







Université du Québec  
à Rimouski

**ÉTUDE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DU SÉBASTE  
(*SEBASTES SP.*) DANS LE GOLFE DU SAINT-LAURENT**

**UTILISATION COMPLÉMENTAIRE DE TROIS APPROCHES  
MÉTHODOLOGIQUES**

Thèse présentée

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

PAR

© SARAH BROWN-VUILLEMIN

Avril 2023



**Composition du jury :**

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

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

**Réjean Tremblay, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski, Canada**

**Pascal Sirois, codirecteur de recherche, Université du Québec à Chicoutimi, Canada**

**Denis Chabot, codirecteur de recherche, Ministère des Pêches et Océans, Canada**

**Anik Brind'Amour, examinatrice externe, IFREMER - Centre Atlantique, France**

Dépôt initial le 13 décembre 2022

Dépôt final le 14 avril 2023



UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

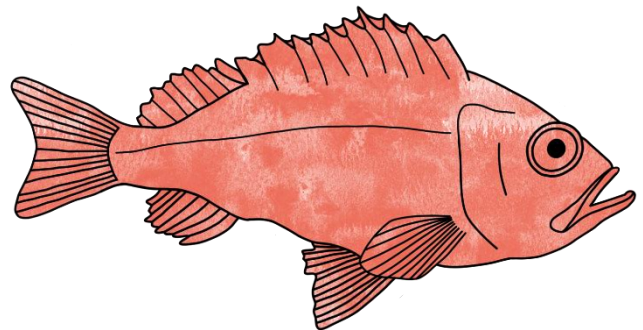
La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non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





*« La science ne poursuit jamais l'objectif illusoire de rendre nos réponses définitives ou même probables. Elle s'achemine plutôt vers le but infini encore qu'accessible de toujours découvrir des problèmes nouveaux, plus profonds et plus généraux, et de soumettre ses réponses, toujours provisoires à des tests toujours renouvelés et toujours affinés. »*

Karl Popper, *« La logique de la découverte scientifique »*, 1973





## **REMERCIEMENTS**

Il y a maintenant un peu de plus de cinq ans, j'aurais pensé que ma maîtrise en biologie marine suffirait à satisfaire mes compétences et mes ambitions. Et pourtant, un seul coup de téléphone avec celui qui deviendrait mon futur directeur de thèse a suffi pour me convaincre de reprendre le chemin de l'université en me lançant dans un doctorat au Canada. Aujourd'hui, 2023 marque la fin d'une aventure unique que je suis heureuse d'avoir réalisée sans le moindre regret d'avoir accepté. C'était un long parcours parsemé d'un nombre d'émotions nouvelles et incalculables, de peine, de joie, de désillusions mais aussi de beaucoup de fierté et de réalisation. Il est certain que je n'aurais pas pu atteindre l'arrivée finale sans l'ensemble des personnes qui m'ont accompagnée, écoutée, comprise, soutenue, aidée et surtout aimée. Je souhaite ainsi, aujourd'hui, adresser mes remerciements à toutes ces personnes qui ont participé de près ou de loin au succès de ce doctorat et au succès de ma vie rimouskoise, qui m'auront fait grandir scientifiquement mais aussi humainement.

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de thèse, Dominique Robert. Merci de m'avoir fait confiance dès le début en me donnant la chance de réaliser ce projet. Merci pour ton mentorat, ton soutien sans faille, tes encouragements ainsi que toutes les opportunités que tu m'as offertes, même celles qui sortaient du contexte doctoral. Merci de m'avoir aidé à concrétiser les différents projets et idées que j'avais. J'ai une reconnaissance éternelle envers toi pour m'avoir aidé à révéler mon potentiel et accompagné pour trouver ma voie scientifique. Merci également de me donner la chance de continuer à travailler avec toi et évidemment, je te remercie pour ce long voyage que tu as fait depuis le Japon pour m'accompagner jusqu'au bout.

J'aimerais également remercier mes co-directeurs de recherche, Réjean Tremblay, Denis Chabot et Pascal Sirois. Un grand merci à vous trois pour votre disponibilité, votre aide et votre support tout au long de la réflexion et l'écriture de l'ensemble de cette thèse.

Denis, merci de m'avoir souvent inspirée, transmis ta passion du détail, et poussée dans mes retranchements. Réjean, merci pour ta bienveillance, ton écoute et ta grande disponibilité.

Un grand merci à l'ensemble de mes directeurs pour votre écoute, votre humanité et votre présence dans mes phases de réussite mais aussi de découragement. J'ai été très chanceuse de travailler avec vous et de recevoir vos innombrables enseignements tout au long de ces cinq années. Grâce à vous tous, j'ai encore le goût de continuer la recherche alors merci !

Ensuite, je tiens à remercier Louis Bernatchez et Claude Nozères pour avoir accepté de collaborer sur ce projet. Merci Louis de m'avoir ouvert les portes de ton laboratoire pour me former en métabarcoding et de m'avoir même fait apprécier la génétique. Claude, un grand merci pour m'avoir transmis ta passion et permis de ne jamais oublier la mienne. Merci de m'avoir formé à la taxonomie des espèces du golfe du Saint-Laurent, de m'avoir appris à toujours reconsidérer et pousser ma réflexion, d'avoir été ce mentor que j'admire et d'avoir toujours répondu à l'appel à chaque étape clé.

