ouellette-Plante, J., & Nozères, C. (2019). Gillnet scientific survey in the Saguenay fjord, 2000-2018. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document, 2019/039, 45 p.
- Gauthier, J., Marquis, M., Valentin, A., & Parent, É. (2020). The Saguenay Fjord Winter recreational groundfish fishery, 1996-2018. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document, 2020/054, 63 p.

- Gauthier, J., & Marquis, M.-C. (2017). Pêche récréative hivernale au poisson de fond dans le fjord du Saguenay de 1996 à 2016. Secrétariat canadien de consultation scientifique, 2017/028, 44 p.
- Gauthier, S., & Rose, G. (2002). Acoustic observation of diel vertical migration and shoaling behaviour in Atlantic redfishes. *Journal of Fish Biology*, 61(5), 1135-1153.
- Ghinter, L., Ait Youcef, W., Lambert, Y., Morgan, M. J., & Audet, C. (2021). Local, seasonal, and yearly condition of juvenile Greenland halibut revealed by the Le Cren condition index. *Transactions of the American Fisheries Society*, 150(6), 730-747.
- Ghinter, L., Anderson, C., Robert, D., Winkler, G., Bernatchez, L., & Audet, C. (2023). A first glimpse of larval ecology of halibut species in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Journal of Fish Biology*, 102(3), 712-717.
- Gibb, F. M., Régnier, T., Donald, K., & Wright, P. J. (2017). Connectivity in the early life history of sandeel inferred from otolith microchemistry. *Journal of Sea Research*, 119, 8-16.
- Gillanders, B. M. (2009). Tools for studying biological marine ecosystem interactions—natural and artificial tags. Dans I. Nagelkerken (Ed.), *Ecological connectivity among tropical coastal ecosystems* (pp. 457-492). Springer.
- Gillanders, B. M., Izzo, C., Doubleday, Z. A., & Ye, Q. (2015). Partial migration: growth varies between resident and migratory fish. *Biology letters*, 11(3), 20140850.
- Gillibrand, P., Turrell, W., Moore, D., & Adams, R. (1996). Bottom water stagnation and oxygen depletion in a Scottish sea loch. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43(2), 217-235.
- Giraldo, C., Stasko, A., Walkusz, W., Majewski, A., Rosenberg, B., Power, M., Swanson, H., & Reist, J. D. (2018). Feeding of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Canadian Beaufort Sea. *Journal of Marine Systems*, 183, 32-41.
- Grabowski, J. H., Conroy, C. W., Gittman, R. K., Kelley, J. T., Sherman, S., Sherwood, G. D., & Wippelhauser, G. (2018). Habitat associations of juvenile cod in nearshore waters. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 26(1), 1-14.
- Grabowski, T. B., & Grabowski, J. H. (2019). Early life history. Dans G. Rose (Ed.), *Atlantic cod: a bio-ecology* (pp. 133-168). John Wiley & Sons.
- Gregg, J. L., Anderl, D. M., & Kimura, D. K. (2006). Improving the precision of otolith-based age estimates for Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) with preparation methods adapted for fragile sagittae. *Fishery Bulletin*, 104(4), 643.

- Gundersen, A., Kennedy, J., Woll, A., Fossen, I., & Boje, J. (2013). Identifying potential Greenland halibut spawning areas and nursery grounds off East and South-western Greenland and its management implications. *Journal of Sea Research*, 75, 110-117.
- Harden Jones, F. R. (1968). *Fish migration*. Edward Arnold. London. 325 p.
- Hastings, A., & Botsford, L. W. (2006). Persistence of spatial populations depends on returning home. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(15), 6067-6072.
- Hedger, R. D., Atkinson, P. M., Thibault, I., & Dodson, J. J. (2008). A quantitative approach for classifying fish otolith strontium: calcium sequences into environmental histories. *Ecological Informatics*, 3(3), 207-217.
- Hickford, M. J., & Schiel, D. R. (2011). Population sinks resulting from degraded habitats of an obligate life-history pathway. *Oecologia*, 166, 131-140.
- Hobbs, J. A., Lewis, L. S., Willmes, M., Denney, C., & Bush, E. (2019). Complex life histories discovered in a critically endangered fish. *Scientific Reports*, 9(1), 16772.
