UQAC
Université du Québec
à Chicoutimi

Mortalité hivernale des jeunes de l'année du bar rayé (*Morone saxatilis*) de la population du fleuve Saint-Laurent : sélection selon la croissance et implications pour la gestion du stock

Mémoire présenté
à l'Université du Québec à Chicoutimi
comme exigence partielle
de la maîtrise en ressources renouvelables

par
HENRIQUE AMATO PERES

AVRIL 2021

RÉSUMÉ

Le bar rayé a été récemment réintroduit dans le fleuve Saint-Laurent après sa disparition dans les années 1960. Depuis lors, une étendue de tailles variant de 20 à 140 mm LT est observée en septembre chez les jeunes de l'année de la population, laissant présager que la mortalité pourrait agir de façon sélective contre les plus petits individus pendant l'hiver. L'objectif de cette étude est d'évaluer la mortalité hivernale en caractérisant les survivants, c'est-à-dire, les juvéniles 1+ qui ont survécu à leur premier hiver, en les comparant aux juvéniles 0+ échantillonnés avant la saison froide. La caractérisation se fait par l'établissement des trajectoires de croissance obtenues à partir de la microstructure des otolithes. Des différences de croissance entre les juvéniles avant et après l'hiver se sont avérées significatives sur les deux classes d'âge étudiées, celles de 2016 et de 2017, confirmant l'hypothèse d'une mortalité sélective favorisant les individus de croissance rapide. Il n'y a pas eu de différence interannuelle de la croissance des 50 premiers jours de vie au sein des groupes de juvéniles 0+ et 1+; cependant, le rayon de l'otolithe au premier annulus s'est avéré significativement plus grand chez les survivants de la classe d'âge de 2016 que ceux de 2017, ce qui pourrait indiquer une plus forte sélection pour une croissance rapide à cette année et suggère qu'il y a une variabilité interannuelle de la mortalité sélective au premier hiver de vie de ces poissons. Il n'y a pas eu de différence de la croissance des 50 premiers jours parmi les individus capturés aux différents habitats estuariens, excepté chez les survivants de la classe d'âge de 2016, où les spécimens des habitats en amont ont exprimé une croissance plus rapide que ceux échantillonnés en aval.

MOTS-CLÉS : bar rayé; fleuve Saint-Laurent; mortalité hivernale; mortalité sélective dépendante de la croissance; jeunes de l'année; microstructure des otolithes; croissance larvaire.

REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont d'abord à Pascal Sirois, qui m'a accueilli dans son laboratoire et m'a confié ce projet et ses défis. Au cours de ces années à Chicoutimi, remplies de bonnes discussions sérieuses et de « jasages » plus détendus, j'ai pu apprendre beaucoup de son expertise sur l'écologie des poissons et de son entendement pragmatique de la gestion des pêches, en plus de profiter des opportunités uniques qu'il m'a offertes.

J'aimerais remercier vivement mes codirecteurs de recherche, Julien Mainguy et Dominique Robert, pour leurs contributions indispensables pendant tout le processus, des décisions méthodologiques aux derniers détails orthographiques dans le texte. Dominique a été très généreux de me partager ses connaissances en écologie halieutique et de me rendre possible une expérience inoubliable à bord du NGCC Teleost. Julien m'a grandement éclairé en biostatistique et a poussé mon intégration au Québec avec une sortie de terrain incroyable au tout début de mon séjour en terres québecoises. J'aimerais étendre mes plus vifs remerciements aussi à Gérald Chaput et Olivier Morissette, qui ont apporté à ce mémoire des suggestions et des commentaires de première importance.

Un gros merci à toute l'équipe de la Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées (CREAE-UQAC). Je suis fier de dire que, plus que des collègues, j'y ai fait plusieurs vrais amis. D'abord Anne-Lise Fortin, la main organisatrice du laboratoire qui a guidé toute une génération à travers de son expérience avec les otolithes. Mes plus sincères remerciements aussi à mes camarades qui m'ont aidé pendant les mois de travail dur sur les lames, Stevens Gagné et William Fortin. Les discussions soit sur les travaux de recherche ou simplement sur la vie rendaient les deux plus faciles à assimiler, et en remerciant les amis Sonya Lévesque, Lucie Vanalderweireldt, Laurence Forget-Lacoursière, Isabelle Allie, Stéphane Gagnon-Harvey, Louis Landry-Massicotte, Charlotte Gauthier et Caroline Brûlé j'émane ma gratitude à tous les membres de la chaire que j'ai côtoyés.

Aux gens du MFFP qui, grâce à un travail continu, ont fait tout l'échantillonnage de ce projet et ont été impeccables lors de mes besoins d'informations ou des transferts d'échantillons. Je tiens à remercier Anne-Marie Pelletier, Éliane Valiquette, Denise Deschamps, Marc Mingelbier et Ariel Arsenault, avec qui j'ai eu plus de contact, mais j'aimerais ainsi que mon merci touche à tous les impliqués dans le projet bar rayé.

À toutes mes amies et tous mes amis des plusieurs cercles d'amitié au Québec dont je m'ennuie tellement, ceux et celles des laboratoires, des bureaux, de la chorale, de l'ISMER à Rimouski (Lola Coussau, Safouane Khamassi, Laélien Bassi et la maison jaune) et d'autres, vous avez un coin dans mon cœur. En spécial mes compagnons de quarantaine, Luciano, Roberto et Pierre-Luc, mon éternelle gratitude pour tout le support.

À ma famille et mes amis au Brésil, je vous remercie tous à travers de Lenita, Paulo et Carolina pour votre présence continue même de loin. Ce n'aurait pas été possible sans vous.

Ce mémoire n'aurait pu être réalisé sans le réseautage fécond exemplifié par ce projet, entre la Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées de l'Université du Québec à Chicoutimi (CREAE-UQAC), le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP), l'Institut des sciences de la mer de l'Université du Québec à Rimouski (UQAR-ISMER) et le regroupement stratégique Ressources Aquatiques Québec (RAQ). Il ne me reste que remercier à tous avant moi et inciter à tous après moi pour que les beaux réseaux de recherche présents au Québec se tiennent dans le futur.

« Vamos chamar o vento…
Vamos chamar o vento...
Vento que dá na vela
Vela que leva o barco
Barco que leva a gente
Gente que leva o peixe
Peixe que dá dinheiro, curimã
Curimã ê, curimã lambaio
Curimã ê, curimã lambaio »

Les chansons de Dorival Caymmi dépeignent l'atmosphère des plages de l'État brésilien de Bahia et des personnes qui y vivent en harmonie avec la mer. Celle-ci, « *O vento* », enregistrée dans les années 1950, illustre la relation symbiotique, en chaîne, entre pêcheur et nature. Il commence par invoquer le vent, qui doit frapper sur la voile, qui à son tour pousse le bateau, qui porte les gens, qui pêchent le poisson, qui assure l'argent, nécessaire pour la subsistance des communautés de pêche artisanale le long de la côte brésilienne. « *Curimã* » et « *curimã-lambaio* » sont deux des plusieurs noms communs de l'espèce de poisson *Mugil cephalus*, caractérisé dans sa propre désignation comme « *lambaio* », un argot pour insidieux, furtif, difficile à attraper.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ....iii
REMERCIEMENTS....iv
LISTE DES FIGURES....ix
LISTE DES TABLEAUX....xi
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES....xii
AVANT-PROPOS....xiii

1. Introduction générale....1

1.1 Le recrutement chez les poissons....1

1.2 Le bar rayé du fleuve Saint-Laurent....5

1.3 Objectifs du mémoire de maîtrise....10

2. Growth-selective winter mortality of young-of-the-year striped bass (*Morone saxatilis*) in the St. Lawrence estuary....12

2.1 Introduction....12

2.2 Materials and methods....16

2.2.1 Study area....16
2.2.2 Sampling....18
2.2.3 Laboratory analyses....19
2.2.4 Data analyses....20

2.3 Results....22

2.3.1 YOY juvenile size distributions, hatch date and AGR....22
2.3.2 Differences in growth trajectory between YOY and OYO....25
2.3.3 Differences in daily growth rates among habitats....28
2.3.4 Otolith radius at first annulus in OYO survivors....31

2.4 Discussion....33

2.4.1 Tracking of annual cohorts and the measure of growth-selective mortality....33
2.4.2 Growth-survival paradigm and selection for fast growth....35
2.4.3 Growth-mediated dispersion and habitat differences....41
2.4.4 Recruitment endpoint and management implications....44

3. Conclusion générale....47

3.1 Paradigme croissance-survie et « *endpoint* »....47

3.2 Sévérité des hivers....49

3.3 Croissance lente et transmission génétique.....51
3.4 Considérations finales.....53
Annexe A.....55
Annexe B.....57
Références bibliographiques.....59

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1. Distribution de fréquence des tailles des jeunes de l'année de bar rayé du FSL en septembre, entre 2013 et 2018. Les classes de longueur sont désignées à chaque 10 mm, centrées sur 15, 25, 35 mm LT (longueur totale) (par exemple, pour la classe de longueur de 20 mm, 20 ≤ LT < 30 mm).....8

Figure 1.2. Indice d'abondance des jeunes de l'année de bar rayé du FSL calculé entre 2013 et 2017. Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance à 95% et les tirets indiquent la valeur moyenne entre 2013 et 2017. Reproduit avec autorisation. Mainguy J, Valiquette E, Legault M, Pelletier A-M et L'Italien L. 2018. La réintroduction réussie du bar rayé dans le fleuve Saint-Laurent : des premiers ensemencements au suivi de la population. Plan d'action Saint-Laurent, Québec, p. 3.....9

Figure 2.1. YOY striped bass were sampled with a beach seine in September 2016 and 2017 in the fluvial and middle St. Lawrence estuary; B.S. indicates beach seine stations where no YOY was captured. OYO juveniles were captured between May and August of the next year, incidentally by eel fishing gear in UP and DOWN, and by a scientific angling sampling in IDG.....17

Figure 2.2. Size-frequency distributions of YOY striped bass captured in September 2016 (a) and 2017 (b), according to the 3 designated estuarine habitats. Size classes are assigned each 10 mm in fork length (FL), centered in 15, 25, 35 mm FL and so on (e.g. 60-mm size class = 60 ≤ FL < 70).....23

Figure 2.3. Relative frequency (within year class) of estimated hatch date of YOY striped bass captured in September 2016 (leap year not accounted for) and 2017. Dates are shown as 15M (15 May), 1J and 24J (1st and 24 June); M designates the median hatch date.....24

Figure 2.4. Average daily increment width (µm) between ages of 5 and 50 d for YOY and OYO striped bass from the 2016 and 2017 year classes. Shaded areas represent the ages in which increment width differed significantly between YOY and OYO (*post-hoc* F-tests, $p < 0.05$). Dotted lines indicate the standard deviation envelope.....26

Figure 2.5. Otolith radius (µm) cumulative distributions at the ages of 10, 20, 30, 40 and 50 d for YOY and OYO striped bass from the 2016 and 2017 year classes. Asterisks indicate when YOY and OYO otolith radius distributions differed significantly (Kolmogorov-Smirnov test, OYO > YOY hypothesis, $p < 0.01$).....28

Figure 2.6. Average daily increment width (µm) between ages of 5 and 50 d for YOY (a, b) and OYO (c, d) striped bass from the 2016 and 2017 year classes, according to designated estuarine habitats. Error bars correspond to the standard deviation. Shaded areas (c) indicate

the ages in which increment width differed significantly between IDG, UP and DOWN habitats (F-tests, $p < 0.05$).....30

Figure 2.7. Otolith radius at first annulus (µm) of OYO striped bass from the 2016 and 2017 year classes (a) and according to designated estuarine habitats (b, c). Boxplots show median, quartiles and maximum and minimum; triangles indicate the mean value; different letters (A, B) indicate significantly different means (one-way ANOVA, $p < 0.05$).....31

Figure 2.8. Size-frequency distributions (back-calculated at age 1 from otoliths) of OYO striped bass from the 2016 and 2017 year classes. Size classes are assigned each 10 mm in fork length (FL), centered in 95, 105, 115 mm FL and so on (e.g. 120-mm size class = 120 ≤ FL < 130).....32

Figure 3.1. Degrés-jours < 5 °C cumulés pour les hivers de 2014-2015 à 2019-2020, obtenus à partir de la température en sous-surface à la station hydrographique Vieux-Québec dans l'estuaire du Saint-Laurent, proche de Québec.....50

Figure A.1. Distributions de fréquence des tailles des jeunes de l'année de bar rayé du FSL sous-échantillonnés des classes d'âge de 2016 et 2017 (c, d); et classifiés selon leurs sites de capture (habitats UP, ETM et DOWN; a, b). Les classes de longueur sont désignées à chaque 10 mm centrées sur 15, 25, 35 mm etc. (par exemple, classe de longueur de 20 mm LT = 20 ≤ LT < 30 mm et ainsi de suite).....56

Figure B.1. Sur les otolithes des jeunes de l'année (YOY; a, b) et des juvéniles 1+ (OYO; c) de bar rayé du FSL, le rayon de l'otolithe (RO) et la largeur des accroissements journaliers (AJ) sont mesurés sur un axe allant du primordium (P) vers le post-rostre (PR); sur les OYO, le rayon de l'otolithe au premier annulus (PA) est aussi mesuré. Les longueurs à la fourche (LF) des individus y sont affichées.....58

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1. Statistical results for differences between life stages (YOY and OYO) within each year class, and between year classes for each life stage. RM-MANOVA were conducted either on daily increment width or on otolith radius at 5-d age intervals, to adjust the degrees of freedom of the test. The F statistic from the age × group effect is shown. OYO juveniles from the 2016 year class were also analyzed excluding individuals from IDG. If RM-MANOVA showed significant p-values (< 0.05 *), *post-hoc* F-tests were performed to indicate in which days increment width differed significantly.....27

Table 2.2. Statistical results for differences among sampled estuarine habitats in otolith radius on 5-d age intervals for YOY and OYO juveniles from the 2016 and 2017 year classes. Wilk's λ (if more than two groups were compared) or F statistic from the age × group effect are shown. If RM-MANOVA showed significant p-values (< 0.05 *), *post-hoc* F-tests were performed to indicate in which days increment width differed significantly.....29

Table 2.3. Mean length and its range of pre-wintering YOY striped bass from different populations in North America. Sampled periods are reported as in the referred studies. Lengths reported in TL were converted to FL and are indicated by an asterisk.....40

Table 2.4. Mean back-calculated length at age 1 and its range of OYO striped bass from different populations in North America. Lengths reported in TL were converted to FL and are indicated by an asterisk.....41

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

AGR	average growth rate
ANOVA	analysis of variance
ETM	estuarine turbidity maximum
FL	fork length
FSL	fleuve Saint-Laurent
IDG	Île de Grâce
LF	longueur à la fourche
LT	longueur totale
MFFP	Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs
OYO	one-year-old
RM-MANOVA	repeated-measures multivariate analysis of variance
SLR	St. Lawrence River
TL	total length
YOY	young-of-the-year
ZTM	zone de turbidité maximale

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est un travail réalisé dans le cadre de la maîtrise en ressources renouvelables de l'Université du Québec à Chicoutimi. La structure choisie est celle d'un mémoire sous forme d'article scientifique. Ainsi, le mémoire se constitue de trois chapitres, dont le principal est rédigé en anglais et mis en forme d'un article scientifique. Une introduction générale, en français, met le sujet en perspective et une conclusion générale, aussi en français, explore davantage certains points de discussion et termine ce mémoire.

L'article scientifique qui compose le chapitre principal de ce mémoire sera soumis au périodique scientifique *« ICES Journal of Marine Science » (Oxford University Press)* pour évaluation par les pairs. Il est le fruit d'une collaboration égalitaire avec trois autres co-auteurs, qui forment la direction de recherche de ce projet de maîtrise : Dominique Robert, qui a participé de la conceptualisation, de la rédaction et des corrections du manuscrit; Julien Mainguy, qui a aussi participé de la formulation des idées, de la rédaction et des corrections, ainsi que de la conception du projet et de grande partie de l'échantillonnage fait au sein du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec; et Pascal Sirois, qui, en plus de contribuer à la rédaction et aux corrections de l'article, a coordonné le projet dès sa conception jusqu'aux choix méthodologiques et analytiques.

1. Introduction générale

1.1 Le recrutement chez les poissons

Les populations de poissons sont soumises à des fluctuations naturelles d'abondance qui résultent de plusieurs processus opérant à différentes échelles spatiales et temporelles (Houde 2008). Hjort (1914) fut le premier à suggérer que ces fluctuations étaient causées plutôt par la variabilité dans le succès de reproduction et non par des patrons de migrations variables. Depuis lors, l'étude du recrutement chez les populations de poissons est une pierre angulaire en biologie de la pêche (Houde 1987). Le recrutement est un processus de population qui ajoute une nouvelle cohorte de jeunes individus à la population adulte, ayant atteint la maturité sexuelle et étant donc prête à participer du processus de reproduction. Les jeunes stades de vie sont donc considérés comme le goulot d'étranglement du succès de recrutement, sur lequel reposent les niveaux durables d'abondance des populations (Anderson 1988). Les taux de mortalité des jeunes stades de vie (œuf, larve et juvénile) de la plupart des espèces de poissons, qui suivent la stratégie évolutive de reproduction « r », sont remarquablement élevés, dépassant souvent 99,99 % (Sale 1990). Une légère variation de la mortalité des jeunes stades de vie peut avoir des effets majeurs sur la force d'une classe d'âge et sur le recrutement subséquent (Houde 1987).

La variabilité dans la mortalité des jeunes stades de vie et dans le recrutement annuel des populations de poissons fait l'objet d'un ensemble d'hypothèses connu en sciences halieutiques comme le paradigme croissance-survie, ou « *growth-survival paradigm* » (Takasuka *et al.* 2017; Khamassi *et al.* 2020). Ce paradigme énonce qu'une forte survie chez une cohorte larvaire de poissons est associée à une forte croissance de ses individus et que

la force d'une classe d'âge peut être estimée selon les taux de croissance observés chez les jeunes de l'année. Les hypothèses qui viennent appuyer ce paradigme précisent que : (1) les larves qui grandissent plus rapidement se métamorphosent à un plus jeune âge et sont donc soumises à une moindre mortalité cumulative associée à ce stade pélagique très vulnérable, ce qui constitue l'hypothèse de la durée de la période larvaire, ou « *larval stage duration* » (Houde 1987; Leggett et Deblois 1994); (2) les plus grands individus sont exposés à une moins grande gamme de prédateurs que leurs congénères de même âge, puisqu'ils atteignent des tailles refuges où ils ne sont plus disponibles pour des prédateurs limités par l'ouverture de la bouche, ce qui établit l'hypothèse « *bigger is better* » (Miller *et al.* 1988); (3) de plus forts taux de croissance sont considérés comme un reflet de meilleures conditions physiologiques qui éventuellement accordent à ces individus de croissance rapide un avantage à échapper aux prédateurs, ce qui constitue le mécanisme de prédation sélective selon la croissance, ou « *growth-selective predation* » (Takasuka *et al.* 2003, 2007). Tous ces mécanismes posent l'hypothèse qu'une croissance rapide relative pour l'espèce pendant les jeunes stades de vie est un élément clé dans la survie et donc du recrutement d'une classe d'âge.

Dans ce contexte de prédiction du recrutement selon la croissance, il est important de distinguer deux scénarios possibles lorsqu'une croissance rapide est observée chez une classe d'âge (Robert *et al.* 2007). Une possibilité est que la croissance des individus s'avère effectivement rapide en moyenne, en conséquence des conditions optimales de croissance; dans ce cas, un fort taux de survie et potentiellement un fort recrutement peuvent être attendus. L'autre scénario implique que l'observation d'une croissance moyenne rapide est conséquence d'une forte sélection contre les individus de faible croissance et probablement d'une haute mortalité au sein de la cohorte; dans ce cas, la force de la classe d'âge est donc baissée et mènera probablement à un faible recrutement (Khamassi *et al.* 2020). L'investigation de l'intensité et du degré de sélectivité de la mortalité selon la croissance est indispensable pour discerner quels sont les effets de la croissance rapide et ceux de la sélection

pour la croissance rapide sur la variabilité annuelle de la force des classes d'âge (Robert *et al.* 2007).