Je tiens ensuite à exprimer toute ma gratitude à Céline Audet et Anik Brind'Amour pour avoir accepté d'évaluer mon travail en tant que présidente de jury et examinatrice externe. Merci pour votre bienveillance, vos commentaires et questions pendant ma soutenance de thèse. Céline, je tiens particulièrement à te remercier d'être un modèle inspirant d'une femme chercheuse confirmée et passionnée.

J'adresse également mes remerciements à Christian Nozais, membre de mon comité de thèse pour avoir lu mon travail, assisté à mes séminaires de thèse et pour m'avoir partagé tes conseils scientifiques.

Ensuite, je tiens à remercier Hugo Bourdages pour m'avoir pleinement intégré dans les équipes scientifiques des relevés du ministère. Grâce à toi j'ai eu le plaisir, à chaque année, de me rappeler pourquoi je m'étais embarqué dans ce projet en revenant à ma première passion, les missions en mer. Merci à toutes ces personnes avec qui j'ai eu la chance de vivre le Teleost. Merci à Caroline Senay, Pierre-Marc Scallon-Chouinard, Jérôme Gagnon, Claudie

Bonnet, Claude Brassard, Éric Parent et l'ensemble des personnes avec qui j'ai eu le plaisir d'embarquer. Un merci spécial à Johanne Gauthier, Marie-Claude Marquis et Chantal Méthot, trois personnes formidables que j'ai rencontré en bateau, qui sont devenues par la suite de vraies amies et qui m'ont réchauffé le cœur à chaque fois qu'on avait l'occasion de partager des moments ensemble. Merci pour votre joie de vivre contagieuse et vos précieux conseils.

J'aimerais ensuite remercier Lucienne Chénard qui m'aura beaucoup appris et aidé pour l'identification du zooplancton et avec qui j'ai partagé de grands moments de rigolade au-dessus du microscope. Merci également à Mathilde Lapointe St-Pierre et Chantal Méthot avec qui j'ai eu le plaisir de faire de nombreuses heures au laboratoire. Merci pour ces précieux moments ensemble, souvent très drôles, lors des dissections et analyses de contenus stomacaux.

Pour l'aventure interminable des acides gras, je tiens à remercier Jean-Bruno Nadalini. Merci pour ton dévouement systématique, ta disponibilité et ton soutien. Un grand merci également à Mathieu Babin qui m'a accompagnée dans la réussite finale de la production de données qui aura été un sacré défi. Merci pour toutes tes explications et ta disponibilité pendant cette phase critique.

Je remercie ensuite Cécilia Hernandez, Eric Normandeau et toute l'équipe du laboratoire IBIS pour m'avoir aidée dans les différentes étapes d'analyses génétiques et pour m'avoir accompagnée pendant ces 3 mois à Québec.

J'aimerais enfin adresser mille mercis à toute l'équipe de l'ISMER, à Cathy, Katia, Martine, Brigitte, Nancy et Marielle. Merci pour votre gentillesse, vos sourires et votre efficacité et disponibilité incroyables.

Cinq années s'achèvent marquées par des rencontres formidables qui m'ont laissé des liens et des souvenirs éternels.

Un profond merci à la team sébaste avec qui tout a commencé. Maria, Corinne et Lola, je suis heureuse d'avoir partagé cette aventure doctorale avec vous ainsi que de nombreux moments uniques et inoubliables. Maria, merci d'avoir toujours été là, de m'avoir transmis tes ondes si positives et de m'avoir toujours encouragée jusqu'à la dernière ligne droite.

Merci à tous les collègues et amis doctorants du O-262 pour ces années ensemble. Merci aux anciens et nouveaux résidents de ce bureau, qui aura beaucoup évolué depuis mon arrivée en 2018. Impossible d'oublier l'ensemble des nombreux moments studieux et moins studieux que j'ai vécu avec vous ! De l'ISMER à l'UQAR, je remercie l'ensemble des personnes qui m'ont épaulée et aidée dans différentes phases de cette aventure universitaire.

J'aimerais ensuite adresser mes remerciements particuliers à plusieurs personnes qui m'ont tellement apporté dans cette vie rimouskoise et qui se démarqueront toujours par l'importance que je leur porte. Un immense merci à Leïla, Marie, Clémence, trois personnes et amies exceptionnelles que je suis chanceuse de connaître et que j'aime profondément. Merci pour votre support inconditionnel au point de devenir mes béquilles humaines dans les moments les plus compliqués. Merci pour ces nombreux souvenirs ensemble si drôles et si naturels et merci de m'offrir cette assurance qu'à chaque fois que l'occasion se présentera, on sera réunies pour partager des moments uniques. Merci à Marie-Pier, pour ton support moral, pour ce don que tu as de deviner lorsque ça va moins bien et ta capacité de me faire oublier les mauvais moments. Merci pour notre amitié si belle. Ensuite, merci à mon amie Ella, pour tout, simplement. Tu es l'une de ces personnes que j'aurai aimé connaître plus tôt. Merci de m'avoir aidé à surmonter cette fin de thèse, merci pour ton support moral, ta présence infaillible dans chaque moment et surtout ta générosité sincère et ton amitié infinie. Des grands merci également à Étienne, Quentin, Angie, Efflam et Léo, cinq personnes si importantes qui ont toujours su comment être à mes côtés à différents moments marquants.