- Howe, J. A., Austin, W. E., Forwick, M., Paetzel, M., Harland, R., & Cage, A. G. (2010). Fjord systems and archives: a review. *Geological Society, London, Special Publications*, 344(1), 5-15.
- Hussey, N. E., Hedges, K. J., Barkley, A. N., Treble, M. A., Peklova, I., Webber, D. M., Ferguson, S. H., Yurkowski, D. J., Kessel, S. T., & Bedard, J. M. (2017). Movements of a deep-water fish: establishing marine fisheries management boundaries in coastal Arctic waters. *Ecological Applications*, 27(3), 687-704.
- Hüssy, K., Haase, S., Mion, M., Hilvarsson, A., Radtke, K., Thomsen, T. B., Krüger-Johnsen, M., Casini, M., & Sturrock, A. M. (2024). Into the wild: coupling otolith and archival tag records to test assumptions underpinning otolith chemistry applications in wild fish. *Frontiers in Marine Science*, 11, 1365023.
- Hüssy, K., Limburg, K. E., de Pontual, H., Thomas, O. R., Cook, P. K., Heimbrand, Y., Blass, M., & Sturrock, A. M. (2021). Trace element patterns in otoliths: the role of biomineralization. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 29(4), 445-477.
- Inall, M., & Gillibrand, P. (2010). The physics of mid-latitude fjords: a review. *Geological Society, London, Special Publications*, 344(1), 17-33.
- Ingram, R. G., & El-Sabh, M. I. (1990). Fronts and mesoscale features in the St. Lawrence estuary. Dans M. I. El-Sabh & N. Silverberg (Eds.), *Oceanography of a Large-Scale Estuarine System* (Vol. 39, pp. 71-93). Springer.

- Izzo, C., Reis-Santos, P., & Gillanders, B. M. (2017). Otolith chemistry does not just reflect environmental conditions : a meta-analytic evaluation. *Fish and Fisheries*, 19(3), 441-454.
- Jutras, M., Dufour, C., Mucci, A., Cyr, F., & Gilbert, D. (2020). Temporal changes in the causes of the observed oxygen decline in the St. Lawrence Estuary. *Journal of geophysical research: oceans*, 125(12), e2020JC016577.
- Juul-Pedersen, T., Arendt, K. E., Mortensen, J., Blicher, M. E., Søgaard, D. H., & Rysgaard, S. (2015). Seasonal and interannual phytoplankton production in a sub-Arctic tidewater outlet glacier fjord, SW Greenland. *Marine Ecology Progress Series*, 524, 27-38.
- Kenchington, T. (1991). Vertical distribution and movements of larval redfishes (*Sebastes* spp.) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 11.
- Kerr, L. A., Hintzen, N. T., Cadrin, S. X., Clausen, L. W., Dickey-Collas, M., Goethel, D. R., Hatfield, E. M. C., Kritzer, J. P., & Nash, R. D. M. (2017). Lessons learned from practical approaches to reconcile mismatches between biological population structure and stock units of marine fish. *ICES Journal of Marine Science*, 74(6), 1708-1722.
- Knutsen, H., Olsen, E. M., Ciannelli, L., Espeland, S. H., Knutsen, J. A., Simonsen, J. H., Skreslet, S., & Stenseth, N. C. (2007). Egg distribution, bottom topography and small-scale cod population structure in a coastal marine system. *Marine Ecology Progress Series*, 333, 249-255.
- Kritzer, J. P., & Sale, P. F. (2006). *Marine metapopulations*. Elsevier. Amsterdam. 544 p.
- Kurlansky, M. (1999). *Un poisson à la conquête du monde ou la fabuleuse histoire de la morue*. Lattes. Paris. 333 p.
- Lalancette, L. (1984). Croissance, reproduction et régime alimentaire de la morue (*Gadus morhua*) vivant dans le fjord du Saguenay, au Québec. *Canadian Field-Naturalist*, 98, 305-314.
- Lawton, R., Wing, S., & Lewis, A. (2010). Evidence for discrete subpopulations of sea perch (*Helicolenus ercooides*) across four fjords in Fiordland, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 44(4), 309-322.