Pour monitorer les variations interannuelles dans la force des classes d'âge et dans le recrutement chez une population de poissons, l'estimation d'un indice annuel de recrutement est largement utilisée comme stratégie en gestion halieutique (Sissenwine 1984; Houde 2008). De nombreux indices de recrutement sont basés sur l'abondance des jeunes de l'année, ou juvéniles 0+, à la fin de la première saison de croissance, afin de déterminer la force de leur classe d'âge (Bradford 1992). Cela part de la prémisse que les forts et très variables taux de mortalité responsables de la variabilité interannuelle de la force des classes d'âge ont lieu pendant le stade larvaire et la phase initiale du stade juvénile, et donc la force de la classe d'âge est définie une fois ces périodes critiques franchies, ce qui est connu comme l'hypothèse du « *endpoint* » pour l'établissement du recrutement (Houde 1997). Les études sur le recrutement des populations de poissons sont historiquement ciblées sur le stade larvaire, puisque c'est là où le paradigme croissance-survie opère de façon plus marquée. En plus, obtenir des échantillons représentatifs des petits juvéniles est particulièrement difficile, ce jeune stade se situant entre les larves pélagiques échantillonnées facilement par des filets d'ichtyoplancton et les juvéniles assez grands pour être capturés par des engins traditionnels de pêche; de ce fait, les phases initiales du stade juvénile sont peu documentées et parfois considérées comme une boîte opaque en recherche halieutique (Sogard 1997).

Toutefois, un nombre croissant d'études met en lumière l'importance des processus liés à la croissance et à la mortalité ayant lieu pendant le stade juvénile, notamment lors du premier hiver de vie (Sogard 1997; Hurst 2007). La mortalité pendant l'hiver pour les jeunes de l'année joue un rôle significatif dans la dynamique des populations de poissons des zones tempérées, puisqu'elle peut réduire l'abondance et aussi modifier de façon substantielle la distribution de fréquence des tailles d'une classe d'âge; elle s'est avérée sélective et directionnelle contre les plus petits individus de faible croissance chez plusieurs po-

pulations de poissons d'eau douce (Miranda et Hubbard 1994; Smith et Griffith 1994; Heermann *et al.* 2009), ainsi que chez des populations marines (Schultz *et al.* 1998; Hales Jr. et Able 2001; Robert *et al.* 2007; Anderson et Scharf 2014) et d'espèces anadromes (Johnston *et al.* 2005; Moss *et al.* 2005; Byström *et al.* 2006). Plusieurs facteurs sont déterminants quant à la mortalité hivernale des jeunes de l'année, soit des facteurs intrinsèques comme l'allocation pré-hivernale d'énergie et l'épuisement des réserves énergétiques pendant la période hivernale (Hurst et Conover 2003), ainsi que l'occurrence de maladies; il y a aussi des facteurs extrinsèques comme la prédation, la disponibilité de nourriture et le stress thermique lié aux températures hivernales sévères (revu par Hurst 2007). Tous ces facteurs peuvent générer de la variabilité dans l'intensité et dans l'ampleur de sélection directionnelle de la mortalité hivernale des jeunes de l'année, affectant donc la variabilité annuelle de la force des classes d'âge chez une population de poissons.

La mortalité hivernale des jeunes de l'année a été étudiée avec différentes approches méthodologiques, incluant des expériences contrôlées (Post et Evans 1989; Johnson et Evans 1991), le suivi d'individus marqués (Svåsand et Kristiansen 1990; Willis *et al.* 1995), et la caractérisation des conditions des survivants par rapport à la population avant la période hivernale (Johnston *et al.* 2005; Robert *et al.* 2007). Cette dernière approche étant considérée la plus réaliste (Miller 1997), elle consiste à établir les conditions initiales des jeunes de l'année de la population avant une période de sélection présumée, comme l'hiver, puis d'échantillonner les survivants après cette période. Ensuite, la distribution des taux de croissance des survivants est comparée à celle de l'échantillon pré-hivernal, en utilisant les accroissements journaliers dans la microstructure des otolithes (Campana 1990; Sogard 1997). La comparaison entre les deux distributions de taux de croissance permet d'identifier, s'il y a eu, une mortalité aléatoire ou sélective en fonction de la taille et de la croissance; cette sélection peut être positive si elle agit contre les individus de grande taille et forte croissance, ou négative si elle agit contre ceux de petite taille et faible croissance (Sogard 1997).

La diminution d'abondance et les changements significatifs dans la distribution de fréquence des longueurs des jeunes de l'année lors de leur premier hiver, si non détectés et comptabilisés, peuvent représenter une source de variabilité inexpliquée importante dans le diagnostique de la force d'une classe d'âge chez des populations de poissons des zones tempérées (Sogard 1997; Hurst 2007). Investiguer ce mécanisme de mortalité hivernale et ses effets peut donc amener à un raffinement de l'estimation annuelle d'un indice de recrutement et par conséquent à une amélioration dans la prise des décisions qui constituent la gestion des stocks de poissons.

1.2 Le bar rayé du fleuve Saint-Laurent

Le bar rayé (*Morone saxatilis*) est un poisson anadrome qui peuple les estuaires et les eaux côtières de la côte Atlantique de l'Amérique du Nord. Son occurrence naturelle s'étend du fleuve Saint-Laurent (FSL) au Québec jusqu'à la rivière St. John en Floride, en plus des tributaires du Golfe du Mexique, entre la Floride et le Texas (Scott et Crossman 1973). Au Canada, historiquement il y a cinq populations indigènes de bar rayé, soit trois dans la baie de Fundy, une dans l'estuaire de la rivière Miramichi dans le sud du Golfe du Saint-Laurent, et une dans l'estuaire du FSL (COSEPAC 2012). Le bar rayé fait l'objet d'importantes pêcheries commerciales et récréatives sur la côte Est de l'Amérique du Nord, notamment parce qu'il s'agit d'une espèce reconnue pour son caractère très combatif. Sa reproduction a lieu au printemps, lorsque les adultes migrent vers l'amont des eaux côtières et estuariennes (Scott et Crossman 1973). Des variations des conditions environnementales des estuaires et souvent l'impact humain sur ceux-ci provoquent une forte variabilité dans le recrutement annuel du bar rayé (Cooper et Polgar 1981), ce qui rend la gestion de ces stocks très complexe.

Comme d'autres populations de bar rayé en Amérique du Nord qui firent face à des déclins importants (Goodyear *et al.* 1985; Richards et Rago 1999), la population du FSL décrut jusqu'à l'extinction dans les années 1960, à cause de la surpêche associée à une période naturelle de faible abondance, en plus de la perte d'habitat des juvéniles et de la pollution (Beaulieu *et al.* 1990). Après trois décennies, la population fut officiellement déclarée disparue (Trépanier et Robitaille 1996; COSEPAC 2004). Un plan de rétablissement a été produit (Robitaille *et al.* 2011) et la réintroduction de larves et de juvéniles de bar rayé, provenant de la population de la rivière Miramichi et élevés en pisciculture, s'est produite entre 2002 et 2015 (MPO 2017). Un nombre total de 34,5 millions de larves et de plus de 19 000 juvéniles et adultes de bar rayé ont été ensemencés dans l'estuaire du Saint-Laurent (Valiquette *et al.* 2017).

Plusieurs études ont fait état du succès de la réintroduction de la nouvelle population de bar rayé du FSL, en confirmant l'occurrence de reproduction naturelle sur deux sites, la rivière du Sud à Montmagny et la baie de Beauport à Québec (Pelletier *et al.* 2011; Valiquette *et al.* 2017). Même si les niveaux d'abondance sont inférieurs à ceux de l'ancienne population (Robitaille *et al.* 2011), la distribution de la nouvelle population semble être plus étendue que l'ancienne, c'est-à-dire du Lac Saint-Pierre jusqu'à Rivière-du-Loup sur la rive sud, et jusqu'à l'embouchure du fjord du Saguenay sur la rive nord (Valiquette *et al.* 2018). En plus, des captures en amont de l'estuaire, comme au Lac Saint-Louis à Montréal, ont été reportées par des pêcheurs (Pelletier 2009).

Suite au processus de rétablissement et selon les différences présentées par rapport à l'ancienne population, plusieurs besoins de recherche ont été identifiés afin de mieux documenter les aspects écologiques de la nouvelle population, dont le suivi d'un indice de recrutement (Robitaille *et al.* 2011) – un outil numérique utilisé pour évaluer la force des classes d'âge qui permet d'estimer la capacité de support du système pour l'espèce et, éventuellement, fournir les bases scientifiques pour l'établissement de quotas, dans le cas d'une réouverture de la pêcherie du bar rayé dans l'estuaire du Saint-Laurent. À chaque année, en sep-

tembre, un échantillonnage à la seine de rivage est effectué sur un réseau de 100 stations couvrant l'ensemble des rives et des principales îles de l'estuaire fluvial et moyen du Saint-Laurent (Valiquette *et al.* 2017; Mainguy *et al.* 2018; L'Italien *et al.* 2020). Le but est de capturer des jeunes de l'année, dont l'habitat correspond aux aires riveraines de basse profondeur, principalement à proximité des tributaires du fleuve (Valiquette *et al.* 2017). De façon systématique, les jeunes de l'année de bar rayé échantillonnés à la fin de la période estivale présentent une très grande amplitude de longueurs, soit de 20 à 140 mm LT (longueur totale; Pelletier 2016; A.-M. Pelletier, communication personnelle), accompagnée souvent d'un patron bimodal très marqué (Figure 1.1). Le fait que des individus de si petite et variable taille ne sont pas observés chez d'autres populations canadiennes de bar rayé (Conover 1990; Douglas *et al.* 2006) se situant à la limite nord de la distribution de l'espèce laisse présager que la mortalité pendant le premier hiver des jeunes de l'année agit de façon sélective selon la taille contre les plus petits individus de faible croissance dans le FSL.

L'indice d'abondance des jeunes de l'année de la population de bar rayé du FSL, estimé à partir du suivi à la seine de rivage en septembre, présente une grande variabilité inter-annuelle (Figure 1.2; Mainguy *et al.* 2018; L'Italien *et al.* 2020). Cette variabilité est considérée typique des populations de cette espèce (Cooper et Polgar 1981), ainsi qu'inhérente au processus de rétablissement de la population dans l'habitat. La question sur la mortalité hivernale sélective s'avère d'importance fondamentale pour ajuster l'utilisation de cet indice d'abondance des jeunes de l'année dans le diagnostique de la force des classes d'âge. Par exemple, les classes d'âge de 2013 et de 2014 montrent un indice d'abondance plutôt similaire (Figure 1.2), tandis que leurs distributions de fréquence des tailles sont assez distinctes, avec des valeurs dominantes aux classes de longueur de 20 mm LT en 2013 et de 100 mm LT en 2014 (Figure 1.1). En 2015, les jeunes de l'année se sont montrés très abondants (Figure 1.2), mais avec une majorité présentant de très petites tailles entre 20 et 30 mm LT (Figure 1.1). Il reste clair qu'une estimation de la force des classes d'âge ne peut se baser que sur l'abondance des jeunes de l'année à la fin de la première saison estivale,

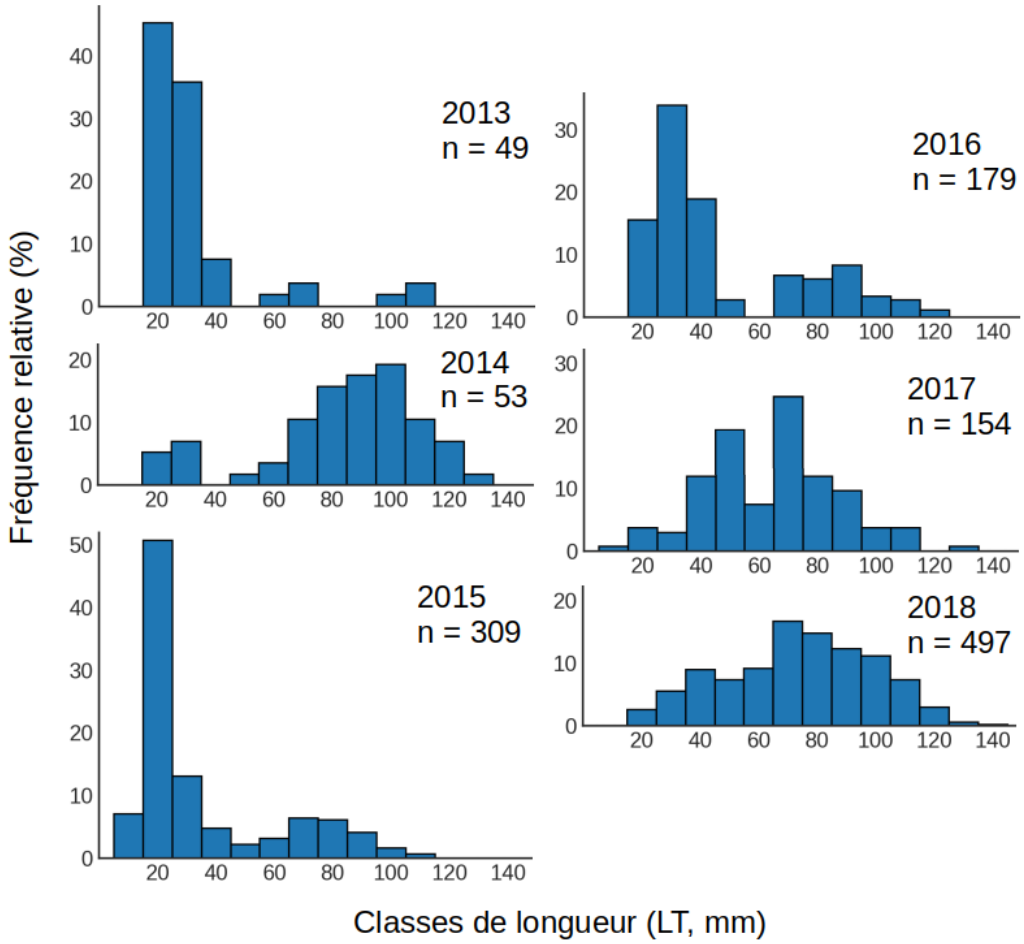

Figure 1.1. *Distribution de fréquence des tailles des jeunes de l'année de bar rayé du FSL en septembre, entre 2013 et 2018. Les classes de longueur sont désignées à chaque 10 mm, centrées sur 15, 25, 35 mm LT (longueur totale) (par exemple, pour la classe de longueur de 20 mm, 20 ≤ LT < 30 mm).*

mais aussi sur la distribution de taille de ces individus et éventuellement sur une valeur seuil de taille minimale de survie hivernale.

Les jeunes de l'année de bar rayé expriment aussi, dès le début de leur première saison de croissance, un comportement de dispersion et migration partielle à partir de l'estuaire fluvial et de l'amont de la zone de turbidité maximale (ZTM) vers des secteurs plus

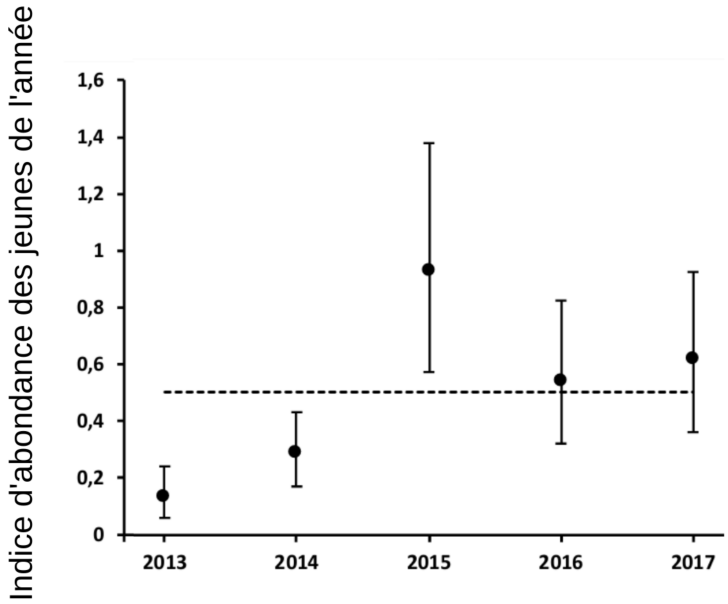

Figure 1.2. *Indice d'abondance des jeunes de l'année de bar rayé du FSL calculé entre 2013 et 2017. Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance à 95% et les tirets indiquent la valeur moyenne entre 2013 et 2017. Reproduit avec autorisation. Mainguy J, Valiquette E, Legault M, Pelletier A-M et L'Italien L. 2018. La réintroduction réussie du bar rayé dans le fleuve Saint-Laurent : des premiers ensemencements au suivi de la population. Plan d'action Saint-Laurent, Québec, p. 3.*

salins jusqu'en aval de la ZTM de l'estuaire du Saint-Laurent (Morissette *et al.* 2016; Vanalderweireldt *et al.* 2020). L'hypothèse courante pour expliquer l'observation des contingents migratoires chez cette population est que la forte compétition dans les habitats en amont, qui sont optimaux pour la croissance larvaire et post-larvaire du bar rayé, cause une dispersion des individus de croissance plus lente vers l'aval de l'estuaire (Morissette *et al.* 2016; Vanalderweireldt *et al.* 2019a). Dans ce nouvel habitat, les coûts énergétiques de la migration vers un environnement plus salin et froid seraient compensés par une compétition moindre et par l'exploitation de nouvelles niches alimentaires (Vanalderweireldt *et al.* 2019a). Cela ferait de sorte qu'une croissance larvaire et post-larvaire plus lente est obser-

vée chez des juvéniles migrateurs lorsque comparés aux résidents en eau douce (Vanalderweireldt *et al.* 2019a), comme c'est le cas chez la population de bar rayé du fleuve Patuxent, dans la baie de Chesapeake aux États-Unis (Conroy *et al.* 2015). L'effet de la migration partielle et sa variabilité sur les fluctuations interannuelles de la force des classes d'âge, ainsi que les reflets de ce gradient spatial de croissance sur une potentielle mortalité hivernale sélective chez les jeunes de l'année de bar rayé dans l'estuaire du Saint-Laurent, demeurent inconnus.

1.3 Objectifs du mémoire de maîtrise

L'objectif de ce travail de maîtrise est de tester l'hypothèse que la mortalité hivernale chez les jeunes de l'année de la population de bar rayé du FSL est sélective selon la taille, affectant surtout les plus petits individus de croissance lente. Nous évaluons le degré de sélection selon la croissance et sa variabilité chez deux classes d'âge investiguées dans cette étude, celles de 2016 et de 2017. Pour ce faire, nous analysons la microstructure des otolithes pour examiner la croissance journalière à partir des accroissements journaliers déposés dans l'otolithe. C'est une première fois pour l'analyse de la microstructure des otolithes de juvéniles 1+ de bar rayé, c'est-à-dire ceux qui ont survécu à l'hiver; cela nous permet de comparer la croissance larvaire et post-larvaire de ces survivants avec celle des jeunes de l'année avant l'hiver et apprécier le degré de sélection dans la mortalité entre ces deux échantillons par le principe de la caractérisation des survivants.

Nous observons aussi les variations dans la croissance entre les juvéniles de bar rayé capturés dans les différents habitats le long de l'estuaire du Saint-Laurent, en suivant l'hypothèse que la dispersion et l'établissement des contingents migratoires chez les juvéniles de bar rayé sont engendrés par ces différences de croissance. L'observation de ces pa-

trons spatiaux de croissance chez des jeunes de l'année et chez des juvéniles 1+ peut nous donner les premiers indices à propos de l'effet de la migration partielle sur la mortalité lors du premier hiver pour le bar rayé du FSL.