Merci ensuite à toutes les personnes avec qui j'ai eu plaisir d'habiter en colocation, qui m'ont créé des souvenirs impérissables. Merci à Isabelle et Emma qui manque souvent à mon quotidien. Merci à Ez, Jade et Eve avec qui j'ai encore le bonheur de partager la même maison. Merci de m'avoir apporté tant de bien-être et un confort de vie si exceptionnel. Merci

pour votre tendresse, vos attentions si uniques qui m'auront à chaque fois touchée en plein cœur et merci de m'avoir souvent offert vos épaules pour que je décharge les miennes. Merci d'avoir accepté l'ensemble de mes états d'âme, d'avoir éprouvé autant de plaisir et d'intérêt, je crois, à m'écouter vous parler de ma thèse et de m'avoir tellement soutenue pendant ces derniers mois éprouvants. Merci d'être devenues ma famille québécoise, je vous aime infiniment.

J'aimerais également remercier tous mes vieux amis qui me voient grandir, pour certains depuis maintenant plus de 20 ans. Fanny, Manon, Camille, Julien, Fred, Élodie, Gaëlle, Sylvain, Max, Manu et Kévin, merci de m'avoir laissé une place si précieuse dans vos vies et d'avoir toujours été là.

Et parce qu'une thèse c'est long, merci à toutes ces rencontres et ces amitiés, dont beaucoup auront marqué mes cinq dernières années... Je citerais par exemple Quentin P., Antho, Thibault, Delphine, Jeanne, Pauline, Stéphanie, Simone, Kévin, Martin ou encore Guillaume...

Pour finir, j'aimerais exprimer toute ma gratitude et mon amour à ma famille, pour leur soutien et leurs encouragements perpétuels dans ma vie professionnelle et personnelle. Merci Nicolas et Éloïse pour les personnes que vous êtes devenues et qui m'offrent un support inconditionnel. Maman, merci de m'avoir toujours aimée pour deux et merci Papa de simplement et humblement l'être devenu.

J'aurai pu littéralement écrire des pages entières sur l'ensemble des personnes qui m'ont accompagnée sur ce chemin souvent sans fin. Mais rien qu'en écrivant ces quelques lignes, je réalise à quel point je suis chanceuse d'être aussi bien entourée et que grâce à vous tous et toutes, mon aventure doctorale se finit très bien et aura été douce, surmontable et surtout heureuse. Xxx.





## AVANT-PROPOS

Ce projet de doctorat en océanographie, réalisé à l'Institut des Sciences de la Mer (ISMER) à l'Université du Québec à Rimouski (UQAR), intitulé « Étude du régime alimentaire du sébaste (*Sebastes* sp.) dans le golfe du Saint-Laurent » vise à déterminer avec un haut niveau de précision les relations alimentaires du sébaste, une espèce de poisson de fond en pleine résurgence dans le golfe du Saint-Laurent, au travers de l'utilisation complémentaire de trois approches méthodologiques. Ce doctorat a été réalisé sous la direction du professeur et chercheur Dominique Robert (UQAR-ISMER), et la codirection des professeurs et chercheurs Réjean Tremblay (UQAR-ISMER) et Pascal Sirois (Université du Québec à Chicoutimi, UQAC), ainsi que du chercheur Denis Chabot (Institut Maurice-Lamontagne, Ministère des Pêches et Océans, IML-MPO).

Ce projet de doctorat s'inscrit dans un programme de recherche collaboratif et intersectoriel cofinancé par Ressources Aquatiques Québec (RAQ) et Pêches et Océans Canada (MPO), un regroupement stratégique des Fonds de recherche du Québec (FRQNT). Ce programme a pour ambition de mener une recherche pluridisciplinaire sur le retour des poissons de fond dans le golfe du Saint-Laurent avec une attention particulière sur l'étude de la structure spatiale et temporelle des communautés démersales, des facteurs dictant la force de recrutement, ainsi que l'impact des changements écosystémiques sur les espèces et les activités de pêche. En plus de projets portant sur les dynamiques biologiques, le programme comporte une composante socio-économique qui vise à identifier les impacts de l'impressionnant retour du sébaste sur les activités de pêche et proposer des mesures pour faciliter l'adaptation de l'industrie et des communautés maritimes. Les retombées de ce programme, incluant celles de mon projet, soutiendront la stratégie de gestion écosystémique durable de la ressource préconisée par le MPO, tout en favorisant la vitalité économique et

sociale des communautés maritimes québécoises qui dépendent directement des ressources du golfe du Saint-Laurent.