- Lazartigues, A. V., Plourde, S., Dodson, J. J., Morissette, O., Ouellet, P., & Sirois, P. (2016). Determining natal sources of capelin in a boreal marine park using otolith microchemistry. *ICES Journal of Marine Science*, 73(10), 2644-2652.

- Lazartigues, A. V., Sirois, P., & Savard, D. (2014). LA-ICP-MS analysis of small samples : carbonate reference materials and larval fish otoliths. *Geostandards and Geoanalytical Research*, 38(2), 225-240.
- Le Bris, A., Fréchet, A., Galbraith, P. S., & Wroblewski, J. S. (2013). Evidence for alternative migratory behaviours in the northern Gulf of St Lawrence population of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science*, 70(4), 793-804.
- Lee, F., & Perry, G. L. (2019). Assessing the role of off-take and source–sink dynamics in the extinction of the amphidromous New Zealand grayling (*Prototroctes oxyrhynchus*). *Freshwater Biology*, 64(10), 1747-1754.
- Leggett, W. C. (1977). The ecology of fish migrations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8, 285-308.
- Levin, L. A. (2006). Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and comparative biology*, 46(3), 282-297.
- Licandeo, R., Duplisea, D. E., Senay, C., Marentette, J. R., & McAllister, M. K. (2020). Management strategies for spasmodic stocks: a Canadian Atlantic redfish fishery case study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 77(4), 684-702.
- Lilley, R. J., & Unsworth, R. K. F. (2014). Atlantic Cod (*Gadus morhua*) benefits from the availability of seagrass (*Zostera marina*) nursery habitat. *Global Ecology and Conservation*, 2, 367-377.
- Lindegren, M., Andersen, K. H., Casini, M., & Neuenfeldt, S. (2014). A metacommunity perspective on source–sink dynamics and management: the Baltic Sea as a case study. *Ecological Applications*, 24(7), 1820-1832.
- Lindholm, J., Auster, P. J., & Knight, A. (2007). Site fidelity and movement of adult Atlantic cod *Gadus morhua* at deep boulder reefs in the western Gulf of Maine, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 342, 239-247.
- Marteinsdottir, G., Gunnarsson, B., & Suthers, I. M. (2000). Spatial variation in hatch date distributions and origin of pelagic juvenile cod in Icelandic waters. *ICES Journal of Marine Science*, 57(4), 1182-1195.
- McDowall, R. (2010). Why be amphidromous: expatrial dispersal and the place of source and sink population dynamics? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 20, 87-100.
- McRae, M. G. (2007). The potential for source-sink population dynamics in Hawaii's amphidromous fishes. *Biology of Hawaiian Streams and Estuaries. Bishop Mus. Bull. Cult. Environ. Stud*, 3, 87-98.

- Ménard, N., Pagé, M., Busque, V., Croteau, I., Picard, R., & Gobeil, D. (2007). Rapport sur l'état du parc marin du Saguenay–Saint-Laurent. Parcs Canada, 69 p.
- Méthot, R., Castonguay, M., Lambert, Y., Audet, C., & Campana, S. E. (2005). Spatio-temporal distribution of spawning and stock mixing of Atlantic cod from the northern Gulf of St. Lawrence and southern Newfoundland stocks on Burgeo Bank as revealed by maturity and trace elements of otoliths. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 36, 31-42.
- Morin, B., Power, D., & Gagnon, P. (1994). Distribution of redfish (*Sebastes* spp.) in the Gulf of St. Lawrence and in the Laurentian Channel based on RV surveys and commercial fishery catch rates. DFO Atlantic Fisheries Research Document, 94/ 91, 47 p.
- Morissette, O., Lecomte, F., Vachon, N., Drouin, A., & Sirois, P. (2021). Quantifying migratory capacity and dispersal of the invasive Tench (*Tinca tinca*) in the St. Lawrence River using otolith chemistry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 78(11), 1628-1638.
- Morissette, O., Lecomte, F., Verreault, G., Legault, M., & Sirois, P. (2016). Fully equipped to succeed: migratory contingents seen as an intrinsic potential for striped bass to exploit a heterogeneous environment early in life. *Estuaries and Coasts*, 39, 571-582.