Élucider si le paradigme de croissance et survie s'étend même après la fin de la première saison de croissance des juvéniles de bar rayé du FSL peut avoir des implications majeures dans une éventuelle estimation du recrutement annuel chez cette population. Aujourd'hui, l'évaluation de la force des classes d'âge chez d'autres populations de bar rayé en Amérique du Nord se fait de façon similaire par un suivi d'abondance des jeunes de l'année à la fin de l'été, comme dans la baie de Chesapeake (Durell et Weedon 2019; Gallagher *et al.* 2019) et dans l'estuaire du fleuve Hudson (NYSDEC 2020). De nouvelles évidences de mortalité hivernale sélective selon la croissance chez les jeunes de l'année du bar rayé du FSL, soulevées par la présente étude, peuvent contribuer à l'élaboration d'un nouveau modèle de gestion des stocks pour les populations de poissons estuariens des zones tempérées.

2. Growth-selective winter mortality of young-of-the-year striped bass (*Morone saxatilis*) in the St. Lawrence estuary

Article rédigé en anglais par Henrique Amato Peres, Dominique Robert, Julien Mainguy et Pascal Sirois; et prochainement soumis au « ICES Journal of Marine Science » (Oxford University Press) *pour évaluation par les pairs.*

2.1 Introduction

Fish populations are subjected to wide fluctuations in abundance, primarily attributed to annual variability in year-class strength and recruitment success (Hjort 1914; Houde 2008). Particularly high and variable mortality rates in larvae and early juveniles (Anderson 1988; Sale 1990) have led to the consideration that these life stages constitute the primary recruitment bottleneck (Houde 1997). The growth-survival paradigm suggests that faster-growing individuals within a cohort are more likely to survive the critical periods of larval and early juvenile stages and increase the potential of strong year classes (Takasuka *et al.* 2017). A positive link between growth and survival is supported by three complementary mechanisms: (1) the "larval stage duration", under which fast-growing larvae metamorphose at a younger age and thus experience a shorter larval stage with lower cumulative mortality (Houde 1987; Leggett & Deblois 1994); (2) the "bigger is better", which states that larger body size at a given age is associated with reduced probability of predation mortality from organisms targeting relatively small prey (Miller *et al.* 1988); and (3) the "growth-selective predation", by which faster growth at a given size generally reflects better physiological condition and an advantage for escaping predators (Takasuka *et al.* 2003,

2007). Because these growth-dependent mechanisms target individuals through the period considered as recruitment bottleneck, abundance indices of young-of-the-year (YOY) juveniles sampled at the end of the first growing season are commonly utilized to monitor year-class strength (Bradford 1992).

Despite the importance of growth-mortality processes acting during the larval stage, a growing body of evidence suggests that the high and variable mortality rates responsible for year-class strength variability can extend into later in the juvenile stage (Fennie *et al.* 2020; Khamassi *et al.* 2020). This is especially true in temperate and boreal fish populations where mortality during the first winter may result in important decreases in YOY abundance (Sogard 1997; Hurst 2007). Massive winter mortality events are often size-selective and directed against the smallest individuals within the population, due to their higher susceptibility to predation, diseases and energy depletion (Anderson 1988; Sogard 1997; Hurst 2007).

Winter mortality in fishes has been studied using different approaches, including controlled experiments (e.g. Post & Evans 1989; Johnson & Evans 1991; Hales Jr. & Able 2001), tracking of tagged individuals (e.g. Svåsand & Kristiansen 1990; Willis *et al.* 1995), monitoring of length-frequency distributions over time (e.g. Hurst & Conover 1998) and characterizing the survivors relative to the original population (e.g. Meekan & Fortier 1996; Johnston *et al.* 2005; Robert et al. 2007; Khamassi *et al.* 2020), the latter consisting in comparing growth trajectories of the same year class before and after winter, using otolith daily increments (Sogard 1997). Because selection favouring large and fast-growing individuals is likely to occur throughout the harsh winter period, comparing growth trajectories or growth rate distributions before and after the overwintering period offers the potential to appreciate the level of selective mortality attributed to processes occurring during winter. In general, the comparison of growth rate frequency distributions between sequential life stages also allows to investigate the timing of the "endpoint" for the establishment of a given year class, corresponding to the life stage when the magnitude and variability of mor-

tality rates stabilize at relatively low levels, and year-class strength is set (Robert *et al.* 2007; Khamassi *et al.* 2020).

The striped bass (*Morone saxatilis*) is an anadromous fish inhabiting estuaries and coastal waters along the Atlantic coast of North America, with the St. Lawrence River (SLR) striped bass population representing the northern limit of the species' range (Scott & Crossman 1973). Reproduction takes place during spring, when adults migrate upstream from coastal estuarine and marine waters (Scott & Crossman 1973). Interannual variability in environmental conditions that characterize estuaries typically lead to strong variability in striped bass annual recruitment (Cooper & Polgar 1981). The SLR striped bass population declined until its extirpation in the 1960s, due to overfishing associated with loss of juvenile habitats and pollution, during the construction of the St. Lawrence seaway (Beaulieu *et al.* 1990). Following a successful recovery plan during which striped bass were reintroduced by stocking larvae and juveniles originating from the nearby Southern Gulf of St. Lawrence population between 2002 and 2015 (Robitaille *et al.* 2011; Valiquette *et al.* 2017), natural reproduction was confirmed in Rivière du Sud near Montmagny and within the Beauport Bay near Quebec City (Pelletier *et al.* 2011; Valiquette *et al.* 2017).

The reestablished SLR striped bass population has been the object of much attention since its reintroduction. Despite an apparent wider distribution than the extirpated population within the estuary and the river, abundance levels remain low (COSEWIC 2012; Valiquette *et al.* 2017). In the reestablished population, partial migration has been documented to initiate during the first growing season, with the presence of three migratory contingents: freshwater residents, oligohaline migrants and mesohaline migrants, which migrate to different levels of salinity in the estuarine gradient (Morissette *et al.* 2016; Vanalderweireldt *et al.* 2019a). Smaller juveniles are thought to migrate downstream to avoid intraspecific and intrageneric competition in the more optimal habitats located upstream in the estuary (Vanalderweireldt *et al.* 2019a, 2019b).

The abundance of YOY juveniles of the SLR striped bass population has been monitored annually since 2012 with a beach seine survey along the river and estuary in September (Valiquette *et al.* 2017). The YOY abundance survey is based on similar procedures commonly implemented for other striped bass populations such as in the Chesapeake Bay (Durell & Weedon 2019; Gallagher *et al.* 2019) and the Hudson River (NYSDEC 2020). An annually consistent broad range from 20 to 140 mm FL (fork length) in size distribution in September is observed within YOY SLR striped bass juveniles but not in other Canadian striped bass populations (Conover 1990; Douglas *et al.* 2006), suggesting that mortality during the first winter may act as a major selective force against smaller individuals in the SLR. Therefore, winter mortality could constitute a significant bottleneck for the establishment of year-class strength. The assessment of potential size-selective winter mortality of YOY striped bass may be an important tool to improve annual recruitment estimation in that stock.

The main objective of the present study is to evaluate if growth-selective mortality operates until the first winter of life of YOY juveniles of the SLR striped bass population. To reach this objective, individual larval and early juvenile growth trajectories have been back-calculated from the examination of otolith microstructure from YOY and one-year-old (OYO) juveniles having survived through their first winter in the St. Lawrence estuary. Within a given year class, we hypothesized that OYO striped bass are generally characterized by an average faster early growth than that of pre-wintering YOY individuals. Such pattern would indicate a growth-selective winter mortality directed against slow-growing, small individuals. A second objective was to determine whether variation in observed growth within a given year class could be explained by differences along the estuarine gradient. Our approach offers the opportunity to identify potential size-selective processes related to winter mortality, which would in turn facilitate the early prediction of the proportion of YOY individuals that will eventually recruit to the population.

2.2 Materials and methods

2.2.1 Study area

The St. Lawrence estuary is one of the largest estuaries in the world, connecting the Laurentian Great Lakes basin to the Gulf of St. Lawrence and the North Atlantic Ocean (Figure 2.1). It can be divided into three portions: the fluvial estuary, a freshwater section influenced by tides; the middle estuary, characterized by a wide salinity gradient from 0 to 25 PSU and including the estuarine turbidity maximum (ETM); and the maritime estuary, where salinity stabilizes around 30 PSU (St. Lawrence Centre 1996). The habitat of YOY striped bass consists generally of shallow coastal areas located near the mouth of rivers draining into the fluvial and middle estuary (Valiquette *et al.* 2017). In this study, we designated 3 estuarine habitats, based on recent studies of the SLR striped bass population (Vanalderweireldt *et al.* 2019a, 2020): UP for upstream habitat, located in the fluvial estuary; ETM for the estuarine turbidity maximum, encompassing the portion of the estuary between the eastern point of Île d'Orléans and Île aux Coudres (Figure 2.1); and DOWN for the habitat located in the middle estuary downstream the ETM. From upstream towards downstream habitats, temperature decreases, while salinity and dissolved oxygen increase (Vanalderweireldt *et al.* 2020); turbidity is 5 to 10 times higher in the ETM than in the UP and DOWN habitats (Vanalderweireldt *et al.* 2020).

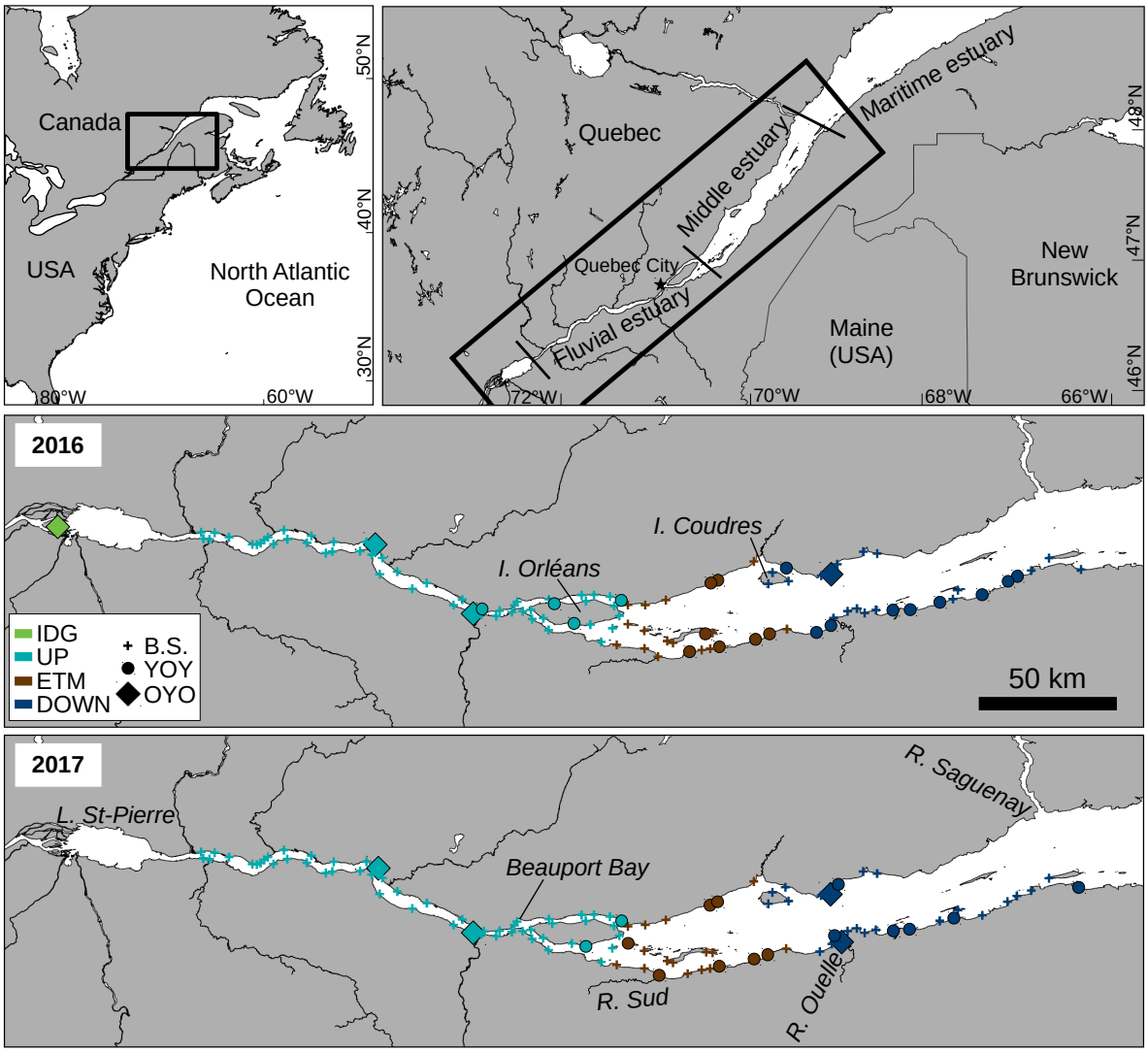

Figure 2.1. *YOY striped bass were sampled with a beach seine in September 2016 and 2017 in the fluvial and middle St. Lawrence estuary; B.S. indicates beach seine stations where no YOY was captured. OYO juveniles were captured between May and August of the next year, incidentally by eel fishing gear in UP and DOWN, and by a scientific angling sampling in IDG.*

2.2.2 Sampling

YOY striped bass were sampled with a beach seine (15-m long, 9.5-mm mesh at the wings, 6.3-mm mesh at the pocket, pulled from up to 1.4-m depths) at a total of 100 stations distributed along the fluvial and middle St. Lawrence estuary (Figure 2.1) in September 2016 and 2017, during the annual YOY abundance monitoring program carried out by the Quebec Ministry of Forests, Wildlife and Parks (MFFP). A single haul was performed at each station; if obstacles impairing the haul were present (e.g. rocks, branches), a second haul was performed immediately upstream. Totals of 179 and 158 YOY juveniles were collected in 2016 and 2017, respectively. From these specimens, a sub-sampling was done proportionally to the size-frequency distribution (10-mm size bins centered in 15, 25, 35 mm FL and so on) and the designated estuarine habitats where YOY striped bass were captured (Annex A). Totals of 49 (n = 5 in UP, 18 in ETM and 26 in DOWN) and 48 (n = 10 in UP, 25 in ETM and 13 in DOWN) YOY juveniles were analyzed respectively within the 2016 and 2017 year classes. All specimens were measured after preservation in 95% ethanol, therefore a conversion equation from fork length in ethanol to fresh fork length was used ($FL_{fresh} = 1.031 \times FL_{ethanol} - 0.5$; MFFP, unpublished data).

One-year-old (OYO) striped bass juveniles were sampled between May and August 2017 and 2018, corresponding to the 2016 and 2017 year classes. They were captured incidentally in eel fishing gear distributed along the estuary (UP and DOWN) or during scientific angling sampling (near Île de Grâce, upstream the fluvial estuary, hereafter named IDG) (Figure 2.1). Totals of 46 (n = 25 in IDG, 18 in UP and 3 in DOWN) and 15 (n = 12 in UP and 3 in DOWN) OYO juveniles were captured in 2017 and 2018, respectively. These juveniles were measured fresh, except those from IDG that were measured after being preserved frozen. A conversion equation was used to convert frozen to fresh fork length ($FL_{fresh} = 1.017 \times FL_{frozen} - 0.52$; MFFP, unpublished data).

2.2.3 Laboratory analyses

Right sagittal otoliths were extracted and mounted on microscope slides with thermoplastic glue (Crystalbond™ 509; Aremco™ products, NY, USA). Otoliths larger than 1,100-1,200 µm (radius from the core towards the post-rostrum) had part of their rostrum ground, in order to remove the typical curvature present in larger otoliths and expose more clearly the sagittal plan at the core and post-rostrum regions. Otoliths were then polished on the sagittal plan to expose daily increments, following the technique described by Secor *et al.* (1992). An abrasive sheet (1200 grit Wetordry™, 3M™) and 5- and 1-µm lapping films (3M™) were used on otoliths larger than 300-400 µm to improve readability. An optical microscope coupled to an image analysis system (Leica™ DM2500 coupled with a DFC450 camera) was used to capture micrographs of the otoliths, at 50-400 × magnifications.

Following the recommendations made by Campana (1992), we selected a measuring axis starting at the primordium towards the post-rostrum, crossing all daily increments at a 90° angle from the core (Annex B). On that axis, the primordium radius and the width of each daily increment were measured. We assumed that the first increment is deposited at the age of 4 d, based on previous studies (Houde & Morin 1990; Douglas 2001; Vanalderweireldt *et al.* 2019a). We then calculated average daily increment width from ages 4 to 50 d, after which the presence of accessory primordia and growth on different axes made the measurements less reliable as proxies for fish length (Campana 1992).

Otoliths of YOY juveniles had their daily increments also counted beyond the otolith core to determine daily age and hatch date. Three counts were performed without knowledge of fish length or estimated age. If the counts differed by < 10%, the last count was kept. Six otoliths from the 2016 year class and 5 from 2017 were rejected due to inconsistent counts (12.2% and 10.4% rejection rates, respectively). All otoliths had their maximum radius measured from the core towards the post-rostrum. OYO juveniles had their otolith radius measured at the first annulus on the same measuring axis (Annex B). All mea-

sures and counts were performed in ImageJ using the ObjectJ plugin (Schneider *et al.* 2012).

2.2.4 Data analyses

Within the otolith core microstructure, we chose to not back-calculate daily length because the morphology of OYO and larger YOY otoliths hindered the measure of otolith total radius, a key parameter needed to correctly apply the method (Campana & Jones 1992). As individuals become older, otolith three-dimensional growth in larger juveniles is irregular and makes impractical the use of these juvenile otoliths in the back-calculation of larval daily growth rates with the common back-calculation methods (Secor & Dean 1992). We have instead considered otolith daily increment widths as a proxy for growth (e.g. Robert *et al.* 2007).

A repeated-measures multivariate analysis of variance (RM-MANOVA) was used to determine if daily increment widths of YOY and OYO juveniles differed between life stages within each year class and between year classes for each life stage (Chambers & Miller 1995). The same method was used to determine if there was a significant difference in growth among YOY or OYO juveniles sampled in the different estuarine habitats. Due to the small sample size of OYO fish, in some cases we performed a RM-MANOVA on otolith radius at 5-d age intervals (5, 10, 15, …, 45 and 50 d) instead of daily increment widths, in order to adjust the degrees of freedom of the test. In this statistic, we test the significance of the age × group effect (age being the repeated-measures response of the model), which reflects differences in the pattern of individual growth between groups, either year classes, life stages or sampled habitats. If more than two groups were compared, as is the case in sampled habitats, the Wilk's λ was adopted as test statistic; when only two groups were compared, the F statistic was used (Chambers & Miller 1995). For all RM-

MANOVA with significant p-values (< 0.05), *post-hoc* F-tests were used to determine during which specific periods the measured daily increment widths differed significantly between groups (Hand & Taylor 1987). With the goal of understanding the wide length gradient of YOY striped bass observed in September, we have also calculated their average growth rate (AGR), a non-longitudinal growth measure that considers individual mean growth also after the age of 50 d and is obtained directly from the division of length at capture by daily age.

Otolith radius at first annulus of OYO striped bass were tested with a one-way ANOVA to determine if there was a significant difference between year classes and between estuarine habitats. We have back-calculated FL at age 1 with the biological intercept (BI) method (Campana & Jones 1992; FL at BI = 4.75 mm) in order to compare with other studies that present results of back-calculated sizes at age 1. Distributions, homoscedascity and residuals were analyzed via Shapiro-Wilk and Levene tests and inspected visually to ensure they complied with the requirements for RM-MANOVA and one-way ANOVA. Data treatment and statistical analyses were performed using Python 3.6.9 packages *pandas*, *numpy* and *scipy* (Virtanen *et al.* 2020), along with SAS Institute JMP™ 13 software (SAS Institute Inc. 2016).