La thèse présentée se compose d'une introduction générale rédigée en français, de trois chapitres écrits en anglais sous forme d'articles scientifiques et d'une conclusion générale, rédigée en français, qui résume l'ensemble de la recherche et offre des perspectives d'études trophiques. Le premier chapitre de thèse a été publié dans *Frontiers in Marine Science*, le deuxième chapitre a été publié dans *Journal of Fish Biology* et le troisième chapitre est en processus de révision dans *Environmental DNA*. Les différents travaux de cette thèse ont été présentés sous différents types de communications et discutés avec différents acteurs.

### **Communications :**

**Brown-Vuillemin S., Tremblay R., Sirois P., Chabot D., Bernatchez L. & Robert D. (2018).** « Étude de l'écologie trophique du sébaste afin d'optimiser la gestion des ressources dans le golfe du Saint-Laurent ». Réunion annuelle de Ressources Aquatiques Québec, Ville de Québec, Canada. 7–8 novembre 2018. Présentation par affiche.

**Brown-Vuillemin S. (2019).** « Dis-moi ce que tu manges, je te dirais qui tu es ». Colloque annuel de vulgarisation scientifique du Regroupement Étudiant de vulgarisation scientifique (RÉVUS). Université du Québec à Rimouski, Canada. 4–5 avril 2019. Présentation par affiche.

**Brown-Vuillemin S., Tremblay R., Sirois P., Chabot D., Bernatchez L. & Robert D. (2019).** « Relation trophique entre le sébaste et ses proies ». Rencontre annuelle des membres du projet de partenariat RAQ-MPO sur le retour des poissons de fond dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent. Mont-Joli, Canada. 17 avril 2019. Présentation orale.

**Brown-Vuillemin S. (2019).** « Le sébaste, ce prédateur qu'on attendait plus ... ». Finale nationale « Ma Thèse en 180 secondes ». Gatineau, Canada. 29 mai 2019. Concours de vulgarisation. Visionnage disponible sur : [https://youtu.be/9sXQ\\_3VQgBU](https://youtu.be/9sXQ_3VQgBU).

**Brown-Vuillemin S., Tremblay R., Sirois P., Chabot D., Bernatchez L. & Robert D. (2019).** « Étude de l'écologie trophique du sébaste afin d'optimiser la gestion des ressources dans le golfe du Saint-Laurent ». Forum québécois en sciences de la mer lors de la réunion annuelle de Ressources Aquatiques Québec. Rimouski. 11–13 novembre 2019. Présentation par affiche.

**Brown-Vuillemin S., Tremblay R., Sirois P., Chabot D., Bernatchez L. & Robert D. (2020).** « Trophic ecology of redbfish (*Sebastes* sp.) to optimize resource management in

the Gulf of St. Lawrence ». Congrès annuel CCFFR 2020 Canadian Conference for Fisheries Research « Aquatic Science in Changing Habitats ». Halifax, Nouvelle-Écosse, Canada. 2–5 janvier 2020. Présentation par affiche.

**Brown-Vuillemin S., Chabot D., Nozères C., Tremblay R., Sirois P. & Robert D. (2020).** « Régime alimentaire du sébaste pendant une période de faible et de forte abondance dans le golfe du Saint-Laurent ». Réunion annuelle de Ressources Aquatiques Québec. En virtuel. 17–19 novembre 2020. Présentation orale.

**Brown-Vuillemin S. (2021).** « Dis-moi ce que tu manges, je te dirai qui tu es ! ». Lauréate de la 28<sup>e</sup> édition du Concours de vulgarisation de la recherche de l'ACFAS, Association Canadienne-française pour l'avancement des sciences. 5 mai 2021. Texte vulgarisé (**Annexe 1**).

**Brown-Vuillemin S., Chabot D., Nozères C., Tremblay R., Sirois P. & Robert D. (2021).** « Le retour du sébaste : Étude de son écologie trophique pour l'optimisation de la gestion des ressources dans le golfe du Saint-Laurent ». Congrès Avenir maritime. En virtuel. 14-17 juin 2021. Présentation orale.

Entrevue radio « Le régime alimentaire du sébaste, une menace pour la population de crevette nordique ? ». Diffusé sur Au Cœur du monde, Radio-Canada, le 14 mai 2021.

Entrevue radio « Le sébaste va-t-il réapparaître dans nos assiettes ? ». Diffusée sur Bonjour La Côte, Radio-Canada, le 18 mai 2021. À écouter sur <https://ici.radio-canada.ca>

Étudiante invitée pour une participation au Podcast Balad'eau avec Lyne Morissette (m-expertise-marine) et Daniel Pauly (UBC Institute for the Oceans and Fisheries), le 17 juin 2021.