- Mousseau, P., & Armellin, A. (1995). Synthèse des connaissances sur les communautés biologiques du Saguenay. Rapport technique. Zones d'intervention prioritaire 22 et 23. Environnement Canada - Région du Québec, Conservation de l'environnement, Centre Saint-Laurent, 246.
- MPO. (2021a). Évaluation du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2020. Secrétariat canadien de consultation scientifique, Réponse des Sciences, 2021/017, 27 p.
- MPO. (2021b). Mise à jour des indicateurs de la pêche récréative hivernale au poisson de fond dans le fjord du Saguenay, 2019-2020. Secrétariat canadien de consultation scientifique, Réponse des Sciences, 2021/003, 14 p.
- MPO. (2024a). Mise à jour de l'indicateur de l'état du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2023. Secrétariat canadien de consultation scientifique, Réponse des Sciences, 2024/002, 10 p.
- MPO. (2024b). Mise à jour des indicateurs de la pêche récréative hivernale au poisson de fond dans le fjord du Saguenay. Secrétariat canadien de consultation scientifique, Réponse des Sciences, 2024/009, 11 p.

- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19052-19059.
- Neat, F. C., Wright, P. J., Zuur, A. F., Gibb, I. M., Gibb, F. M., Tulett, D., Righton, D. A., & Turner, R. J. (2006). Residency and depth movements of a coastal group of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Marine Biology*, 148(3), 643-654.
- Nelson, T. R., DeVries, D. R., & Wright, R. A. (2018). Salinity and temperature effects on element incorporation of Gulf Killifish *Fundulus grandis* otoliths. *Estuaries and Coasts*, 41, 1164-1177.
- Neuenfeldt, S., Righton, D., Neat, F., Wright, P., Svedäng, H., Michalsen, K., Subbey, S., Steingrund, P., Thorsteinsson, V., & Pampoulie, C. (2013). Analysing migrations of Atlantic cod *Gadus morhua* in the north-east Atlantic ocean: then, now and the future. *Journal of Fish Biology*, 82(3), 741-763.
- Ni, I.-H., & Templeman, W. (1985). Reproductive cycles of redbishes (*Sebastes*) in southern Newfoundland waters. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 6(1), 57-63.
- Ouellet, P., Bui, A., & Bernier, B. (2011). Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* Walbaum, 1792) early stage distribution in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 43, 121-129.
- Ouellet, P., Lambert, Y., & Castonguay, M. (1997). Spawning of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf of St. Lawrence: a study of adult and egg distributions and characteristics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(1), 198-210.
- Pakhomova, S., Braaten, H. F. V., Yakushev, E., & Skei, J. (2014). Biogeochemical consequences of an oxygenated intrusion into an anoxic fjord. *Geochemical transactions*, 15, 1-12.
- Pan, X., Ye, Z., Xu, B., Jiang, T., Yang, J., & Tian, Y. (2020). Population connectivity in a highly migratory fish, Japanese Spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*), along the Chinese coast, implications from otolith chemistry. *Fisheries Research*, 231, 105690.
- Panfili, J., De Pontual, H., Troadec, H., & Wright, P. J. (2002). *Manuel de sclérochronologie des poissons*. Coédition Ifremer-IRD. Marseille.
- Perrin, C., Wing, S. R., & Roy, M. S. (2004). Effects of hydrographic barriers on population genetic structure of the sea star *Coscinasterias muricata* (Echinodermata, Asteroidea) in the New Zealand fiords. *Molecular Ecology*, 13(8), 2183-2195.

- Planque, B., Kristinsson, K., Astakhov, A., Bernreuther, M., Bethke, E., Drevetnyak, K., Nedreaas, K., Reinert, J., Rolskiy, A., & Sigurðsson, T. (2013). Monitoring beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the North Atlantic, current challenges and future prospects. *Aquatic Living Resources*, 26(4), 293-306.
- Popper, A. N., Ramcharitar, J., & Campana, S. E. (2005). Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology. *Marine and Freshwater Research*, 56(5), 497-504.