2.3 Results

2.3.1 YOY juvenile size distributions, hatch date and AGR

In September 2016 and 2017, YOY juvenile size distributions were wide and typically bimodal (Figure 2.2). In 2016, minimum and maximum lengths observed were 25 and 121 mm FL, while in 2017 these were 14 and 126 mm FL. Mean YOY length was 51 mm FL in 2016 and 67 mm FL in 2017. Median values exhibited a larger difference between years: 40 mm FL in 2016 and 70 mm FL in 2017. Looking at a 10-mm size bins histogram (Figure 2.2), in 2016 a dominant mode was centered on the length of 30 mm and a secondary mode was observed between 70 and 90 mm (Figure 2.2a), while in 2017 the primary mode was observed around the length of 70 mm and the secondary mode was centered on the length of 50 mm (Figure 2.2b). In 2016, the majority of YOY juveniles captured in DOWN and ETM belonged to the 20-mm size class, while in 2017 a greater proportion of ETM individuals belonged to the 70-mm size class. Nearly half of the YOY striped bass sampled in 2016 in UP were characterized by sizes ranging between 90 and 110 mm, while in 2017 most individuals captured in UP belonged to the 50-mm size class (Figure 2.2).

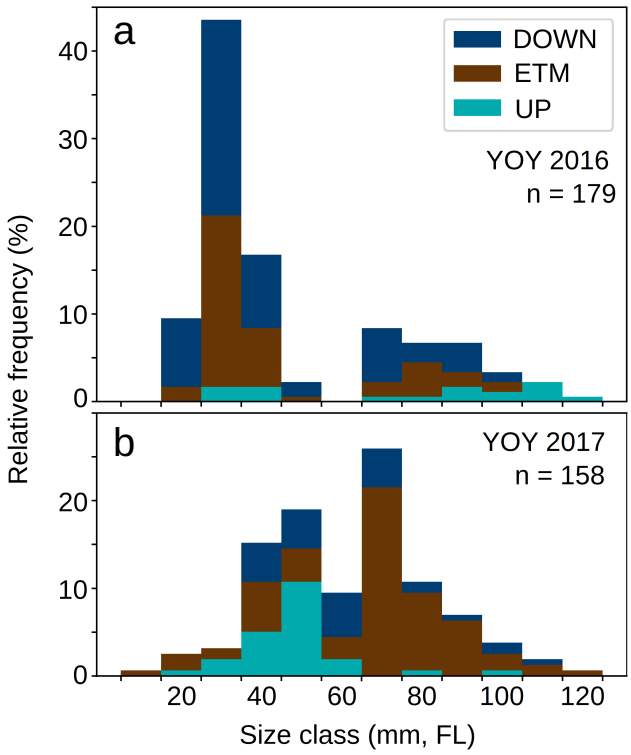

Figure 2.2. *Size-frequency distributions of YOY striped bass captured in September 2016 (a) and 2017 (b), according to the 3 designated estuarine habitats. Size classes are assigned each 10 mm in fork length (FL), centered in 15, 25, 35 mm FL and so on (e.g. 60-mm size class = 60 ≤ FL < 70).*

Back-calculated hatch date distributions of YOY striped bass captured in September were characterized by a similar hatch date range in both years, between 15 May and 24 June in 2016 (leap year not accounted for) and between 22 May and 24 June in 2017 (Figure 2.3; Welch's ANOVA, $F_{(1, 84)} = 0.02$, $p = 0.89$). Even though early hatching occurred up to 7 d earlier in 2016 relative to 2017, median hatch date in 2017 was 3 d earlier than in 2016. FL at capture in September was negatively correlated to hatch date (Spearman's $\rho = -0.70$ in 2016; $\rho = -0.73$ in 2017; $p < 0.001$ for both years).

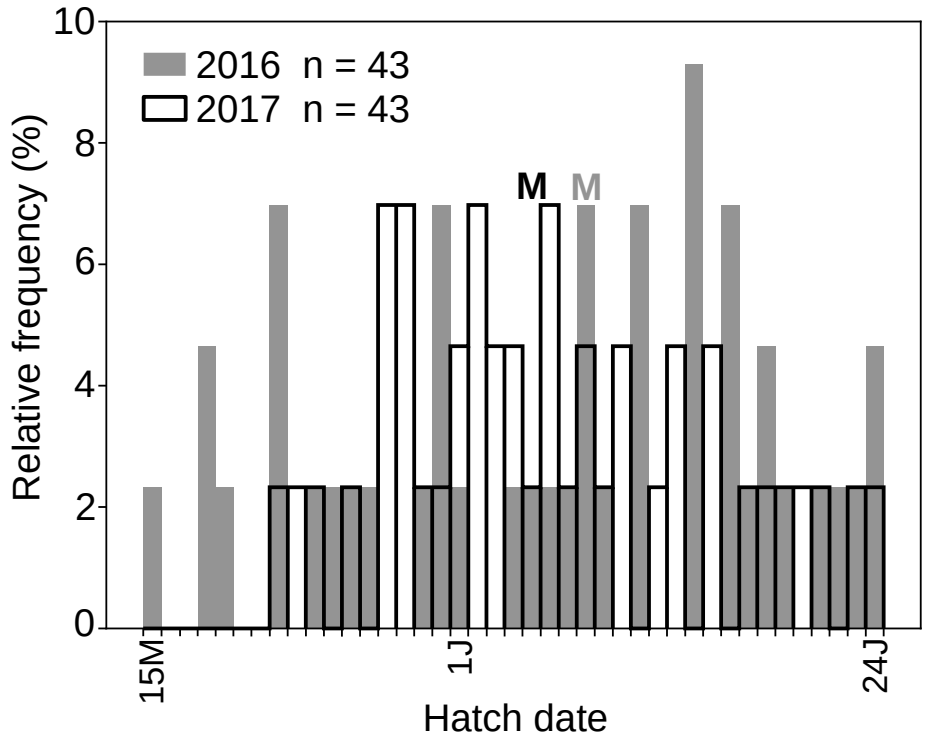

Figure 2.3. *Relative frequency (within year class) of estimated hatch date of YOY striped bass captured in September 2016 (leap year not accounted for) and 2017. Dates are shown as 15M (15 May), 1J and 24J (1st and 24 June); M designates the median hatch date.*

Average growth rates (AGR) of YOY striped bass ranged between 0.28 and 0.99 mm d^{-1} in 2016 and between 0.48 and 1.16 mm d^{-1} in 2017. Mean AGR was 0.64 mm d^{-1} in 2016 and 0.72 mm d^{-1} in 2017, although no statistically significant difference was detected (Kruskal-Wallis test, $H = 3.27$, $p = 0.07$).

2.3.2 Differences in growth trajectory between YOY and OYO

Average daily increment width during the first 50 days of life of pre-wintering YOY juveniles differed significantly from those of OYO survivors for both 2016 and 2017 year classes (Figure 2.4; RM-MANOVA, $p < 0.001$ for both year classes). In 2016, OYO showed significantly faster average growth than pre-wintering YOY as early as the age of 11 d, while in 2017 significant differences were observed from the age of 14 d (Figure 2.4; F-tests, $p < 0.05$). Since OYO juveniles from IDG were captured only for the 2016 year class, and with a different fishing method that may potentially select for larger individuals, we have also run the same test comparing pre-wintering YOY with OYO individuals captured only in UP and DOWN for the 2016 year class; growth trajectories excluding survivors from IDG still differed significantly (RM-MANOVA, $p = 0.001$; Table 2.1), from the age of 22 d (F-tests, $p < 0.05$). Otolith radius at 10-d age intervals, obtained from summed daily increment widths, showed a difference between pre-wintering YOY and OYO juveniles from the age of 30 d in 2016, and from 20 d in 2017 (Figure 2.5; Kolmogorov-Smirnov tests, $p < 0.01$).

There was no interannual difference in mean daily increment width for YOY (RM-MANOVA, $p = 0.11$; Table 2.1) nor OYO juveniles (RM-MANOVA, $p = 0.21$; Table 2.1). If OYO juveniles from IDG are excluded from this comparison, interannual difference calculated from otolith radius at 5-d age intervals exhibits faster growth in OYO juveniles from the 2017 year class compared to those from 2016 (RM-MANOVA, $p = 0.026$; Table 2.1). This same analysis with otolith radius each 5 d, conducted on OYO including juveniles from IDG, maintained the previous result of no interannual difference in OYO early growth (RM-MANOVA, $p = 0.20$; Table 2.1); however, YOY juveniles had significantly faster average growth in the 2017 year class relative to 2016 (RM-MANOVA, $p = 0.024$; Table 2.1).

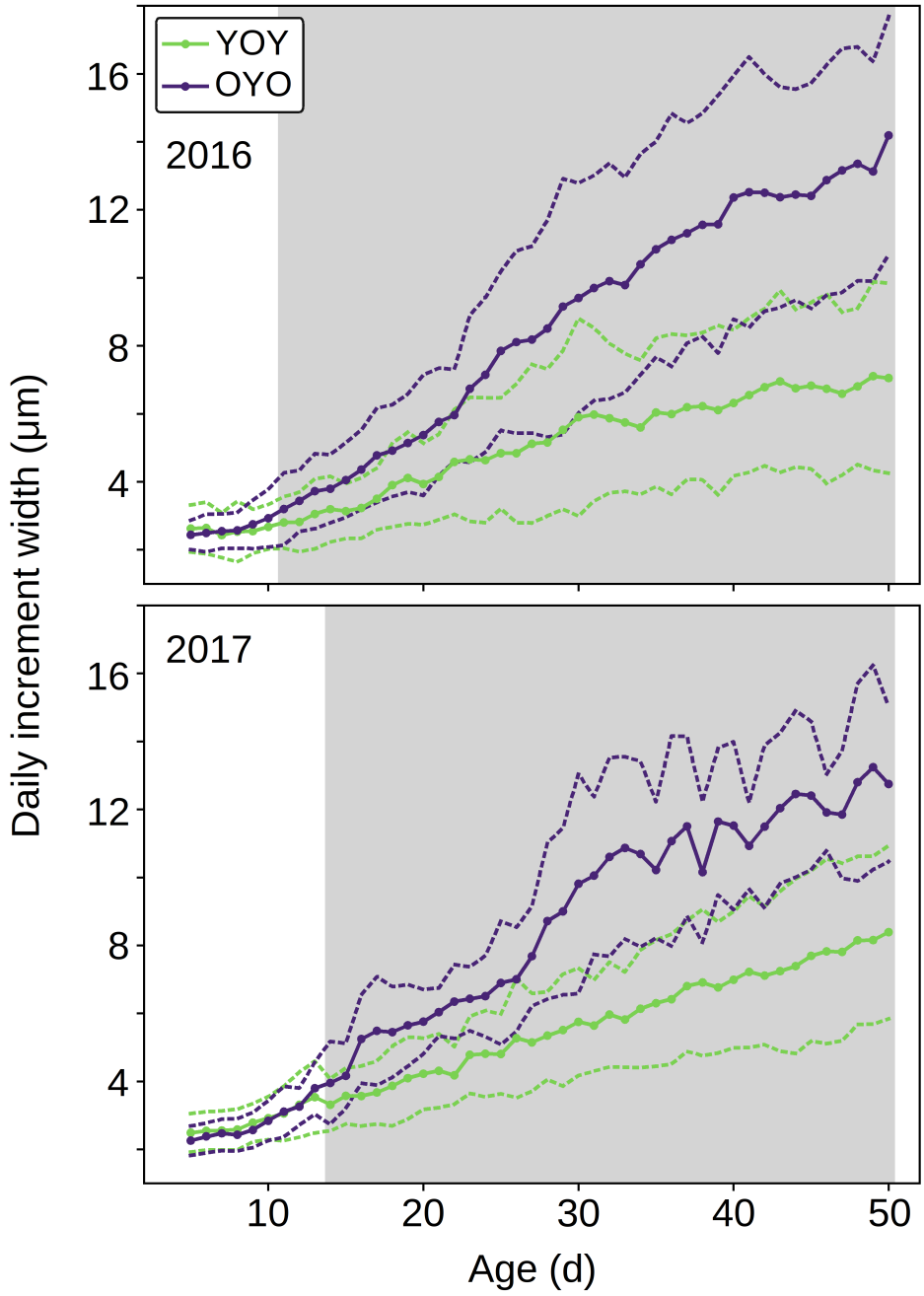

Figure 2.4. *Average daily increment width (µm) between ages of 5 and 50 d for YOY and OYO striped bass from the 2016 and 2017 year classes. Shaded areas represent the ages in which increment width differed significantly between YOY and OYO (*post-hoc *F-tests, $p < 0.05$). Dotted lines indicate the standard deviation envelope.*

Table 2.1. *Statistical results for differences between life stages (YOY and OYO) within each year class, and between year classes for each life stage. RM-MANOVA were conducted either on daily increment width or on otolith radius at 5-d age intervals, to adjust the degrees of freedom of the test. The F statistic from the age × group effect is shown. OYO juveniles from the 2016 year class were also analyzed excluding individuals from IDG. If RM-MANOVA showed significant p-values (< 0.05 *),* post-hoc *F-tests were performed to indicate in which days increment width differed significantly.*

	Between life stages		
	2016		**2017**
	YOY vs. *OYO*	*YOY* vs. *OYO* *(excluding IDG)*	*YOY* vs. *OYO*
RM-MANOVA on daily increments	$F_{(45, 49)} = 4.89$ $p < 0.001$ *	$F_{(45, 24)} = 6.21$ $p = 0.001$ *	$F_{(45, 17)} = 17.61$ $p < 0.001$ *
Post-hoc F-tests; ages (d) in which $p < 0.05$	11-50	22-50	14-50
	Between year classes		
	YOY	**OYO**	
	2016 vs. *2017*	*2016* vs. *2017*	*2016* vs. *2017* *(excluding IDG)*
RM-MANOVA on daily increments	$F_{(45, 51)} = 1.25$ $p = 0.11$	$F_{(45, 15)} = 4.44$ $p = 0.21$	-
RM-MANOVA on otolith radius each 5 d	$F_{(9, 87)} = 0.24$ $p = 0.024$ *	$F_{(9, 51)} = 0.25$ $p = 0.20$	$F_{(9, 26)} = 0.91$ $p = 0.026$ *
Post-hoc F-tests; ages (d) in which $p < 0.05$	12-13; 15; 47-48; 50	-	16-22; 24; 27-37; 39; 43-45; 49

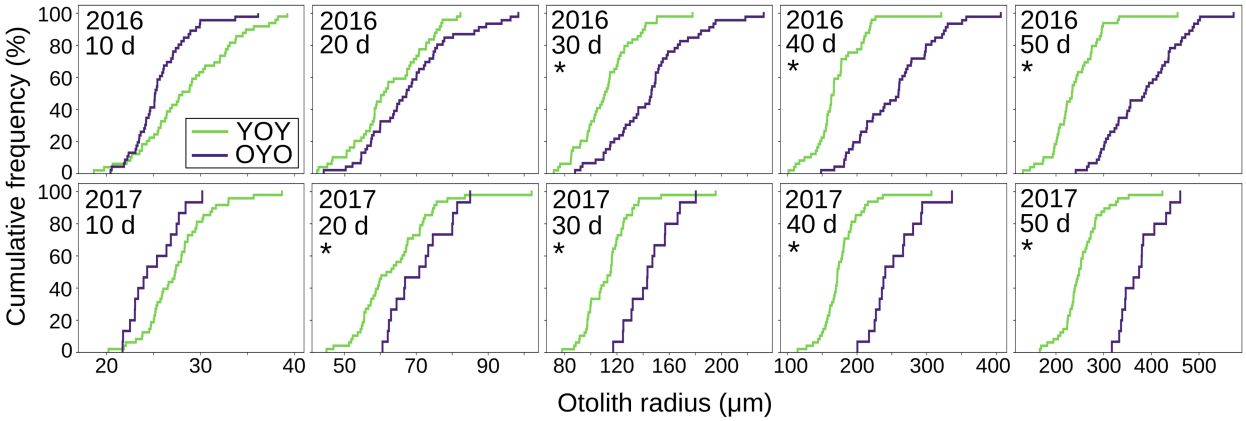

Figure 2.5. *Otolith radius (µm) cumulative distributions at the ages of 10, 20, 30, 40 and 50 d for YOY and OYO striped bass from the 2016 and 2017 year classes. Asterisks indicate when YOY and OYO otolith radius distributions differed significantly (Kolmogorov-Smirnov test, OYO > YOY hypothesis, p < 0.01).*

2.3.3 Differences in daily growth rates among habitats

In both year classes, the growth trajectory of YOY juveniles did not differ among the 3 designated estuarine habitats (Figure 2.6a, b; RM-MANOVA, p = 0.23 in 2016; p = 0.80 in 2017; Table 2.2). Yet, trends in habitat-related size distribution in September were reflected on growth trajectories: YOY in 2016 captured in UP showed slightly faster growth from the age of 25 d (Figure 2.6a), which corresponds to the 90-110 mm juveniles captured later in September (Figure 2.2); YOY in 2017 showed similar growth between habitats, although juveniles from ETM attained consistent faster growth than those from UP from the age of 40 d (Figure 2.6b), which corroborates the pattern seen in September size distribution.

OYO survivors from the 2016 year class captured at IDG were characterized by a faster growth trajectory relative to those captured in the UP and DOWN habitats, with daily increment widths ranging between 14 and 16 µm from the age of 40 d (Figure 2.6c; RM-

MANOVA, $p < 0.001$). Daily increments were significantly wider for IDG fish relative to other fish from the age of 9 d, with the exception of the age of 13 d (Table 2.2; F-tests, $p < 0.05$). OYO juveniles sampled in UP also exhibited significant faster growth rates than those from DOWN (Table 2.2; RM-MANOVA, $p = 0.013$), which were primarily observed after the age of 40 d (Table 2.2; F-tests, $p < 0.05$). No habitat-based differences were observed in growth trajectory in 2017 OYO survivors (Figure 2.6d; RM-MANOVA, $p = 0.35$; Table 2.2), despite a trend for faster growth in UP relative to DOWN.