Article de journal « Une nouvelle étude sur le sébaste confirme des variations dans son régime alimentaire au fil des ans ». Publié dans Pêche impact, Volume 34, le 6 juillet 2021. Disponible sur <https://www.pecheimpact.com>

Article de journal « Le poisson qui aimait trop la crevette nordique ». Publié dans Le Devoir, cahier spécial Relève en recherche, le 23 octobre 2021. Disponible sur <https://www.ledevoir.com/>

Entrevue radio « Le sébaste, le poisson qui pourrait nuire aux crevettes ». Diffusée sur Info-Réveil, Radio-Canada, le 22 novembre 2021. À écouter sur <https://ici.radio-canada.ca>

Entrevue radio « Un menu de crevettes nordiques pour le sébaste ». Diffusée sur Bonjour La Côte, Radio-Canada, le 22 novembre 2021. À écouter sur <https://ici.radio-canada.ca>

Participation au reportage télévisuel « Objectif St-Laurent : Poissons vedettes ». Diffusé sur ma Communauté, le 6 mars 2022. Disponible sur [https://youtu.be/kXod\\_u07vjI](https://youtu.be/kXod_u07vjI)

**Brown-Vuillemin S., Chabot D., Nozères C., Tremblay R., Sirois P. & Robert D. (2022).** « Diet composition of redfish during periods of collapse and massive resurgence of the Gulf of St. Lawrence stock ». Symposium on Decadal Variability of the North Atlantic and its Marine Ecosystems : 2010-2019. 19–22 Juin 2022, Bergen, Norvège. Présentation par affiche.

## RÉSUMÉ

Depuis environ une décennie, un réchauffement des masses d'eau, une diminution de l'abondance des espèces d'eau froide et une augmentation rapide de la biomasse du sébaste, avec principalement *Sebastes mentella*, sont constatés dans le golfe du Saint-Laurent (GSL). Avec l'arrivée consécutive de trois cohortes importantes en 2011–2013, le retour fulgurant du sébaste constitue un événement déstabilisateur pour l'écosystème et le secteur halieutique du GSL. En particulier, ce retour entraîne des incertitudes concernant le rôle trophique du sébaste et ses impacts en tant que prédateur sur les autres espèces au sein du réseau trophique du GSL.

L'objectif général de cette thèse doctorale, qui est divisée en trois chapitres, consistait à décrire et comprendre le régime alimentaire du sébaste, du stade juvénile au stade adulte, sur la base de la combinaison novatrice de trois approches méthodologiques : l'analyse visuelle de ses contenus stomacaux (ACS) ; l'analyse comparative de la composition en acides gras (AG) des sébastes et de ses principales proies et l'application du métabarcoding aux contenus stomacaux (ADN).

Le chapitre 1 a permis de décrire le régime alimentaire du sébaste sur la base de l'ACS de plus de 6900 estomacs provenant de relevés annuels au chalut de fond dans le GSL. Les résultats ont offert un aperçu unique de la variabilité de l'alimentation du sébaste sur deux périodes, l'une de faible abondance (1993–1999) et l'autre de forte abondance de sébastes (2015–2019). Le zooplancton représentait la principale catégorie de proies pour les petits sébastes (< 20 cm), avec principalement des amphipodes du genre *Themisto* dans les années 1990, et des copépodes du genre *Calanus* et des euphausiacés dans les années 2010. Au fur et à mesure que le sébaste grandissait, la contribution du zooplancton au régime alimentaire diminuait pour être remplacée par une consommation dirigée vers les crevettes et les poissons. La crevette nordique (*Pandalus borealis*), une espèce de haute importance commerciale, et la crevette blanche (*Pasiphaea multidentata*), sont devenues les proies de prédilection des grands sébastes ( $\geq 30$  cm), un constat observé pour les deux périodes. Cette relation sébastes-crevettes représente une source de compétition importante avec d'autres poissons de fond du GSL tels que la morue franche et le flétan du Groenland. Les grands sébastes des années 2010 sont également devenus cannibales, suggérant un contrôle densité-dépendant à une abondance élevée.

Le chapitre 2 a combiné l'ACS et l'analyse des profils en AG comme traceurs alimentaires sur 350 sébastes échantillonnés lors du relevé au chalut de fond en août 2017. Les analyses multivariées réalisées sur les signatures lipidiques des sébastes et de ses principales proies ont suggéré que les proies zooplanctoniques avec des signatures en 16:1n7, 20:1n?, 22:1n9 et 20:5n3, étaient davantage liées aux sébastes de petite et moyenne taille

(< 20 cm et 20–30 cm). Les crevettes qui affichaient des signatures en 18:2n6 et 22:6n3 semblaient être reliées aux sébastes de grande taille ( $\geq 30$  cm). Alors que l'ACS a offert un aperçu du régime alimentaire basé sur les proies les plus récemment consommées par les sébastes, l'analyse des profils en AG a permis de fournir une description des proies assimilées, représentant ainsi l'intégration sur plusieurs semaines de la contribution des proies au régime alimentaire des sébastes. Cette étude souligne les avantages des AG en tant qu'outil qualitatif et offre des idées d'améliorations pour des études futures.