- Power, D. (2003). Retrospective analysis of redfish catch distribution: inferences on redfish migrations through an analysis of commercial logbook information for management Units 1–3 from 1988–1992. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 2462, 57-70.
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132(5), 652-661.
- Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press.
- R Core Team (2022). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>
- Reis-Santos, P., Tanner, S. E., Elsdon, T. S., Cabral, H. N., & Gillanders, B. M. (2013). Effects of temperature, salinity and water composition on otolith elemental incorporation of *Dicentrarchus labrax*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 446, 245-252.
- Reis-Santos, P., Tanner, S. E., França, S., Vasconcelos, R. P., Gillanders, B. M., & Cabral, H. N. (2015). Connectivity within estuaries : an otolith chemistry and muscle stable isotope approach. *Ocean & Coastal Management*, 118, 51-59.
- Richard, F. (1997). *Étude comparative de la condition et de l'état reproducteur de morues (Gadus morhua) du Fjord du Saguenay et du Golfe Saint-Laurent* [Mémoire de maîtrise Université du Québec à Chicoutimi]. Chicoutimi. 112 p.
- Robichaud, D., & Rose, G. A. (2004). Migratory behaviour and range in Atlantic cod: inference from a century of tagging. *Fish and fisheries*, 5(3), 185-214.
- Rogers, L. A., Olsen, E. M., Knutsen, H., & Stenseth, N. C. (2014). Habitat effects on population connectivity in a coastal seascape. *Marine Ecology Progress Series*, 511, 153-163.

- Roques, S., Sévigny, J.-M., & Bernatchez, L. (2002). Genetic structure of deep-water redfish, *Sebastes mentella*, populations across the North Atlantic. *Marine Biology*, 140(2), 297-307.
- Rose, G. A. (1993). Cod spawning on a migration highway in the north-west Atlantic. *Nature*, 366(6454), 458-461.
- Rose, G. A. (2019). *Atlantic cod: a bio-ecology*. John Wiley & Sons. Hoboken. 416 p.
- Rossiter, D. G. (2013). *Technical note: Optimal partitioning of soil transects with R. Version 2.1.*
- Roy, D., Hardie, D. C., Treble, M. A., Reist, J. D., & Ruzzante, D. E. (2014). Evidence supporting panmixia in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71(5), 763-774.
- Saha, A., Johansen, T., Hedeholm, R., Nielsen, E. E., Westgaard, J. I., Hauser, L., Planque, B., Cadrin, S. X., & Boje, J. (2017). Geographic extent of introgression in *Sebastes mentella* and its effect on genetic population structure. *Evolutionary Applications*, 10(1), 77-90.
- Schafer, C., Smith, J., & Côté, R. (1990). The Saguenay fjord: a major tributary to the St. Lawrence estuary. Dans *Oceanography of a Large-Scale Estuarine System* (pp. 378-420). Springer.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671-675.
- Schwalme, K., & Chouinard, G. (1999). Seasonal dynamics in feeding, organ weights, and reproductive maturation of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *ICES Journal of Marine Science*, 56(3), 303-319.
- Scott, W. B., & Scott, M. G. (1988). *Atlantic fishes of Canada*. Canadian bulletin of fisheries and aquatic sciences. Toronto. 731 p.
- Secor, D. H. (2015). *Migration ecology of marine fishes*. JHU Press.
- Seibert, G., Trites, R., & Reid, S. (1979). Deepwater exchange processes in the Saguenay Fjord. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 36(1), 42-53.
- Senay, C., Ouellette-Plante, J., Bourdages, H., Bermingham, T., Parent, G., Chabot, D., & Duplisea, D. (2021). Unit 1 redfish (*Sebastes mentella* and *S. fasciatus*) stock status in 2019 and updated information on population structure, biology, ecology, and

- current fishery closures. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document, 2021/015, 121 p.
- Sévigny, J.-M., Valentin, A., Talbot, A., & Ménard, N. (2009). Connectivité entre les populations du fjord du Saguenay et celles du golfe du Saint-Laurent. *Revue des sciences de l'eau/Journal of Water Science*, 22(2), 315-339.