Table 2.2. *Statistical results for differences among sampled estuarine habitats in otolith radius on 5-d age intervals for YOY and OYO juveniles from the 2016 and 2017 year classes. Wilk's λ (if more than two groups were compared) or F statistic from the age × group effect are shown. If RM-MANOVA showed significant p-values (< 0.05 *),* post-hoc *F-tests were performed to indicate in which days increment width differed significantly.*

	2016			**2017**	
	YOY	**OYO**		**YOY**	**OYO**
	Between UP, ETM and DOWN	*Between IDG, UP and DOWN*	*Between UP and DOWN*	*Between UP, ETM and DOWN*	*Between UP and DOWN*
RM-MANOVA on otolith radius each 5 d	$\lambda_{(18, 76)} = 0.59$ $p = 0.23$	$\lambda_{(18, 70)} = 0.17$ $p < 0.001$ *	$F_{(9, 11)} = 3.49$ $p = 0.013$ *	$\lambda_{(18, 74)} = 0.73$ $p = 0.80$	$F_{(9, 5)} = 2.64$ $p = 0.35$
Post-hoc F-tests; ages (d) in which $p < 0.05$	-	9-12; 14-50	10-11; 36; 40-41; 43-50	-	-

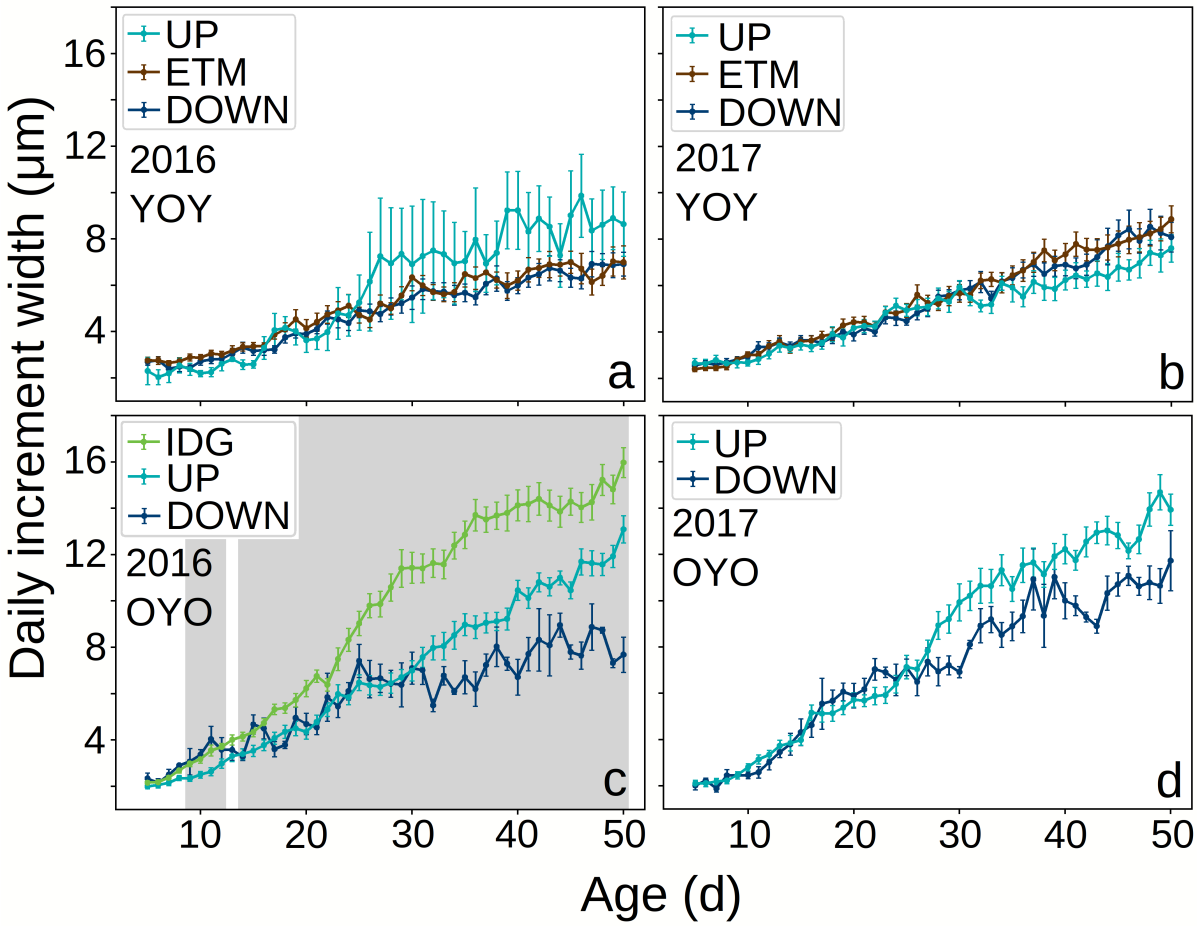

Figure 2.6. *Average daily increment width (µm) between ages of 5 and 50 d for YOY (a, b) and OYO (c, d) striped bass from the 2016 and 2017 year classes, according to designated estuarine habitats. Error bars correspond to the standard deviation. Shaded areas (c) indicate the ages in which increment width differed significantly between IDG, UP and DOWN habitats (F-tests, $p < 0.05$).*

2.3.4 Otolith radius at first annulus in OYO survivors

Mean otolith radius at first annulus in OYO juveniles from the 2016 year class (2,558 µm) was significantly larger than that of individuals from the 2017 year class (2,131 µm) (Figure 2.7a; one-way ANOVA, $F_{(1, 59)} = 60.63$, $p < 0.001$). No significant difference in mean otolith radius at first annulus was found among habitats within OYO juveniles from the 2016 year class (Figure 2.7b; one-way ANOVA, $F_{(2, 43)} = 2.23$, $p = 0.12$) nor from the 2017 year class (Figure 2.7c; one-way ANOVA, $F_{(1, 13)} = 2.99$, $p = 0.11$). Although differences were not significant, both years were characterized by a trend of larger mean otolith radius in the DOWN habitat relative to the UP habitat.

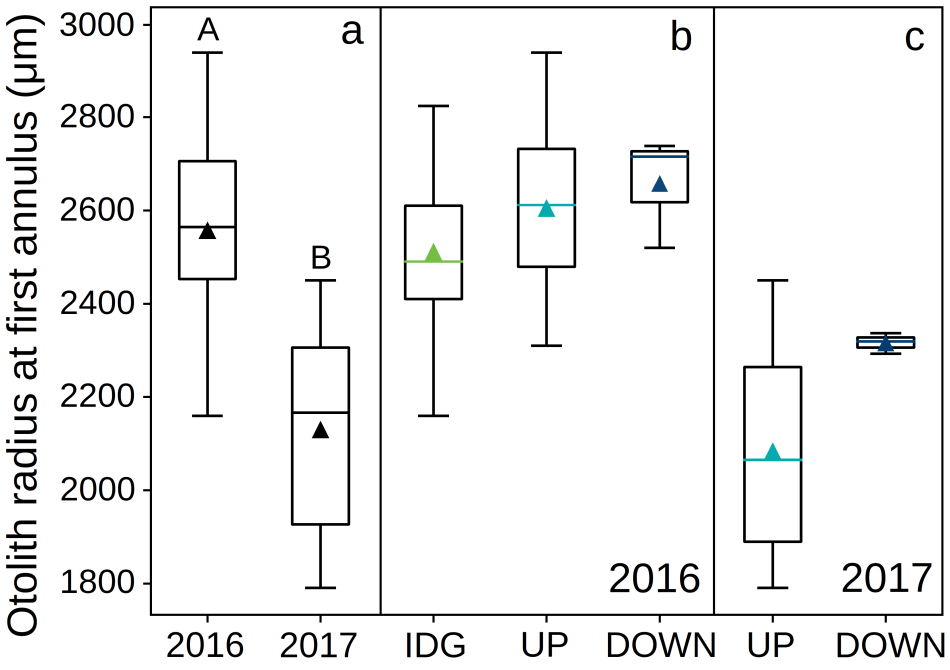

Figure 2.7. *Otolith radius at first annulus (µm) of OYO striped bass from the 2016 and 2017 year classes (a) and according to designated estuarine habitats (b, c). Boxplots show median, quartiles and maximum and minimum; triangles indicate the mean value; different letters (A, B) indicate significantly different means (one-way ANOVA, $p < 0.05$).*

Back-calculated length at age 1 from otoliths of OYO juveniles showed significantly different mean lengths between the 2016 and 2017 year classes, with respective values of 139 mm FL and 111 mm FL (one-way ANOVA, $F_{(1, 59)} = 66.42$, $p < 0.001$). Minimum and maximum back-calculated lengths at age 1 were 115 and 159 mm FL in 2016 and 91 and 130 mm FL in 2017. In OYO juveniles from 2017, a bimodal pattern was reflected in the distribution of back-calculated length at age 1 (Figure 2.8).

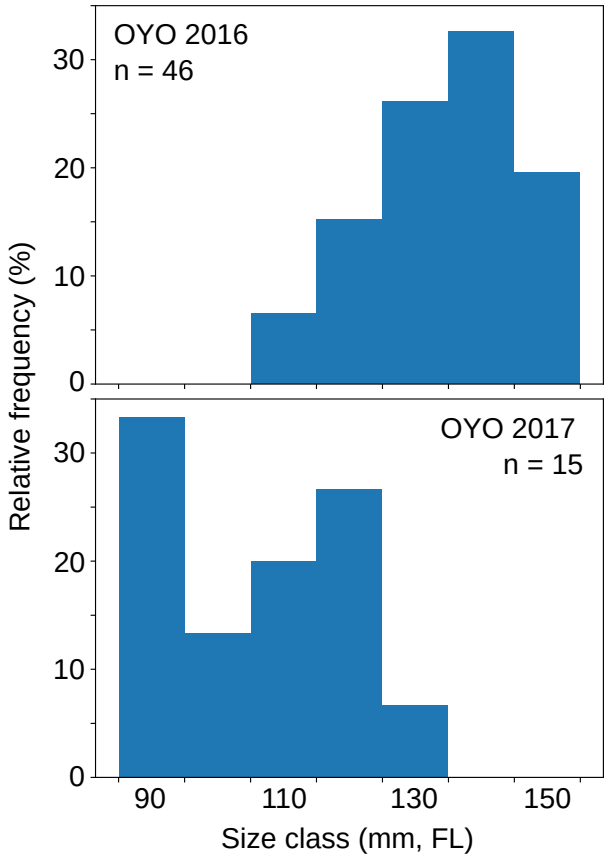

Figure 2.8. *Size-frequency distributions (back-calculated at age 1 from otoliths) of OYO striped bass from the 2016 and 2017 year classes. Size classes are assigned each 10 mm in fork length (FL), centered in 95, 105, 115 mm FL and so on (e.g. 120-mm size class = 120 ≤ FL < 130).*

2.4 Discussion

The main objective of the present study was to test the hypothesis that growth-dependent mortality, which generally characterizes the larval and early juvenile stages of YOY SLR striped bass, extends into the first winter of life and that overwinter mortality is size-selective. To do so, we considered two distinct year classes, in which we examined and contrasted the larval and early juvenile otolith growth trajectory of YOY juveniles captured in September to that of OYO survivors from the same year class sampled in the following year. In both 2016 and 2017 year classes, OYO survivors exhibited faster mean early growth than YOY juveniles, indicative of strong growth-selective mortality during the juvenile stage. Even though no spatial differences were found in the growth patterns of YOY juveniles nor OYO survivors in 2017, we observed large differences in the growth trajectory of OYO survivors among estuarine habitats for the 2016 year class, supporting the prediction of Vanalderweireldt *et al.* (2019a) that slower-growing, less competitive fish migrate towards downstream habitats in response to density-dependent mechanisms. Nonetheless, the larger mean otolith radius at first annulus observed in 2016 suggest the existence of relatively high interannual variability in growth-selective mortality during the juvenile stage until age 1.

2.4.1 Tracking of annual cohorts and the measure of growth-selective mortality

When estimating growth-dependent mortality through the comparison of a reference population and its survivors after a given period, a central premise of this method is that samples of both groups are representative of the same population of interest. Hatch date was not estimated on otoliths of OYO juveniles because of the stacking of daily increments during the first annulus formation in winter, therefore we could not confirm that OYO survivors shared the same hatch dates of YOY juveniles. However, the SLR striped bass

spawning season is known to occur between May and June, in an approximately 1-month period (Vanalderweireldt *et al.* 2019a). YOY hatch date distributions in this study covered the whole of this known hatch period of 30-40 d, which makes us confident that YOY juvenile samples are representative of the population and that OYO juveniles originated from the same YOY pre-winter sample.

Spatial variability in early growth did not exhibit significant differences among estuarine habitats in both year classes of YOY striped bass, contrary to observations of faster early growth in upstream habitats made in a previous study (Vanalderweireldt *et al.* 2019a). A trend of faster growth in individuals from UP habitat was observed in 2016, but a low sample size from this habitat (n = 5) rules out any conclusions on spatial differences in early growth. OYO from the 2016 year class sampled in upstream habitats exhibited significantly faster early growth than those sampled in downstream habitats, with OYO individuals collected by angling in IDG, upstream the fluvial estuary, exhibiting the fastest growth rates among all groups. Since this type of sampling was not conducted for the 2017 year class and may bias the comparison between pre-wintering YOY and OYO survivors, by potentially selecting for larger individuals, we have repeated some analyses excluding OYO juveniles from IDG; difference in early growth trajectory between YOY and OYO juveniles from the 2016 year class remained highly significant, as well as between UP and DOWN habitats within OYO survivors from the 2016 year class. We are thus confident that fast-growing OYO survivors from the IDG habitat did not bias the interpretation of growth-selective mortality between YOY and OYO juvenile stages.

2.4.2 Growth-survival paradigm and selection for fast growth

The growth-survival paradigm in fisheries science highlights the importance of the larval stage for recruitment variability, by considering that mortality processes during that stage are the primary source of variability in year-class strength (Houde 1987; Anderson 1988; Takasuka *et al.* 2017). This conceptual framework states that a predictive relationship exists between average growth rate observed within a larval cohort and larval survival and therefore year-class strength. Investigations on the effects of growth-dependent mechanisms in post-larval juveniles are scarce in most fish populations due to the difficulty of obtaining representative samples of a year class between the pelagic larval and the late juvenile stages. However, the susceptibility of a year class to these mechanisms may extend until the early juvenile stage and likely generates variability in year-class strength that goes undetected (Sissenwine 1984; Sogard 1997). In fact, large size variation in fish juveniles is responsible for a greater potential of detectable size-selective mortality observed in the juvenile stage compared to the larval stage, especially during the first winter of life (Sogard 1997). Processes in the early juvenile stage play a greater role in regulating fish population dynamics than historically thought, and its understanding is key to address correctly the assessment of year-class strength, recruitment annual variability and episodes such as the occurrence of exceptionally strong or weak year classes (Bradford 1992; Sogard 1997).

In the SLR striped bass population, OYO juveniles showed a faster average early growth than pre-wintering YOY individuals in both 2016 and 2017 year classes with significant differences in growth trajectory observed before the age of 15 d. This selective mortality against slow growers brings attention to early life processes like larval and early juvenile daily growth that will influence survival later until age 1, including the first autumn and winter seasons. Variability in mortality of juvenile fishes is mainly driven by predation, with a potentially strong size- or growth-dependent selection favouring fast-growing larger individuals (Sogard 1997; Van der Veer *et al.* 1997). In the Hudson River estuary, Hurst &

Conover (2003) observed a seasonally diverse growth strategy in YOY striped bass, with a priority for growth in terms of length during the summer that shifts to a priority of growth in terms of structural mass and energy reserves towards the end of the growing season, as winter approaches. Such growth strategy is likely motivated by a high risk of size-dependent predation and a low risk of starvation during summer (Hurst & Conover 2003). During the cold season, starvation and depletion of energy reserves seem to become the main sources of mortality among temperate fish populations, with a size dependence attributed to differences in energy stores relative to body length (Shuter & Post 1990; Schultz & Conover 1999). Energy losses, i.e. the usage of lipid energy reserves, during winter in Hudson River YOY striped bass were positively correlated to the energy levels at the onset of winter, which in turn were correlated to fish length attained at the moment of this shift from favouring growth in length to allocating energy in lipid reserves, during autumn (Hurst & Conover 2003). Overwintering YOY striped bass that reached larger sizes during the growing season have thus a substantial advantage in starvation endurance, due to the allometry of their energy reserves allocation relative to lean tissue, which is favoured by a larger body size (Hurst & Conover 2003). The proposed mechanisms found in the Hudson River striped bass population are likely more important in the SLR population, where the contrast in summer and winter conditions is higher.

Size-related mortality of YOY juveniles during their first winter of life was found on numerous freshwater (e.g. Miranda & Hubbard 1994; Smith & Griffith 1994; Heermann *et al.* 2009), anadromous (e.g. Johnston *et al.* 2005; Moss *et al.* 2005) and marine fish populations (e.g. Schultz *et al.* 1998; Hales Jr. & Able 2001; Robert *et al.* 2007; Anderson & Scharf 2014), including other striped bass populations in North America, e.g. in the Hudson River (Hurst & Conover 1998) and in Chesapeake Bay (Martino & Houde 2012). In the similarly northern Miramichi River striped bass population, in the Southern Gulf of St. Lawrence, YOY size-selective winter mortality is also presumed to occur (Chaput & Robichaud 1995; Robichaud-LeBlanc *et al.* 1998; Douglas *et al.* 2006). Conover (1990), by

analyzing several studies on the striped bass populations along the Atlantic coast of North America, found that back-calculated sizes at age 1 in adults of various ages are consistently larger compared to sizes measured in YOY juveniles at the end of the growing season.

In the two SLR striped bass year classes observed in this study, pre-wintering YOY showed similar early growth trajectory between years when testing for all daily increments, however YOY individuals from the 2017 year class exhibited faster growth than those from 2016 when comparing otolith radius each 5-d age intervals, with significantly different daily growth rates only at the ages of 12, 13, 15, 47, 48 and 50 d. A slightly faster early growth in 2017 YOY juveniles coincided with generally greater body sizes observed in September for that year class relative to 2016, although growth after the age of 50 d, along with size-selective mortality during the growing season, likely played a more important role in the size differences observed at the end of summer. Conover (1990) found that YOY striped bass at the end of the growing season did not differ in size across the latitudinal range of the species, with mean lengths obtained from several studies ranging between 76 and 106 mm FL (Table 2.3). When compared with other populations north of the Hudson River (Table 2.3), maximum size observed in SLR YOY striped bass in September is within the expected range, but average and particularly minimum sizes are relatively small, with the occurrence of individuals measuring 20-30 mm FL that are not observed in other populations. The presence of small slow-growing YOY juveniles in September may indicate a relatively weak size-selective mortality pressure on these individuals during the growing season and suggests that size selectivity in the period between September and the onset of winter might be stronger.

The broad range in size-frequency distribution documented in September is corroborated by the observation of a wide gradient of average growth rates (AGR). In our study, larger YOY juveniles that exhibited sizes between 110 and 120 mm FL showed AGRs ranging from 0.85 to 1.16 mm d^{-1}, while their smaller counterparts which exhibited sizes between 25 and 40 mm FL had their AGRs ranging from 0.28 to 0.55 mm d^{-1}. In a recent

study, Vanalderweireldt *et al.* (2019a) observed AGRs ranging between 0.6 and 0.9 mm d^{-1} in September for the 2014 year class of the SLR striped bass population. Conover (1990) also calculated an AGR of 0.9 mm d^{-1} for YOY juveniles at the end of the growing season from studies on Canadian striped bass populations. The broad range in AGR and size-frequency distribution consistently documented in YOY of the reestablished SLR striped bass population in September draw attention to a potentially weak, although present (Vanalderweireldt *et al.* 2019a), size selectivity in mortality during early ontogeny, signaling that predation and density-dependent mechanisms that drive growth-selective mortality during the first growing season are at lower rates than observed in other striped bass stocks, including the extirpated SLR population. It is possible that the carrying capacity for YOY juveniles in the first growing season of this reintroduced population has not been reached yet. During autumn and winter this size-dependent selection pressure increases, as demonstrated through the characterization of survivors after the first winter in our study.

Overwinter survivors initially did not differ between year classes in early growth trajectory, but a second analysis excluding the exceptionally fast-growing OYO juveniles from IDG habitat depicted a faster early growth in OYO from the 2017 year class compared to those from 2016, following the same interannual pattern observed in YOY juveniles. On the contrary, a significantly larger otolith radius at first annulus was observed in OYO survivors from the 2016 year class, opposing the interannual trend observed in OYO early growth. That highlights the importance of growth in late growing season as a determinant factor of YOY size-selective mortality during winter. Regarding the species distribution in North America, Conover (1990) found no relationship between latitude and back-calculated size at age 1 from several studies on striped bass populations from Florida to Eastern Canada; mean values ranged from 80 to 160 mm FL (Table 2.4). Interestingly, in the extirpated SLR population, relatively small sizes at age 1, down to 69 mm FL, were observed (Magnin & Beaulieu 1967; Table 2.4). In the Miramichi River, it is suggested that few YOY striped bass measuring less than 100 mm FL survive their first winter (Bernier 1996, as

cited in Douglas *et al.* 2006). Back-calculated length at age 1 in OYO juveniles in our study are within the range observed in other northern striped bass populations (Table 2.4) and suggest an interannual variability in size-dependent winter survival of YOY striped bass, as mean back-calculated size at age 1 was significantly larger in survivors from the 2016 year class compared to 2017. Despite the low number of year classes analyzed, mean back-calculated length at age 1 of OYO survivors related negatively to YOY juvenile mean length in September. In fact, smaller slow-growing YOY juveniles at the end of the growing season, like the 2016 year class of SLR striped bass relative to the 2017 year class, are more likely to undergo strong shifts in year-class average length during winter because of size-dependent mortality favouring larger-bodied individuals, as pointed out by Hurst & Conover (1998).