Le chapitre 3 a utilisé le métabarcoding en combinaison avec l'ACS sur 185 contenus stomacaux prélevés lors du relevé au chalut de fond en août 2017. En utilisant un marqueur mitochondrial universel de la sous-unité I de la cytochrome c oxydase (COI), un total de 27 séquences taxonomiques, attribuables à 16 espèces considérées comme des proies primaires ont été obtenues avec le métabarcoding et comparées aux résultats de l'ACS. L'analyse des contenus stomacaux à travers l'identification visuelle et le métabarcoding des proies a permis d'offrir une description du régime alimentaire du sébaste à un haut niveau de précision taxonomique. Les deux techniques aboutissaient à une description similaire de la composition du régime alimentaire et le métabarcoding a confirmé les tendances alimentaires observées en fonction de la taille des sébastes. Les résultats révélaient néanmoins que les deux techniques fonctionnaient différemment selon les différentes proies, tant en termes de détectabilité, de résolution taxonomique et de quantification.

À travers l'utilisation complémentaire de trois méthodologies, les trois articles scientifiques constituant cette thèse contribuent à dresser un portrait global du régime alimentaire et des relations trophiques du sébaste dans le GSL. Ces travaux soutiennent le concept selon lequel plusieurs techniques combinées permettent d'obtenir un niveau maximal d'informations sur l'écologie alimentaire d'un prédateur. Les résultats pourront être utiles pour concevoir les futures stratégies de gestion au sein de l'écosystème du GSL. Ces recherches ont également permis d'initier une réflexion sur le choix et la pertinence des méthodologies employées pour le cas du sébaste dans le GSL et d'offrir des perspectives d'études trophiques précieuses.

**Mots-clés :** Écologie trophique, Identification taxonomique, Variations temporelles, Variations spatiales, Contenus stomacaux, Acides gras, Métabarcoding, Crevettes, Poisson, Zooplancton, Cannibalisme

## ABSTRACT

Warming of water masses, decreases in the abundance of cold-water species, and rapid increases of redfish biomass, mainly *Sebastes mentella*, have been observed in the Gulf of St. Lawrence (GSL) since the last decade. With the consecutive arrival of three important cohorts in 2011–2013, the return of redfish is a disruptive event for the ecosystem and the fisheries sector of the GSL. This unprecedented comeback leads to uncertainties regarding the trophic role of redfish and their impacts as a predator on other species within the GSL food web.

The overall objective of this thesis, which is divided into three chapters, was to describe and understand the diet of redfish from the juvenile to the adult stage based on the combination of three methodological approaches: visual analysis of stomach contents (SCA); comparative analysis of fatty acid (FA) composition of redfish and its main prey; and the application of genetic metabarcoding (DNA) to identify prey in stomach contents.

Chapter 1 described the diet of redfish based on SCA of over 6900 stomachs obtained from annual bottom trawl surveys in the GSL. It provided insights into redfish diet variability across two time periods, one with low abundance (1993–1999) and one with high abundance (2015–2019). Zooplankton represented the main prey category for small (< 20 cm) redfish, with primarily *Themisto* amphipods in the 1990s, and the *Calanus* copepods and euphausiids in the 2010s. With an increase in redfish size, the contribution of zooplankton to the diet decreased while contributions of shrimp and fish increased. Northern shrimp (*Pandalus borealis*), a commercially important species, and pink glass shrimp (*Pasiphaea multidentata*) became the preferred prey of large redfish ( $\geq 30$  cm), a finding observed for both time periods. This redfish-shrimp relationship would represent a significant source of competition with other GSL groundfish such as Atlantic cod and Greenland halibut. Large redfish in the 2010s also became cannibalistic suggesting a density-dependent control of the high abundance.

Chapter 2 combined SCA and FA profile analysis as dietary tracers on 350 redfish sampled from the August 2017 survey. Multivariate analyses performed on FA signatures of redfish and its major prey items suggested that zooplankton with signatures in 16:1n7, 20:1n?, 22:1n9, and 20:5n3, were more closely linked to small- and medium-sized redfish (< 20 cm and 20–30 cm). Shrimp that displayed 18:2n6 and 22:6n3 signatures appeared to be more linked to large redfish ( $\geq 30$  cm). While SCA revealed redfish diet based on the most recently consumed prey items, analysis of FA profiles provided a medium-term view, representing the integration of several weeks of prey contributions to redfish diet. This study

highlighted the benefits of FA as a qualitative tool and also suggests improvements for future studies.

Chapter 3 applied DNA metabarcoding in combination with SCA on 185 stomach contents collected during the August 2017 survey. Using a universal mitochondrial marker of cytochrome c oxidase subunit I (COI), a total of 27 taxonomic sequences, attributable to 16 species considered to be primary prey were obtained with metabarcoding and compared to SCA results. The analysis of stomach contents through visual identification and metabarcoding of prey provided a description of the redfish diet at a high level of taxonomic resolution. Both techniques resulted in a similar description of diet composition, and metabarcoding confirmed the observed dietary patterns with respect to redfish size. Nevertheless, the results revealed that the two techniques performed differently for different prey species, both in terms of detectability, taxonomic resolution, and quantification.

Through the complementary use of diet methodologies, the three scientific papers of this thesis contributed to a comprehensive description of the diet and trophic relationships of redfish in the GSL. This work supports the concept that several techniques combined together provide the maximum level of information about the feeding ecology of a predator. The results may be useful in the development of future management strategies for the GSL ecosystem. This study has also initiated consideration of the choice and relevance of methodologies employed for the case of redfish in the GSL and provided valuable insights into trophic studies.