- Simonsen, C., Munk, P., Folkvord, A., & Pedersen, S. (2006). Feeding ecology of Greenland halibut and sandeel larvae off West Greenland. *Marine Biology*, 149(4), 937-952.
- Sirois, P., Diab, G., Fortin, A.-L., Plourde, S., Gagné, J., & Ménard, N. (2009). Recrutement des poissons dans le fjord du Saguenay. *Revue des sciences de l'eau/Journal of Water Science*, 22(2), 341-352.
- Sohn, D., Ciannelli, L., & Duffy-Anderson, J. (2010). Distribution and drift pathways of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) during early life stages in the eastern Bering Sea and Aleutian Islands. *Fisheries Oceanography*, 19(5), 339-353.
- St-Pierre, J.-F., & de Lafontaine, Y. (1995). Fecundity and reproduction characteristics of beaked redbfish (*Sebastes fasciatus* and *S. mentella*) in the Gulf of St. Lawrence. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 2059, 32 p.
- Starr, R. M., Heine, J. N., & Johnson, K. A. (2000). Techniques for tagging and tracking deepwater rockfishes. *North American Journal of Fisheries Management*, 20(3), 597-609.
- Staveley, T. A., Jacoby, D. M., Perry, D., van der Meijs, F., Lagenfelt, I., Cremle, M., & Gullström, M. (2019). Sea surface temperature dictates movement and habitat connectivity of Atlantic cod in a coastal fjord system. *Ecology and evolution*, 9(16), 9076-9086.
- Stortini, C. H., Chabot, D., & Shackell, N. L. (2017). Marine species in ambient low-oxygen regions subject to double jeopardy impacts of climate change. *Global change biology*, 23(6), 2284-2296.
- Sturrock, A., Trueman, C., Darnaude, A., & Hunter, E. (2012). Can otolith elemental chemistry retrospectively track migrations in fully marine fishes? *Journal of Fish Biology*, 81(2), 766-795.
- Syvitski, J. P., Burrell, D. C., & Skei, J. M. (1987). *Fjords: Processes and Products*. Springer. Berlin, New York. 379
- Talbot, A., Bourgeois, A., & Sévigny, J. (1994). Biologie du sébaste Atlantique (*Sebastes* spp.) dans le fjord du Saguenay. Dans J.-M. Sévigny & C. M. Couillard (Eds.), *Le*

- fjord du Saguenay: un milieu exceptionnel de recherche*. (Vol. 2270, pp. 77-82). Rapport manuscrit canadien des sciences halieutiques et aquatiques.
- Talbot, A., & Sévigny, J. (1994). Caractéristiques de la population de flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) du fjord du Saguenay. Dans J.-M. Sévigny & C. M. Couillard (Eds.), *Le fjord du Saguenay: un milieu exceptionnel de recherche*. (Vol. 2270, pp. 65-76). Rapport manuscrit canadien des sciences halieutiques et aquatiques.
- Tamdrari, H., Brêthes, J. C., Castonguay, M., & Duplisea, D. (2012). Homing and group cohesion in Atlantic cod *Gadus morhua* revealed by tagging experiments. *Journal of Fish Biology*, 81(2), 714-727.
- Tanner, S. E., Reis-Santos, P., & Cabral, H. N. (2016). Otolith chemistry in stock delineation : a brief overview, current challenges and future prospects. *Fisheries Research*, 173, 206-213.
- Tanner, S. E., Vasconcelos, R. P., Cabral, H. N., & Thorrold, S. R. (2012). Testing an otolith geochemistry approach to determine population structure and movements of European hake in the northeast Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. *Fisheries Research*, 125-126, 198-205.
- Thomas, O. R. B., Ganio, K., Roberts, B. R., & Swearer, S. E. (2016). Trace element–protein interactions in endolymph from the inner ear of fish: implications for environmental reconstructions using fish otolith chemistry. *Metallomics*, 9(3), 239-249.
- Treble, M. A., Campana, S. E., Wastle, R. J., Jones, C. M., & Boje, J. (2008). Growth analysis and age validation of a deepwater Arctic fish, the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(6), 1047-1059.