Table 2.3. *Mean length and its range of pre-wintering YOY striped bass from different populations in North America. Sampled periods are reported as in the referred studies. Lengths reported in TL were converted to FL and are indicated by an asterisk.*

	Pre-wintering YOY		
Striped bass population	*Year classes and period sampled*	*Mean length [range]*	*Ref.*
All latitudes	End of growing season	[76-106] mm FL	Conover 1990
Hudson River	1993-1997 Onset of winter (November)	[99-113] mm FL *	Hurst & Conover 2003
Shubenacadie River	Autumn	106 mm FL	As cited in Conover 1990
Miramichi River	1990 October	[130-160] mm FL	Chaput & Robichaud 1995
	1992 September	87 mm FL * [58-124] mm FL *	Robichaud-LeBlanc *et al.* 1998
	1991-1999 Autumn	[80-190] mm FL	Douglas *et al.* 2006
SLR (extirpated population)	Autumn	94 mm FL	Magnin & Beaulieu 1967, as cited in Conover 1990
SLR	2013-2018 September	62 mm FL [12-138] mm FL	Pelletier 2016; MFFP, unpublished data
	2016 September	51 mm FL [25-121] mm FL	This study
	2017 September	67 mm FL [14-125] mm FL	

Table 2.4. *Mean back-calculated length at age 1 and its range of OYO striped bass from different populations in North America. Lengths reported in TL were converted to FL and are indicated by an asterisk.*

	OYO juveniles		
Striped bass population	*Year classes sampled*	*Mean back-calculated length at age 1 [range]*	*Ref.*
All latitudes	-	[80-160] mm FL	Conover 1990
Annapolis River	-	160 mm FL	Dadswell *et al.* 1984, as cited in Conover 1990
Shubenacadie River	-	125 mm FL	As cited in Conover 1990
Miramichi River	1975-1982	[67-167] mm FL 119 mm FL * (median)	Chaput & Robichaud 1995, as cited in Robichaud-LeBlanc *et al.* 1998
SLR (extirpated population)	1946-1962	97 mm FL [69-124] mm FL	Magnin & Beaulieu 1967
SLR	2016	139 mm FL [115-159] mm FL	This study
	2017	111 mm FL [91-130] mm FL	

2.4.3 Growth-mediated dispersion and habitat differences

Dispersion through migratory contingents is widespread among estuarine fish species and maximizes recruitment, by expanding the population distribution into various habitats (Kerr & Secor 2012). Partial migration is triggered early in the juvenile developmental stage by both intrinsic factors, such as size, growth and condition, and extrinsic factors, like competition, prey availability and changes in temperature and flow rate (Secor 2015). Frequently a growth-mediated early dispersion is considered the main hypothesis in the development of resident and migrant contingents in estuarine fish populations. In Arctic

charr (*Salvelinus alpinus*) from northern Norway, migrants have shown faster early growth than residents (Rikardsen *et al.* 2000). In contrast, white perch (*Morone americana*) belonging to the resident contingent in the Patuxent River estuary grow consistently faster than migrants (Kraus & Secor 2004). Striped bass in Chesapeake Bay exhibit the same pattern, with faster larval growth favouring a resident behaviour (Conroy *et al.* 2015). In the SLR, it is hypothesized that slow-growing YOY striped bass adopt a migrant behaviour to avoid intraspecific and intrageneric competition in upstream habitats (Vanalderweireldt *et al.* 2019a). In our study, we have not analyzed migration with the conventionally-used otolith microchemistry method to depict migratory patterns (Campana & Thorrold 2001), but instead we are considering capture site as a proxy for contingent assignment of YOY, i.e. juveniles captured in downstream brackish waters may be considered migrants, and those captured in upstream habitats are more likely to be residents. As a result of a growth-mediated dispersion process, a spatial growth rate gradient is generally observed, with slower growth rates experienced by juvenile striped bass captured in downstream habitats.

Additionally to active growth-mediated dispersion, larval and early juvenile passive dispersion to or retention within nursery habitats can function as important regulators of survival and recruitment (Martino & Houde 2010), especially when it comes to the upper estuarine turbidity maximum (Sirois & Dodson 2000; North & Houde 2003; Vanalderweireldt *et al.* 2019a). Feeding striped bass larvae can exhibit deliberate movement behaviour according to tidal flow (Bennett *et al.* 2002) and striped bass early juveniles have presumably enough swimming capacity to maintain their position in the estuary despite high flow events (Conroy *et al.* 2015). In the Patuxent River estuary, for instance, juvenile striped bass migration is thought to occur independently of flow conditions (Conroy *et al.* 2015). However, high flow rates most likely do affect spatial distribution of fish juveniles, particularly smaller and younger individuals. This passive dispersion adds up in the same direction of active growth-mediated dispersion, possibly strengthening the along-estuary growth rate gradient observed in YOY SLR striped bass.

In the 2016 and 2017 year classes, YOY size distributions according to the designated estuarine habitats observed in September differed remarkably between years. In 2016, a fraction of YOY in UP exhibited sizes between 90 and 110 mm; it is possible that these specimens belonged to a very successful freshwater resident contingent, which previously exhibited the fastest growth rates among migratory contingents (Vanalderweireldt *et al.* 2019a). On the contrary, this pattern did not occur in 2017, when most YOY captured in UP reached maximum length up to 50 mm in September. The high frequency of 30-mm YOY in DOWN in 2016 could indicate a premature dispersion towards downstream habitats that are less favourable for early ontogeny, where these individuals probably kept slow growth rates after the age of 50 d. In 2017, most YOY in DOWN exhibited sizes from 40 to 70 mm in September and similar early growth to YOY captured in ETM and UP, which suggests a delayed downstream dispersion. Upstream habitats in the St. Lawrence estuary likely impose to YOY striped bass high competition, both intraspecific, with potential intra-cohort cannibalism, and congeneric, with white perch (*M. americana*), a species that share similar feeding niches (Vanalderweireldt *et al.* 2019a, 2019b). That ultimately forces slow-growing young striped bass to adopt a migrant behaviour (Conroy *et al.* 2015; Vanalderweireldt *et al.* 2019a) which, if initiated too early or inflicted by passive dispersion, introduces these specimens into an energetically costly habitat, with higher salinity and colder temperatures < 18 °C, less favourable for early growth (Secor *et al.* 2000; Duston *et al.* 2004).

OYO juveniles sampled at upstream habitats showed faster early growth in the 2016 year class and a non-significant trend of faster early growth in UP in 2017, with the fastest growth rates observed upstream of the fluvial estuary in IDG, in accordance with the along-estuary growth rate gradient hypothesis. However, a trend of larger average otolith radius at first annulus was observed in juveniles captured in DOWN in both year classes. In fact, foraging advantages and compensatory fast growth are expected following migration in some anadromous species, as is the case of Arctic charr from northern Norway (Rikardsen *et al.* 2000). In the St. Lawrence estuary, migrant YOY striped bass benefit from a trade-off be-

tween costly emigration and increased forage opportunities, lower competition and possibly accelerated growth in late growing season. Accordingly, Vanalderweireldt *et al.* (2019b) observed significantly higher feeding success and a different feeding niche in YOY captured in DOWN in September. In the Patuxent River striped bass population, however, Conroy *et al.* (2015) found identical trophic niches and poorer diets in migrants than in residents.

2.4.4 Recruitment endpoint and management implications

Our results highlight the importance of growth-dependent mortality occurring until the second growing season for the SLR striped bass population. Hence, the endpoint for year-class strength determination is most probably set between the end of the growing season and winter, not at the end of the first summer, when YOY abundance surveys take place for several striped bass stocks in North America. In the case of the SLR population, our results demonstrate clearly that a YOY abundance index obtained in September must not be the only tool to produce a recruitment index. The growth-survival paradigm predicts that highly variable mortality responsible for recruitment variability occurs primarily before metamorphosis, but that should not impede that a monitoring of juvenile abundance is extended until later in second year of life for several temperate fish populations. The assessment of YOY size-dependent winter mortality and its effects on abundance and size distribution of a given year class is imperative and its absence may represent a crucial source of bias in year-class strength estimation and in the management decisions implemented following it. We propose two simultaneous avenues to refine our comprehension of the endpoint timing of SLR striped bass recruitment: (1) considering a pre-winter sampling (e.g. November) to encompass growth and mortality processes occurring in autumn into the characterization of pre-wintering YOY juveniles; and (2) extending this study onto several year classes in order to test the growth-selective mortality hypothesis further and cover a

potentially high interannual variability in winter mortality and thus post-winter OYO juvenile size and abundance.

Winter survival for YOY juveniles of a northern estuarine population like the SLR striped bass is likely affected by a sum of effects stretching from early growth and dispersion to pre-winter energy allocation (Hurst & Conover 2003) and winter severity conditions (Hurst & Conover 1998; Lankford & Targett 2001). In the Hudson River striped bass population, Hurst & Conover (1998), by monitoring 8 year classes and bottom water temperature during winter, found significant correlations of post-winter OYO annual abundances with the minimum temperature observed (positively) and with the cumulative number of degree-days < 4 °C (negatively), which suggests that colder and longer winters could be associated to lower OYO striped bass abundance and eventually weaker recruitment. In the St. Lawrence estuary, harsher winter conditions and potentially high interannual fluctuations in spatial and temporal distribution of bottom water temperature could induce winter severity as an important driver in variability of winter survival for juvenile striped bass. Surveys throughout autumn and winter to continuously examine feeding, condition and size-frequency distribution, associated to the monitoring of bottom water temperature in wintering areas, could provide an additional piece of information about the relationship between winter severity and SLR juvenile striped bass survival.

Moreover, the YOY abundance index of this successfully reintroduced SLR striped bass population, based on an extensive beach seine survey conducted in September, has exhibited two- to four-fold yearly variability between 2013 and 2018 (L'Italien *et al.* 2020), which may be associated to its reestablishment process and yearly variation in spawner stock abundance. The annual measurement of longitudinal growth data on otolith microstructure, associated with other suggested techniques, would eventually provide a long-term database on recruitment variability of an important top predator in its ongoing population growth after recolonization. Year-class strength assessment refined by a robust estima-

tion of minimum size for YOY striped bass winter survival in the St. Lawrence estuary could be a new management model for other striped bass and temperate fish populations.

3. Conclusion générale

3.1 Paradigme croissance-survie et « *endpoint* »

Le paradigme croissance-survie en sciences halieutiques souligne l'effet de la croissance rapide et de la taille atteinte pour la survie des jeunes stades de vie des poissons (Takasuka *et al.* 2017; Khamassi *et al.* 2020). La performance des individus d'une jeune cohorte de larves de poisson lors de ses premiers moments de vie, à trouver de la nourriture, échapper à la prédation et grandir rapidement et atteindre des tailles refuges, est un élément clé pour déterminer leur survie et conséquemment arriver en grand nombre à recruter au stade adulte pour, à leur tour, participer au processus de reproduction et maintenir l'abondance totale de leur population. La quantité de nouvelles recrues produites chaque année, ce que l'on estime avec l'indice de recrutement, est le facteur principal pour soutenir des niveaux sains d'abondance d'un stock de poissons, et le cas échéant, pour appuyer une bonne gestion de la pêche avec, entre autres, l'établissement de quotas annuels.

Puisque les périodes critiques de forte mortalité au sein d'une cohorte sont au cours des stades larvaire et juvénile post-métamorphose, où le paradigme croissance-survie agit de façon plus notable, souvent l'indice de recrutement d'une classe d'âge est estimé à partir d'un relevé de pêche ciblant les jeunes de l'année à la fin de la période estivale (Bradford 1992). Un tel relevé sur le recrutement potentiel doit avoir lieu après le « *endpoint* », c'est-à-dire le moment où ces jeunes de l'année auraient atteint une taille pour laquelle le taux de mortalité est assez faible pour ne plus modifier substantiellement l'abondance de cette classe d'âge dans quelques années, dans le cas du bar rayé, lors du recrutement au stade adulte (Houde 1997). L'estimation du moment du « *endpoint* » est donc un outil décisif en

recherche halieutique, car elle désigne le meilleur moment pour entreprendre un suivi d'abondance d'une nouvelle classe d'âge, estimer son recrutement et, au final, mieux comprendre et aider à gérer les fluctuations d'abondance chez un stock naturel de poissons.

Pour le bar rayé du fleuve Saint-Laurent (FSL), un suivi annuel sur l'abondance des jeunes de l'année a lieu en septembre. Cependant, il était présumé que l'abondance de la classe d'âge pourrait se modifier durant le premier hiver de vie de ces poissons, puisqu'ils se retrouvent à la limite nord de la distribution de l'espèce et une mortalité hivernale sélective selon la taille a été détectée chez plusieurs populations de poissons en zones tempérées (Hurst et Conover 1998; Martino et Houde 2012; Anderson et Scharf 2014). Le « *endpoint* » pour la mortalité affectant la force des classes d'âge du bar rayé du FSL pourrait donc être après le mois de septembre de la première saison de croissance. À l'hiver, les réserves lipidiques, dont les niveaux sont tout à fait liés à la taille et donc à la croissance antérieure d'un individu, semblent être le facteur déterminant de la survie d'un jeune poisson (Hurst et Conover 2003; Hurst 2007). Chez les jeunes de l'année de bar rayé du FSL, les conditions hivernales rigoureuses ainsi qu'une étendue de tailles pré-hivernale hors du commun comparée aux autres populations de bar rayé au Canada (Conover 1990; Douglas *et al.* 2006) ont mené au besoin de tester l'hypothèse qu'une mortalité hivernale sélective contre les plus petits individus a lieu lors de leur premier hiver, dans le but de repositionner le moment du « *endpoint* » de la définition de la force des classes d'âge et améliorer la configuration et la planification du suivi du recrutement chez cette population.

À l'aide de l'otolithométrie, nous avons pu identifier un processus de sélection contre les individus de croissance lente ayant lieu pendant le premier automne et/ou le premier hiver de vie des juvéniles du bar rayé du FSL. Ce processus s'est produit chez les deux classes d'âge analysées dans notre étude, celles de 2016 et de 2017. La distribution pré-hivernale des tailles des jeunes de l'année démontre une très large amplitude et un patron bimodal à chaque année (L'Italien *et al.* 2020), ce qui propose qu'un mécanisme de mortalité hivernale sélective opère annuellement comme un important régulateur de la force des

classes d'âge et donc de l'abondance de cette population. L'évaluation de la variabilité annuelle de la force des classes d'âge doit donc d'abord passer par un diagnostique de la croissance et de la distribution de fréquence des tailles atteintes par les jeunes de l'année avant la période froide, et non seulement par le calcul d'un indice d'abondance des jeunes de l'année à la fin de leur premier été.

3.2 Sévérité des hivers

Les facteurs influençant la mortalité hivernale des jeunes de l'année sont multiples, dont l'accumulation et l'épuisement des réserves lipidiques, la prédation, les maladies, le stress physiologique/thermique et l'inanition (revu par Hurst 2007). Nous avons analysé dans cette étude les effets liés à la croissance des juvéniles et leur dispersion le long de l'estuaire, en utilisant le site de capture en tant que *proxy* pour l'appartenance aux contingents migratoires exprimés par cette population (Morissette *et al.* 2016; Vanalderweireldt *et al.* 2019a). En parallèle, nous avons investigué un autre effet extrinsèque sur la mortalité hivernale, soit les conditions de sévérité des hivers dans l'estuaire du Saint-Laurent. L'analyse de la température de l'eau en sous-surface dans une station hydrographique localisée à Québec a montré que les hivers de 2016-2017 et de 2017-2018, lesquels les classes d'âge évaluées dans notre étude ont franchis, ont été de sévérité plutôt similaire. Sur une variabilité interannuelle entre 500 et 729 degrés-jours < 5 °C observée de 2014 à 2020, les hivers de 2016-2017 et de 2017-2018 ont enregistré 588 et 610 degrés-jours < 5 °C cumulés, respectivement (Figure 3.1), ce qui les positionne comme des hivers de sévérité moyenne et équivalente entre eux lorsque comparés à la variabilité observée sur les 6 derniers hivers.

Le calcul des degrés-jours se fait à partir de la température moyenne observée à chaque jour qui, si plus basse qu'un seuil établi (dans ce cas, 5 °C), est soustraite à ce seuil et le résultat est ajouté au nombre de degrés-jours < 5 °C cumulés pour tout l'hiver. Le fait

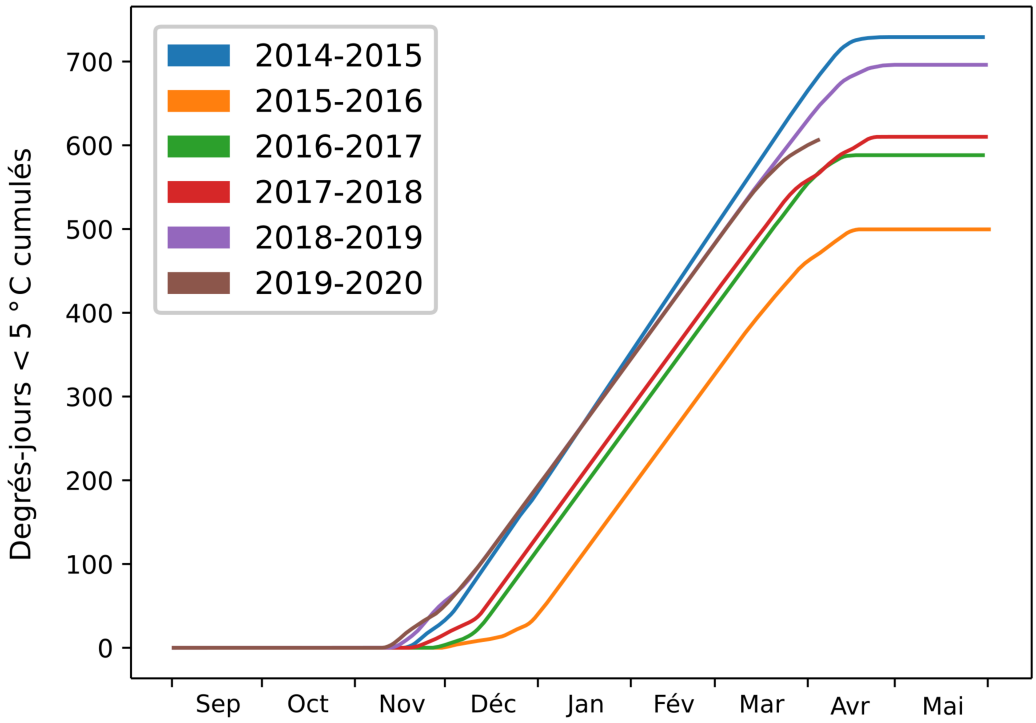

Figure 3.1. *Degrés-jours < 5 °C cumulés pour les hivers de 2014-2015 à 2019-2020, obtenus à partir de la température en sous-surface à la station hydrographique Vieux-Québec dans l'estuaire du Saint-Laurent, proche de Québec.*

que la température en sous-surface soit utilisée comme *proxy* pour la sévérité de l'hiver rend la comparaison entre années réalisable. Cependant des données de température de l'eau de fond décriraient effectivement les conditions hivernales auxquelles les juvéniles de bar rayé sont soumis, surtout si obtenues dans les sites d'hivernage de ces poissons; en plus, cela rendraient possible la comparaison avec d'autres populations de bar rayé où ces paramètres ont été étudiés, comme par exemple chez le bar rayé du fleuve Hudson (Hurst et Conover 1998). L'évaluation de la mortalité hivernale sélective des jeunes de l'année de bar rayé du FSL chez davantage de classes d'âge est nécessaire pour indiquer s'il existe un effet de la sévérité hivernale et sa variabilité sur la survie de ces juvéniles.