**Keywords:** Trophic ecology, Taxonomic identification, Temporal variations, Spatial variations, Stomach contents, Fatty acids, Metabarcoding, Shrimp, Fish, Zooplankton, Cannibalism



## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	ix
AVANT-PROPOS.....	xv
RÉSUMÉ .....	xix
ABSTRACT.....	xxi
TABLE DES MATIÈRES.....	xxiii
LISTE DES TABLEAUX.....	xxix
LISTE DES FIGURES .....	xxxiii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES .....	xxxvii
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
1.    MISE EN CONTEXTE.....	1
2.    ÉVOLUTION DES RESSOURCES HALIEUTIQUES DE L'ATLANTIQUE CANADIEN .....	3
2.1    Le cas du sébaste dans le golfe du Saint-Laurent.....	9
2.1.1    Le complexe <i>Sebastes</i> sp. ....	10
<i>Critères usuels d'identification</i>	
2.1.2    Généralités sur les traits d'histoire de vie.....	12
<i>Croissance et longévité</i>	
<i>Reproduction et recrutement</i>	
<i>Distribution</i>	
2.1.3    Évolution de l'état des stocks de sébastes .....	15
<i>Unités de gestion</i>	
<i>État de stocks des années pré-1990</i>	
<i>Post-1990 : moratoire, pêche indicatrice et expérimentale</i>	
2.1.4    Le sébaste, poisson de l'avenir ? .....	18
2.2    Caractéristiques écosystémiques actuelles du golfe du Saint-Laurent .....	21
<i>Réchauffement des eaux</i>	
<i>Déclin de la crevette nordique</i>	
<i>Retour du sébaste</i>	

3.	CARACTÉRISER LE RÉGIME ALIMENTAIRE POUR COMPRENDRE LA DYNAMIQUE DES ÉCOSYSTÈMES .....	27
3.1	Approche écosystémique et dynamique trophique .....	27
3.2	Principales méthodologies pour estimer le régime alimentaire .....	30
3.2.1	Analyse visuelle du contenu stomacal des prédateurs .....	32
3.2.2	Métabarcoding et résolution taxonomique.....	33
3.2.3	Biomarqueurs trophiques .....	34
	<i>Acides gras</i>	
	<i>Isotopes stables</i>	
4.	PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE ET OBJECTIFS DE RECHERCHE .....	37
4.1	Axes spécifiques de recherche et approches méthodologiques .....	38
	<i>Chapitre 1</i>	
	<i>Chapitre 2</i>	
	<i>Chapitre 3</i>	

**CHAPITRE 1 Composition du régime alimentaire du sébaste (*Sebastes* sp.) pendant des périodes d'effondrement et de rétablissement de la population dans le golfe du Saint-Laurent .....** 43

1.1	RÉSUMÉ.....	43
1.2	RÉSUMÉ GRAPHIQUE.....	45
1.3	DIET COMPOSITION OF REDFISH ( <i>SEBASTES</i> SP.) DURING PERIODS OF POPULATION COLLAPSE AND MASSIVE RESURGENCE IN THE GULF OF ST. LAWRENCE .....	46
1.4	ABSTRACT .....	47
1.5	INTRODUCTION.....	48
1.6	MATERIALS AND METHODS.....	50
1.6.1	Study area and trawl survey .....	50
1.6.2	Redfish stomach collection .....	52
1.6.3	Stomach analysis and taxonomic identification.....	52
1.6.4	Redfish barotrauma.....	54
1.6.5	Size classes and spatial analysis .....	54
1.6.6	Diet analysis.....	56
1.6.7	Diet data weighting.....	58
1.6.8	Statistical analysis.....	59
1.7	RESULTS.....	63

1.7.1	Stomach dataset overview .....	63
1.7.2	Taxonomic considerations.....	67
1.7.3	Effect of redfish size on diet composition.....	70
1.7.4	Spatial variability in diet composition and feeding strategy .....	71
1.8	DISCUSSION .....	77
1.8.1	Stomach content analysis and the measure of diet composition over long time periods .....	77
1.8.2	Size-related changes in diet composition of redfish.....	81
1.8.3	Redfish: Selective predator or indicator of ecosystem change? .....	82
	<i>Small-sized redfish: Zooplankton consumption based on the relative abundance of key taxa</i>	
	<i>Medium-sized and adult redfish: Transition to shrimp selection and piscivory</i>	
1.8.4	Redfish impact on the northern shrimp and implications for the demersal community .....	88
1.9	DATA AVAILABILITY STATEMENT .....	89
1.10	ETHICS STATEMENT .....	90
1.11	AUTHOR CONTRIBUTIONS .....	90
1.12	FUNDING.....	90
1.13	ACKNOWLEDGMENTS.....	90
1.14	CONFLICT OF INTEREST .....	91
<b>CHAPITRE 2 Écologie trophique du sébaste (<i>Sebastes</i> sp.) déduite de l'utilisation des profils en acides gras comme traceurs alimentaires complémentaires à l'analyse du contenu stomacal .....</b>		<b>93</b>
2.1	RÉSUMÉ .....	93
2.2	RÉSUMÉ GRAPHIQUE .....	95
2.3	FEEDING ECOLOGY OF REDFISH ( <i>SEBASTES</i> SP.) INFERRED FROM THE INTEGRATED USE OF FATTY ACID PROFILES AS COMPLEMENTARY DIETARY TRACERS TO STOMACH CONTENT ANALYSIS .....	96
2.4	ABSTRACT .....	97
2.5	INTRODUCTION .....	98