- Valentin, A. E., Penin, X., Chanut, J.-P., Power, D., & Sévigny, J.-M. (2014). Combining microsatellites and geometric morphometrics for the study of redbfish (*Sebastes* spp.) population structure in the Northwest Atlantic. *Fisheries Research*, 154, 102-119.
- Valentin, A. E., Power, D., & Sévigny, J.-M. (2015). Understanding recruitment patterns of historically strong juvenile year classes in redbfish (*Sebastes* spp.): the importance of species identity, population structure, and juvenile migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 72(5), 774-784.
- Vanalderweireldt, L., Winkler, G., Mingelbier, M., & Sirois, P. (2019). Early growth, mortality, and partial migration of striped bass (*Morone saxatilis*) larvae and juveniles in the St. Lawrence estuary, Canada. *ICES Journal of Marine Science*, 76(7), 2235-2246.

- Vihtakari, M., Elvarsson, B. P., Treble, M., Nogueira, A., Hedges, K., Hussey, N. E., Wheeland, L., Roy, D., Ofstad, L. H., & Hallfredsson, E. H. (2022). Migration patterns of Greenland halibut in the North Atlantic revealed by a compiled mark-recapture dataset. *ICES Journal of Marine Science*, 79(6), 1902-1917.
- Vis, M. L., Carr, S. M., Bowering, W., & Davidson, W. S. (1997). Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the North Atlantic are genetically homogeneous. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(8), 1813-1821.
- Vollen, T., & Albert, O. T. (2008). Pelagic behavior of adult Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *Fishery Bulletin*, 106(4).
- Webster, R. (1973). Automatic soil-boundary location from transect data. *Journal of the International Association for Mathematical Geology*, 5, 27-37.
- Werner, J. P., Dean, Q. J., Pegg, M. A., & Hamel, M. J. (2023). Patterns in spatial use and movement of Silver Carp among tributaries and main-stem rivers: insight from otolith microchemistry analysis. *Biological Invasions*, 25(2), 471-484.
- Westgaard, J.-I., Saha, A., Kent, M., Hansen, H. H., Knutsen, H., Hauser, L., Cadrin, S. X., Albert, O. T., & Johansen, T. (2017). Genetic population structure in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) and its relevance to fishery management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(4), 475-485.
- Wheeland, L. J., & Morgan, M. J. (2020). Age-specific shifts in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) distribution in response to changing ocean climate. *ICES Journal of Marine Science*, 77(1), 230-240.
- White, J. W., Carr, M. H., Caselle, J. E., Washburn, L., Woodson, C. B., Palumbi, S. R., Carlson, P. M., Warner, R. R., Menge, B. A., & Barth, J. A. (2019). Connectivity, dispersal, and recruitment. *Oceanography*, 32(3), 50-59.
- Wing, S. R., Gibbs, M. T., & Lamare, M. D. (2003). Reproductive sources and sinks within a sea urchin, *Evechinus chloroticus*, population of a New Zealand fjord. *Marine Ecology Progress Series*, 248, 109-123.
- Woodson, C., McManus, M., Tyburczy, J., Barth, J., Washburn, L., Caselle, J., Carr, M., Malone, D., Raimondi, P., & Menge, B. (2012). Coastal fronts set recruitment and connectivity patterns across multiple taxa. *Limnology and Oceanography*, 57(2), 582-596.
- Wright, P. J., Régnier, T., Gibb, F. M., Augley, J., & Devalla, S. (2018). Identifying stock structuring in the sandeel, *Ammodytes marinus*, from otolith microchemistry. *Fisheries Research*, 199, 19-25.

- Xie, H., Aubry, C., Bélanger, S., & Song, G. (2012). The dynamics of absorption coefficients of CDOM and particles in the St. Lawrence estuarine system: biogeochemical and physical implications. *Marine Chemistry*, 128, 44-56.
- Yvelin, J.-F., Bran-Claude, & Fréchet, A. (2005). Migratory routes and stock structure of cod from the northern Gulf of St. Lawrence 3Pn, 4RS. DFO Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document, 2005/055, 50 p.
- Zeller, D., & Pauly, D. (2001). Visualisation of standardized life-history patterns. *Fish and Fisheries*, 2(4), 344-355.