3.3 Croissance lente et transmission génétique

Un autre point de discussion quant à la mortalité sélective opérant au premier hiver de vie chez les juvéniles de bar rayé du FSL est son aspect évolutif et ses potentielles conséquences sur le pool génique de la population. Il est faussement perçu que l'adaptation génétique est un processus très lent, sur une échelle temporelle bien plus longue que les processus écologiques; ou que l'effet des facteurs environnementaux sur la plasticité phénotypique est tellement fort que l'influence génétique finit par être complètement masquée par celui-ci (Conover *et al.* 2005). Quelques traits individuels, toutefois, sont fortement liés au génotype, comme le taux de consommation alimentaire, le métabolisme et la capacité de croissance (Billerbeck *et al.* 2001). Une pression de sélection dirigée vers un côté du spectre des tailles peut augmenter la fréquence des allèles liés aux taux de croissance observés dans l'autre côté du spectre des tailles. Cela est une perspective de plus en plus considérée en recherche et gestion de la pêche : la science halieutique darwinienne (Conover *et al.* 2005). Les pêcheries, par exemple, ont généralement un caractère sélectif pour les grands individus, ce qui dans le temps diminue la taille moyenne des individus du stock et réduit substantiellement les débarquements (Conover et Munch 2002). Pourtant, des sources naturelles de mortalité dépendante de la taille sont aussi en cause dans cette sélection, notamment la mortalité pendant le premier hiver de vie (Schultz *et al.* 1998). En effet, le bar rayé présente le long de sa distribution un gradient montant de capacité de croissance, c'est-à-dire le maximum de taux de croissance, vers les hautes latitudes (Conover *et al.* 1997), comme d'autres espèces de poissons (revu par Conover *et al.* 2005). Les jeunes de l'année de bar rayé à la fin de leur saison de croissance, par contre, montrent des tailles similaires à travers les latitudes (Conover 1990), ce qui soutient la thèse de la croissance plus rapide vers les lieux où la saison de croissance est plus courte et, par conséquent, souligne l'importance du gradient latitudinal de sévérité pour le premier hiver de vie de ces juvéniles.

Chez la population réintroduite de bar rayé du FSL, le pool génétique correspond à celui des bars rayés de la rivière Miramichi, une population également nordique d'où les individus ensemencés dans l'estuaire du Saint-Laurent proviennent. En théorie, il s'agit d'une forte capacité de croissance sélectionnée par des hivers aussi sévères. D'après ces informations, nous soulevons deux hypothèses : (1) les facteurs génétiques responsables pour une plus faible croissance des jeunes de l'année de bar rayé du FSL arrivant au mois de septembre avec moins de 30-40 mm de longueur, eux ils réussissent à être hérités et à demeurer dans le pool génétique lors des années où l'hiver soit moins sévère et la mortalité agisse de façon moins sélective; et (2) les variations environnementales caractéristiques des habitats estuariens et les processus dépendants de la densité exercent tant d'influence sur les plus petits bars rayés que même un génotype sélectionné de forte capacité de croissance ne s'exprime pas en une forte croissance larvaire et post-larvaire. Il est probable que ces deux hypothèses opèrent ensemble pour que l'on continue à observer à chaque année une très large amplitude de tailles et de taux de croissance chez les juvéniles de bar rayé du FSL pendant leur première saison de croissance.

Il y a encore des remarques à considérer dans les hypothèses soulevées ci-haut. La présence de génotypes à croissance lente au sein du pool génique des bars rayés reproducteurs dans le FSL pourrait être due à l'ensemencement d'individus 1+ et plus âgés issus de l'aquaculture qui n'ont jamais subi la sélection du premier hiver en milieu naturel et qui aident donc à maintenir des allèles responsables pour une faible capacité de croissance. Dans ce cas, nous devrions observer de moins en moins de poissons à croissance lente au fil des ans, vu les pressions de la survie dépendante de la taille qui ne permettront pas à leurs descendants de survivre en grand nombre. La sélection étant un phénomène très complexe, il faut aussi considérer qu'il existe des mécanismes antagonistes de la croissance somatique, comme par exemple une stratégie de reproduction précoce chez de petits individus (Winemiller et Rose 1992; Heino et Kaitala 1999). Il reste à investiguer si la maturation des gonades a lieu de façon plus hâtive chez des individus de faible croissance qui survivent

jusqu'au recrutement et si cela pourrait contribuer à maintenir des génotypes à faible croissance dans le pool du stock.

3.4 Considérations finales

Les résultats obtenus dans ce travail soulignent l'importance d'estimer le moment du « *endpoint* », qui aurait lieu durant les saisons automnale et hivernale, pour la réalisation du suivi annuel de l'abondance des nouvelles classes d'âge de bar rayé du FSL. Nous suggérons ainsi un échantillonnage de jeunes de l'année étendu sur cette période, surtout près du début de l'hiver (par exemple, en novembre), pour examiner si la distribution de fréquence des tailles présente toujours un patron bimodal et indique la présence de petits individus de faible croissance, comme en septembre. L'analyse de la croissance des otolithes chez cet échantillon pourrait indiquer le niveau de sélection selon la croissance entre septembre et novembre et révéler si le « *endpoint* » a lieu à l'automne ou plus tard à l'hiver. Un échantillon pré-hivernal prélevé en novembre a aussi le potentiel de prédire une taille minimale de survie hivernale de façon empirique, lorsque la distribution pré-hivernale des tailles serait comparée aux longueurs rétro-calculées à l'âge 1 obtenues des juvéniles 1+ échantillonnés après l'hiver. Une comparaison entre les tailles et les trajectoires de croissance larvaire et post-larvaire obtenues par la microstructure des otolithes, échantillonnées à partir d'une gamme de stades de vie et d'âges mensuels des juvéniles (septembre, novembre, post-hiver), pourrait permettre d'estimer une taille de survie hivernale atteinte en septembre, ce qui serait l'idéal. Ainsi, l'estimation de la force des classes d'âge dépendrait seulement du relevé à la seine de rivage déjà effectué par le MFFP en fin d'été. Dans le cas contraire, l'autre choix serait de remettre le suivi à la seine de rivage plus tard dans la saison automnale, ce qui par contre pourrait imposer des difficultés techniques dues aux conditions météorologiques. Une troisième option serait un suivi de l'abondance post-hi-

vernale des juvéniles 1+, ce qui impose aussi des contraintes importantes vu la difficulté d'obtenir un échantillon représentatif au niveau quantitatif à ce stade de vie. De toute manière, nous soulignons l'importance de poursuivre cette étude sur plusieurs classes d'âge pour bien mesurer la variabilité interannuelle potentielle dans l'établissement du « *end-point* » et ainsi minimiser les biais potentiels de l'estimation de taille minimale de survie hivernale aussi tôt en septembre.

Finalement, les incertitudes quant à l'influence de la sévérité des hivers sur la mortalité hivernale sélective des jeunes de l'année ou quant à son impact sur la croissance larvaire et juvénile sur une échelle évolutive renforcent le besoin d'observer la population de bar rayé du FSL de près à travers de suivis multiples à long terme. La constitution de séries temporelles de données sur les distributions des tailles, l'utilisation des habitats, la migration partielle, la croissance et la mortalité hivernale, ainsi que des informations sur la sévérité des hivers dans l'estuaire du Saint-Laurent, pourraient servir comme base pour une gestion idéale du stock de bar rayé du FSL. Ces registres sont d'une valeur scientifique incalculable puisqu'ils documentent aussi le rétablissement d'une population d'un poisson prédateur de niveau trophique supérieur dans un écosystème où il prospérait jadis. L'estimation de la force de ses classes d'âge, possiblement optimisée par la comptabilisation de la mortalité hivernale sélective des jeunes de l'année, soutiendra un suivi plus précis du recrutement annuel de cette population et donc une gestion halieutique qui puisse assurer la pérennité de cette ressource.

Annexe A

Sous-échantillonnage des jeunes de l'année de bar rayé

Tous les jeunes de l'année de bar rayé échantillonnés en septembre à la seine de rivage ont été conservés en éthanol 95%, sauf 24 individus échantillonnés en 2017 dans une station située dans l'habitat ETM, puisqu'ils excédaient la limite de jeunes de l'année capturés par station stipulée par la Loi sur les espèce en péril et ont été remis à l'eau immédiatement après être mesurés. Ces individus mesuraient entre 70 et 80 mm LT et ont été rapportés dans la distribution de fréquence des tailles de tous les individus (Figure 2.2), cependant ils n'ont pas été considérés dans le processus de sous-échantillonnage.

Nous avons classifié les jeunes de l'année de bar rayé selon l'habitat où ils ont été capturés (UP, ETM et DOWN) et selon leurs classes de longueur totale à chaque 10 mm (classe de longueur de 20 mm LT = $20 \leq LT < 30$ mm et ainsi de suite). Ensuite, nous avons sélectionné aléatoirement des individus en gardant approximativement les mêmes proportions observées pour chaque habitat et pour chaque classe de longueur, et en envisageant un nombre de 50 individus sous-échantillonnés par classe d'âge. Au fur et à mesure que certains otolithes de ces jeunes de l'année étaient rejetés durant la procédure de sablage et préparation des lames, nous avons arrivé à 49 et 48 jeunes de l'année analysés pour les classes d'âge de 2016 et 2017, respectivement (Figure A.1). Les valeurs mesurées de longueur à la fourche (LF) ont été ensuite adoptées de façon standardisée au lieu de la longueur totale (LT) pour la suite des analyses.

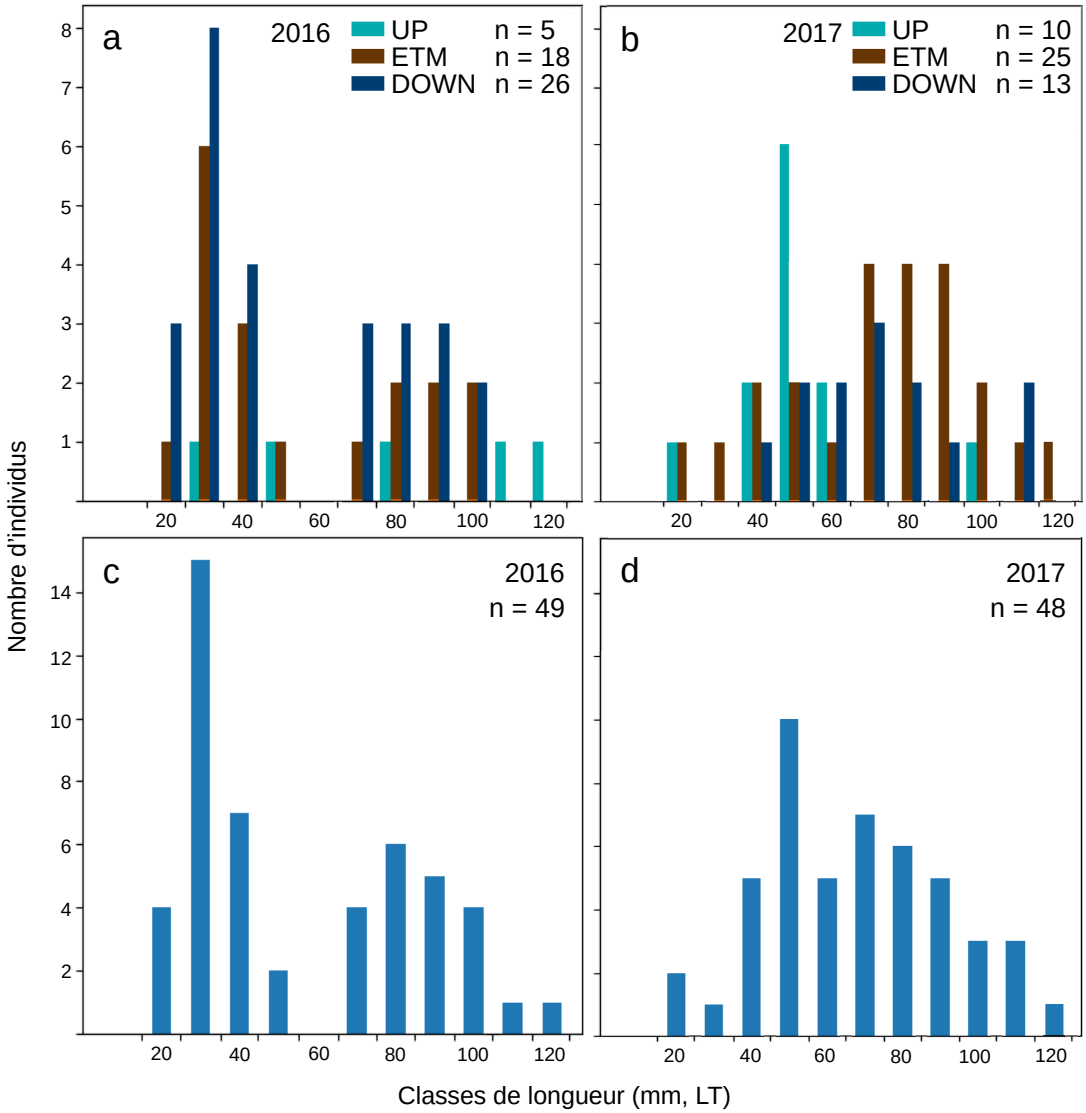

Figure A.1. *Distributions de fréquence des tailles des jeunes de l'année de bar rayé du FSL sous-échantillonnés des classes d'âge de 2016 et 2017 (c, d); et classifiés selon leurs sites de capture (habitats UP, ETM et DOWN; a, b). Les classes de longueur sont désignées à chaque 10 mm centrées sur 15, 25, 35 mm etc. (par exemple, classe de longueur de 20 mm LT = 20 ≤ LT < 30 mm et ainsi de suite).*

Annexe B

Mesures sur les otolithes

Sur les otolithes des jeunes de l'année (YOY, *young-of-the-year*; Figure B.1a, b), un axe de mesurage est défini à partir du primordium (P) vers le post-rostre (PR), de façon à croiser les accroissements journaliers du cœur de l'otolithe (AJ) à un angle de 90°. Sur cet axe, le rayon de l'otolithe (RO) et la largeur de chaque AJ sont mesurés; les AJ au-delà du cœur de l'otolithe sont aussi décomptés. Sur les otolithes des juvéniles 1+ (OYO, *one-year-old*; Figure B.1c), les mêmes procédures sont effectuées, sauf le comptage des AJ au-delà du cœur; sur le même axe de mesurage, le rayon de l'otolithe au premier annulus (PA) est aussi mesuré.

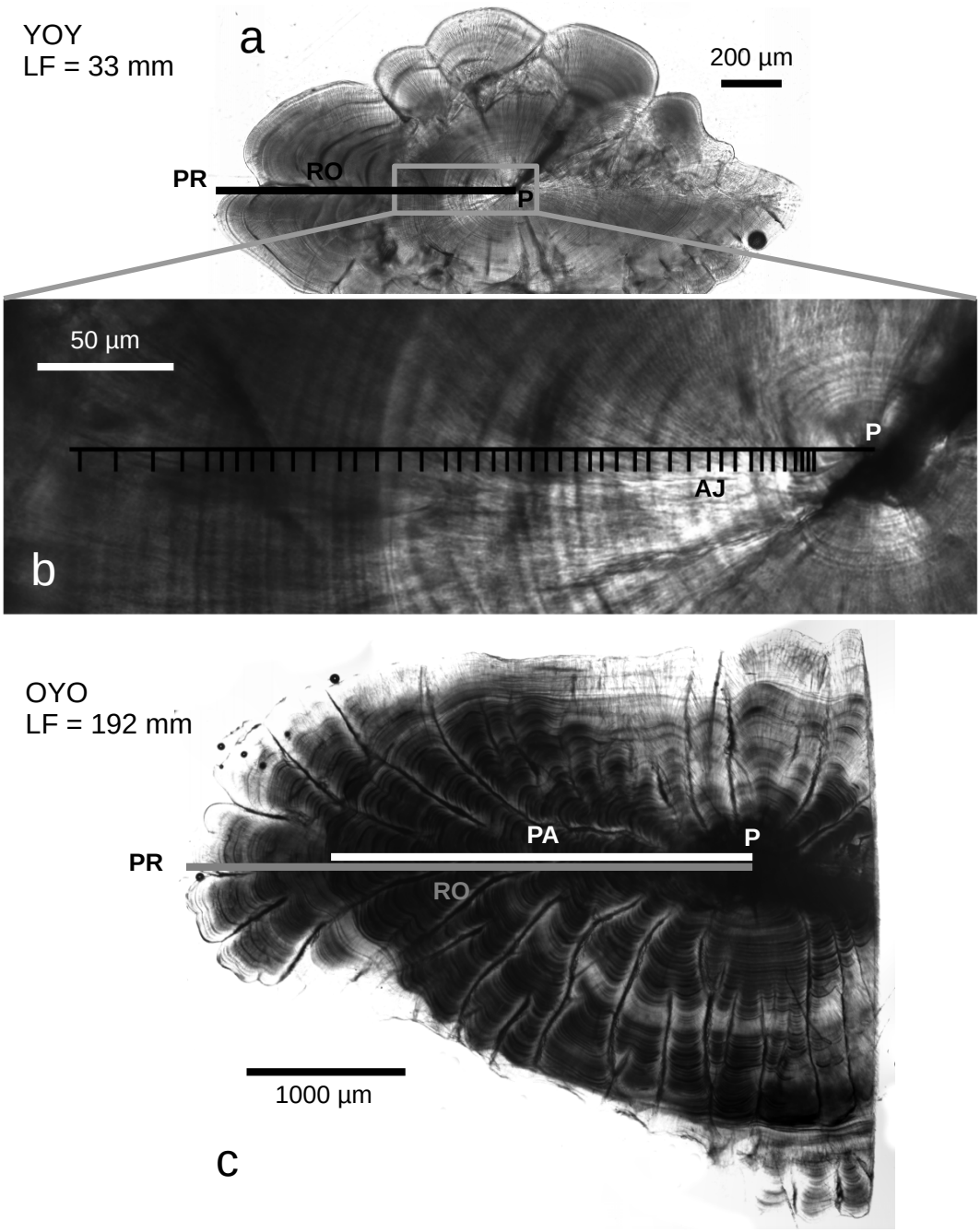

Figure B.1. *Sur les otolithes des jeunes de l'année (YOY; a, b) et des juvéniles 1+ (OYO; c) de bar rayé du FSL, le rayon de l'otolithe (RO) et la largeur des accroissements journaliers (AJ) sont mesurés sur un axe allant du primordium (P) vers le post-rostre (PR). Sur les OYO, le rayon de l'otolithe jusqu'au premier annulus (PA) est aussi mesuré. Les longueurs à la fourche (LF) des individus y sont affichées.*

Références bibliographiques

Anderson DA et Scharf FS. 2014. The effect of variable winter severity on size-dependent overwinter mortality caused by acute thermal stress in juvenile red drum (*Sciaenops ocellatus*). ICES Journal of Marine Science, 71 : 1010–1021.

Anderson JT. 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 8 : 55–66.

Beaulieu H, Trépanier S et Robitaille JA. 1990. Statut des populations indigènes de bar rayé (*Morone saxatilis*) au Canada. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction générale des espèces et des habitats, Québec, 50 p.

Bennett WA, Kimmerer WJ et Burau JR. 2002. Plasticity in vertical migration by native and exotic estuarine fishes in a dynamic low-salinity zone. Limnology and Oceanography, 47 : 1496–1507.

Bernier R. 1996. Relation entre la taille automnale et la survie hivernale de bar rayé (*Morone saxatilis*) de la rivière Miramichi. Thèse de initiation à la recherche, Université de Moncton, Moncton, NB, 24 p.

Billerbeck J, Lankford TE et Conover DO. 2001. Evolution of intrinsic growth and energy acquisition rates: I. Tradeoffs with swimming performance in *Menidia menidia*. Evolution, 55 : 1863–1872.

Bradford MJ. 1992. Precision of recruitment predictions from early life stages of marine fishes. Fishery Bulletin, 90 : 439–453.

Byström P, Andersson J, Kiessling A et Eriksson L-O. 2006. Size and temperature dependent foraging capacities and metabolism: consequences for winter starvation mortality in fish. Oikos, 115 : 43–52.

Campana SE. 1990. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 47 : 2219–2227.

Campana SE. 1992. Measurement and interpretation of the microstructure of fish otoliths. Dans : Stevenson DK et Campana SE éds. Otolith microstructure examination and analysis. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 117, Ottawa, p. 59–71.

Campana SE et Jones CM. 1992. Analysis of otolith microstructure data. Dans : Stevenson DK et Campana SE éds. Otolith microstructure examination and analysis. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 117, Ottawa, p. 73–100.

Campana SE et Thorrold SR. 2001. Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 58 : 30–38.

Chambers RC et Miller TJ. 1995. Evaluating fish growth by means of otolith increment analysis: special properties of individual-level longitudinal data. Dans : Secor DH, *et al.* éds. Recent developments in fish otolith research. University of South Carolina Press, Columbia, SC, p. 155–175.

Chaput GJ et Robichaud KA. 1995. Size and growth of striped bass, *Morone saxatilis*, from the Miramichi River, Gulf of St. Lawrence, Canada. Water, science, and the public: the Miramichi ecosystem, p. 161–176.

Conover DO. 1990. The relation between capacity for growth and length of growing season: evidence for and implications of countergradient variation. Transactions of the American Fisheries Society, 119 : 416–430.

Conover DO et Munch SB. 2002. Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. Science, 297 : 94–96.

Conover DO, Brown JJ et Ehtisham A. 1997. Countergradient variation in growth of young striped bass (*Morone saxatilis*) from different latitudes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 54 : 2401–2409.

Conover DO, Arnott SA, Walsh MR et Munch SB. 2005. Darwinian fishery science: lessons from the Atlantic silverside (*Menidia menidia*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 62 : 730–737.

Conroy CW, Piccoli PM et Secor DH. 2015. Carryover effects of early growth and river flow on partial migration in striped bass *Morone saxatilis*. Marine Ecology Progress Series, 541 : 179–194.

Cooper JC et Polgar TT. 1981. Recognition of year-class dominance in striped bass management. Transactions of the American Fisheries Society, 110 : 180–187.

COSEPAC. 2004. Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le bar rayé (*Morone saxatilis*) au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa, 51 p.

COSEPAC. 2012. Évaluation et rapport de situation du COSEPAC sur le bar rayé (*Morone saxatilis*) au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa, 86 p.

COSEWIC. 2012. COSEWIC assessment and status report on the Striped Bass *Morone saxatilis* in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada, Ottawa, 82 p.

Dadswell MJ, Bradford R, Leim AH, Scarratt DJ, Melvin GD et Appy RG. 1984. A review of research on fishes and fisheries in the Bay of Fundy between 1976 and 1983 with particular reference to its upper reaches. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 1256, 163–294 p.

Douglas SG. 2001. Validation of daily increment formation on otoliths with applications to wild striped bass (*Morone saxatilis*) at the northern limit of its range. Acadia University, Wolfville, 77 p.

Douglas SG, Chaput G et Caissie D. 2006. Assessment of status and recovery potential for striped bass (*Morone saxatilis*) in the Southern Gulf of St. Lawrence. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2006/041. Moncton, NB, 95 p.

Durell E et Weedon C. 2019. Striped Bass Seine Survey Juvenile Index Web Page. Consulté le 21 novembre 2020, https://dnr.maryland.gov/fisheries/Pages/striped-bass/juvenile-index.aspx

Duston J, Astatkie T et MacIsaac PF. 2004. Effect of body size on growth and food conversion of juvenile striped bass reared at 16-28 °C in freshwater and seawater. Aquaculture, 234 : 589–600.

Fennie H, Sponaugle S, Daly E et Brodeur R. 2020. Prey tell: what quillback rockfish early life history traits reveal about their survival in encounters with juvenile coho salmon. Marine Ecology Progress Series, 650 : 7–18.

Gallagher BK, Fabrizio MC et Tuckey TD. 2019. Estimation of juvenile striped bass relative abundance in the Virginia portion of Chesapeake Bay. Annual Progress Report : 2018-2019. Virginia Institute of Marine Science, College of William and Mary, Gloucester Point, 57 p.

Goodyear CP, Cohen JE et Christensen SW. 1985. Maryland striped bass: recruitment declining below replacement. Transactions of the American Fisheries Society, 114 : 146–151.

Hales Jr. LS et Able KW. 2001. Winter mortality, growth, and behavior of young-of-the-year of four coastal fishes in New Jersey (USA) waters. Marine Biology, 139 : 45–54.

Hand D et Taylor C. 1987. Multivariate analysis of variance and repeated measures: a practical approach for behavioural scientists. Chapman & Hall, London, 262 p.

Heermann L, Eriksson LO, Magnhagen C et Borcherding J. 2009. Size-dependent energy storage and winter mortality of perch. Ecology of Freshwater Fish, 18 : 560–571.

Heino M et Kaitala V. 1999. Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. Journal of Evolutionary Biology, 12 : 423–429.

Hjort J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe: viewed in the light of biological research. Andr. Fred. Høst & Fils, Copenhagen, Denmark, 228 p.

Houde ED. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. American Fisheries Society Symposium, 2 : 17–29.

Houde ED. 1997. Patterns and trends in larval-stage growth and mortality of teleost fish. Journal of Fish Biology, 51 : 52–83.

Houde ED. 2008. Emerging from Hjort's shadow. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 41 : 53–70.

Houde ED et Morin LG. 1990. Temperature effects on otolith daily increment deposition in striped bass and white perch larvae. Dans : Proceedings of the Meeting of the International Council for the Exploration of the Sea. Copenhagen, Denmark, p. C.M. 1990/M:5.

Hurst TP. 2007. Causes and consequences of winter mortality in fishes. Journal of Fish Biology, 71 : 315–345.

Hurst TP et Conover DO. 1998. Winter mortality of young-of-the-year Hudson River striped bass (*Morone saxatilis*): size-dependent patterns and effects on recruitment. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 55 : 1122–1130.

Hurst TP et Conover DO. 2003. Seasonal and interannual variation in the allometry of energy allocation in juvenile striped bass. Ecology, 84 : 3360–3369.

Johnson TB et Evans DO. 1991. Behaviour, energetics, and associated mortality of young-of-the-year white perch (*Morone americana*) and yellow perch (*Perca flavescens*) under simulated winter conditions. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 48 : 672–680.

Johnston P, Bergeron NE et Dodson JJ. 2005. Assessment of winter size-selective mortality of young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*) using otolith microstructure analysis. Ecology of Freshwater Fish, 14 : 168–176.

Kerr LA et Secor DH. 2012. Partial migration across populations of white perch (*Morone americana*): a flexible life history strategy in a variable estuarine environment. Estuaries and Coasts, 35 : 227–236.

Khamassi S, Coussau L, Guillemette M et Robert D. 2020. Evidence of post-larval growth-selective mortality in Atlantic mackerel revealed by the collection of young-of-the-year juveniles ingested by the northern gannet. Marine Ecology Progress Series, 650 : 95–106.

Kraus RT et Secor DH. 2004. Dynamics of white perch *Morone americana* population contingents in the Patuxent River estuary, Maryland, USA. Marine Ecology Progress Series, 279 : 247–259.

L'Italien L, Mainguy J et Valiquette É. 2020. Dynamique et habitats de reproduction de la population réintroduite de bars rayés (*Morone saxatilis*) dans le fleuve Saint-Laurent. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec, 123 p.

Lankford TE et Targett TE. 2001. Low-temperature tolerance of age-0 Atlantic croakers: recruitment implications for U.S. mid-Atlantic estuaries. Transactions of the American Fisheries Society, 130 : 236–249.

Leggett WC et Deblois E. 1994. Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? Netherlands Journal of Sea Research, 32 : 119–134.

Magnin É et Beaulieu G. 1967. Le bar *Roccus saxatilis* (Walbaum) du fleuve Saint-Laurent. Naturaliste Canadien, 94 : 539–555.

Mainguy J, Valiquette E, Legault M, Pelletier A-M et L'Italien L. 2018. La réintroduction réussie du bar rayé dans le fleuve Saint-Laurent : des premiers ensemencements au suivi de la population. Plan d'action Saint-Laurent, Québec, Canada, 8 p.

Martino EJ et Houde ED. 2010. Recruitment of striped bass in Chesapeake Bay: spatial and temporal environmental variability and availability of zooplankton prey. Marine Ecology Progress Series, 409 : 213–228.

Martino EJ et Houde ED. 2012. Density-dependent regulation of year-class strength in age-0 juvenile striped bass (*Morone saxatilis*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 69 : 430–446.

Meekan MG et Fortier L. 1996. Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian shelf. Marine Ecology Progress Series, 137 : 25–37.

Miller TJ. 1997. The use of field studies to investigate selective processes in fish early life history. Dans : Chambers RC et Trippel EA éds. Early life history and recruitment in fish populations. Chapman & Hall, London, p. 197–223.

Miller TJ, Crowder LB, Rice JA et Marschall EA. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 45 : 1657–1670.

Miranda L et Hubbard W. 1994. Length-dependent winter survival and lipid composition of age-0 largemouth bass in Bay Springs Reservoir, Mississippi. Transactions of the American Fisheries Society, 123 : 80–87.

Morissette O, Lecomte F, Verreault G, Legault M et 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.

Moss JH, Beauchamp DA, Cross AD, Myers KW, Farley E V., Murphy JM et Helle JH. 2005. Evidence for size-selective mortality after the first summer of ocean growth by pink salmon. Transactions of the American Fisheries Society, 134 : 1313–1322.

MPO. 2017. Information à l'appui de la désignation de l'habitat essentiel du bar rayé (Morone saxatilis) du fleuve Saint-Laurent. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO. Avis scientifique 2017/001, Québec, 19 p.

North EW et Houde ED. 2003. Linking ETM physics, zooplankton prey, and fish early-life histories to striped bass *Morone saxatilis* and white perch *M. americana* recruitment. Marine Ecology Progress Series, 260 : 219–236.

NYSDEC. 2020. Striped Bass Studies in the Hudson River Estuary. Consulté le 21 novembre 2020, https://www.dec.ny.gov/animals/6953.html

Pelletier A-M. 2009. Premier portrait biologique de la nouvelle population de bars rayés (*Morone saxatilis*) du fleuve Saint-Laurent résultant des ensemencements effectués entre 2002 et 2008. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise Faune-Forêts-Territoire du Bas-Saint-Laurent, Direction de l'expertise sur la faune et ses habitats, Québec, 55 p.

Pelletier A-M. 2016. Suivi du recrutement de la population de bars rayés (*Morone saxatilis*) du Saint-Laurent. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec, 2 p.

Pelletier A-M, Bourget G, Legault M et Verreault G. 2011. Réintroduction du bar rayé (*Morone saxatilis*) dans le fleuve Saint-Laurent : bilan du rétablissement de l'espèce. Le Naturaliste Canadien, 135 : 79–85.

Post JR et Evans DO. 1989. Size-dependent overwinter mortality of young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*): laboratory, in situ enclosure, and field experiments. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 46 : 1958–1968.

Richards RA et Rago PJ. 1999. A case history of effective fishery management: Chesapeake Bay striped bass. North American Journal of Fisheries Management American Fisheries Society, 19 : 356–375.

Rikardsen AH, Amundsen PA, Bjørn PA et Johansen M. 2000. Comparison of growth, diet and food consumption of sea-run and lake-dwelling Arctic charr. Journal of Fish Biology, 57 : 1172–1188.

Robert D, Castonguay M et Fortier L. 2007. Early growth and recruitment in Atlantic mackerel *Scomber scombrus*: discriminating the effects of fast growth and selection for fast growth. Marine Ecology Progress Series, 337 : 209–219.

Robichaud-LeBlanc KA, Courtenay SC et Benfey TJ. 1998. Distribution and growth of young-of-the-year striped bass in the Miramichi River estuary, Gulf of St. Lawrence. Transactions of the American Fisheries Society, 127 : 56–69.

Robitaille J, Bérubé M, Gosselin A, Baril M, Beauchamp J, Boucher J, Dionne S, Legault Y, Mailhot Y, Ouellet B, Sirois P, Tremblay S, Trencia G, Verreault G et Villeneuve

D. 2011. Recovery strategy for the striped bass (*Morone saxatilis*), St. Lawrence Estuary population, Canada. Fisheries and Oceans Canada, Ottawa, 51 p.

Sale PF. 1990. Recruitment of marine species: is the bandwagon rolling in the right direction? Trends in Ecology and Evolution, 5 : 25–27.

SAS Institute Inc. 2016. Using JMP 13. SAS Institute Inc, Cary, NC.

Schneider CA, Rasband WS et Eliceiri KW. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. Nature Methods, 9 : 671–675.

Schultz ET et Conover DO. 1999. The allometry of energy reserves depletion: test of a mechanism for size-dependent winter mortality. Oecologia, 119 : 474–483.

Schultz ET, Conover DO et Ehtisham A. 1998. The dead of winter: size-dependent variation and genetic differences in seasonal mortality among Atlantic silverside (Atherinidae: *Menidia menidia*) from different latitudes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 55 : 1149–1157.

Scott WB et Crossman EJ. 1973. Freshwater fishes of Canada. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa, 966 p.

Secor DH. 2015. Migration ecology of marine fishes. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, 304 p.

Secor DH et Dean M. 1992. Comparison of otolith-based back-calculation methods to determine individual growth histories of larval striped bass, *Morone saxatilis*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 49 : 1439–1454.

Secor DH, Dean JM et Laban EH. 1992. Otolith removal and preparation for microstructural examination. Dans : Stevenson DK et Campana SE éds. Otolith microstructure examination and analysis. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 117, p. 19–57.

Secor DH, Gunderson TE et Karlsson K. 2000. Effect of temperature and salinity on growth performance in anadromous (Chesapeake Bay) and nonanadromous (Santee-Cooper) strains of striped bass *Morone saxatilis*. Copeia, 2000 : 291–296.

Shuter B et Post J. 1990. Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. Transactions of the American Fisheries Society, 119 : 314–336.

Sirois P et Dodson JJ. 2000. Critical periods and growth-dependent survival of larvae of an estuarine fish, the rainbow smelt *Osmerus mordax*. Marine Ecology Progress Series, 203 : 233–245.

Sissenwine MP. 1984. Why do fish populations vary? Dans : May RM éd. Exploitation of marine communities. Springer-Verlag, New York, p. 59–94.

Smith R et Griffith J. 1994. Survival of rainbow trout during their first winter in the Henrys Fork of the Snake River, Idaho. Transactions of the American Fisheries Society, 123 : 747–756.

Sogard SM. 1997. Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. Bulletin of Marine Science, 60 : 1129–1157.

St. Lawrence Centre. 1996. State of the environment report on the St. Lawrence River. Volume 1: The St. Lawrence ecosystem. St. Lawrence Centre, Montreal, 664 p.

Svåsand T et Kristiansen TS. 1990. Enhancement studies of coastal cod in western Norway. Part IV. Mortality of reared cod after release. ICES Journal of Marine Science, 47 : 30–39.

Takasuka A, Aoki I et Mitani I. 2003. Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. Marine Ecology Progress Series, 252 : 223–238.

Takasuka A, Aoki I et Oozeki Y. 2007. Predator-specific growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. Marine Ecology Progress Series, 350 : 99–107.

Takasuka A, Sakai A et Aoki I. 2017. Dynamics of growth-based survival mechanisms in Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) larvae. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 74 : 812–823.

Trépanier S et Robitaille JA. 1996. Rapport sur la situation de certaines populations indigènes de bar rayé (*Morone saxatilis*) au Québec et au Canada. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction de la faune et des habitats, Québec, 61 p.

Valiquette E, Harvey V et Pelletier A-M. 2017. Mise à jour des connaissances sur l'identification, la description et l'utilisation spatio-temporelle des habitats du bar rayé (*Morone saxatilis*) de la population du fleuve Saint-Laurent, Québec.

Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO. Document de recherche 2017/005, Ottawa, 55 p.

Valiquette E, Legault M, Mainguy J et Pelletier A-M. 2018. Répartition du bar rayé au Québec : mise à jour des connaissances. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec, 17 p.

Vanalderweireldt L, Winkler G, Mingelbier M et Sirois P. 2019a. 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 : 2235–2246.

Vanalderweireldt L, Sirois P, Mingelbier M et Winkler G. 2019b. Feeding ecology of early life stages of striped bass (*Morone saxatilis*) along an estuarine salinity-turbidity gradient, St. Lawrence Estuary, Canada. Journal of Plankton Research, 41 : 507–520.

Vanalderweireldt L, Winkler G, Forget-Lacoursière EL, Mingelbier M et Sirois P. 2020. Habitat use by early life stages of the re-established striped bass and conspecific fish species along the St. Lawrence estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 237 : 106696.

Van der Veer H, Ellis T, Miller J, Pihl L et Rijnsdrop A. 1997. Size-selective predation on juvenile North Sea flatfish and possible implications for recruitment. Dans : Chambers RC et Trippel E éds. Early life history and recruitment in fish populations. Chapman & Hall, London, p. 279–303.

Virtanen P, Gommers R, Oliphant TE, Haberland M, Reddy T, Cournapeau D, Burovski E, Peterson P, Weckesser W, Bright J, Walt SJ van der, Brett M, Wilson J, Millman KJ, Mayorov N, Nelson ARJ, Jones E, Kern R, Larson E, Carey CJ, Polat İ, Feng Y, Moore EW, VanderPlas J, Laxalde D, Perktold J, Cimrman R, Henriksen I, Quintero EA, Harris CR, Archibald AM, Ribeiro AH, Pedregosa F, Mulbregt P van, Vijaykumar A, Bardelli A Pietro, Rothberg A, Hilboll A, Kloeckner A, Scopatz A, Lee A, Rokem A, Woods CN, Fulton C, Masson C, Häggström C, Fitzgerald C, Nicholson DA, Hagen DR, Pasechnik D V, Olivetti E, Martin E, Wieser E, Silva F, Lenders F, Wilhelm F, Young G, Price GA, Ingold G-L, Allen GE, Lee GR, Audren H, Probst I, Dietrich JP, Silterra J, Webber JT, Slavič J, Nothman J, Buchner J, Kulick J, Schönberger JL, Miranda Cardoso JV de, Reimer J, Harrington J, Rodríguez JLC, Nunez-Iglesias J, Kuczynski J, Tritz K, Thoma M, Newville M, Kümmerer M, Bolingbroke M, Tartre M, Pak M, Smith NJ, Nowaczyk N, Shebanov N, Pavlyk O, Brodtkorb PA, Lee P, McGibbon RT,

Feldbauer R, Lewis S, Tygier S, Sievert S, Vigna S, Peterson S, More S, Pudlik T, Oshima T, et al. 2020. SciPy 1.0: fundamental algorithms for scientific computing in Python. Nature Methods, 17 : 261–272.

Willis SA, Falls WW, Dennis CW, Roberts DE et Whitchurch PG. 1995. Assessment of season of release and size at release on recapture rates of hatchery-reared red drum. American Fisheries Society Symposium, 15 : 354–365.

Winemiller K et Rose K. 1992. Patterns of life history diversification in North American fishes: implications for population regulation. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 49 : 2196–2218.