2.6	MATERIALS AND METHODS.....	101
2.6.1	Study area and sample collection.....	101
2.6.2	Redfish stomach content analyses .....	104
2.6.3	Analysis of fatty acid profiles from redfish liver and prey samples .....	104
2.6.4	Data analysis .....	105
	<i>Redfish size and spatial analysis</i>	
	<i>Diet composition</i>	
	<i>Sample size sufficiency</i>	
2.7	RESULTS.....	106
2.7.1	Sample size sufficiency.....	106
2.7.2	Stomach content composition of redfish.....	110
	<i>Effect of redfish size and spatial variability on stomach composition</i>	
2.7.3	Fatty acid profiles of prey .....	115
2.7.4	Fatty acid profiles of redfish livers and relation with prey .....	115
	<i>Effect of redfish size on fatty acid signatures</i>	
	<i>Spatial variability on redfish fatty acid signatures</i>	
2.8	DISCUSSION.....	123
2.8.1	Pelagic zooplankton consumption suggested by <i>Calanus</i> -type markers.....	123
2.8.2	Validation of the predation pressure on shrimp with fatty acid signatures?.....	127
2.8.3	Complexity of marine food webs for fatty acid analysis .....	128
	<i>Importance of a representative sampling</i>	
	<i>Ubiquity of fatty acid</i>	
2.8.4	Complementarity of fatty acid profiling and implication for the study of redfish diet .....	129
	<i>Sample size considerations</i>	
2.8.5	Conclusion .....	131
2.9	AUTHOR CONTRIBUTION STATEMENT .....	133
2.10	FUNDING INFORMATION .....	133
2.11	ACKNOWLEDGEMENTS .....	133
	<b>CHAPITRE 3 Le métabarcoding améliore la résolution taxonomique de la composition du régime alimentaire déterminée visuellement chez le sébaste (<i>Sebastes</i> sp.) .....</b>	<b>135</b>
3.1	RÉSUMÉ.....	135

3.2	RÉSUMÉ GRAPHIQUE .....	137
3.3	DNA METABARCODING IMPROVES THE TAXONOMICAL RESOLUTION OF VISUALLY DETERMINED DIET COMPOSITION OF BEAKED REDFISH ( <i>SEBASTES</i> SP.).....	138
3.4	ABSTRACT .....	139
3.5	INTRODUCTION .....	140
3.6	MATERIALS AND METHODS .....	142
	3.6.1 Study area and collection of redfish stomach content .....	142
	3.6.2 Stomach content analysis .....	143
	3.6.3 DNA metabarcoding of stomach contents.....	144
	<i>Selection of primers and sample processing</i>	
	<i>Bioinformatics data processing</i>	
	3.6.4 Data analysis.....	145
	<i>Relative contribution</i>	
	<i>Occurrence</i>	
3.7	RESULTS .....	147
	3.7.1 Taxonomic sequence matches from redfish stomachs as revealed by DNA metabarcoding.....	147
	3.7.2 Taxonomic comparisons using the two stomach content analysis methods.....	148
	3.7.3 Contribution of prey taxa to redfish diet composition.....	156
	<i>Redfish diet composition as a function of fish size</i>	
3.8	DISCUSSION .....	158
	3.8.1 The importance of universal primer selection .....	164
	3.8.2 Taxonomic resolution in prey identification .....	165
	3.8.3 Quantitative prey assessment .....	166
	3.8.4 Conclusion.....	168
3.9	DATA AVAILABILITY STATEMENT .....	169
3.10	ETHIC STATEMENT .....	169
3.11	AUTHOR CONTRIBUTIONS .....	169
3.12	FUNDING STATEMENT .....	170
3.13	ACKNOWLEDGMENTS.....	170
3.14	CONFLICT OF INTEREST STATEMENT .....	170

<b>CONCLUSION GÉNÉRALE .....</b>	<b>171</b>
1. QUE MANGE LE SÉBASTE DANS LE GOLFE DU SAINT-LAURENT ? PORTRAIT GLOBAL DE SES PROIES .....	173
<i>Consensus sur les changements alimentaires en fonction de la taille des sébastes et sur les taxons clés</i>	
<i>Cannibalisme, une prédation intraspécifique à surveiller</i>	
2. DÉFI DE LA QUANTIFICATION DE LA CONTRIBUTION DES PROIES AU RÉGIME ALIMENTAIRE DU SÉBASTE, UNE ESPÈCE PHYSOCLISTE .....	176
3. VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES À GRANDE ET PETITE ÉCHELLES .....	178
<i>Dominance de différents taxons zooplanctoniques</i>	
<i>Prédation systématique sur les crevettes et implications</i>	
4. EXPLORATION D’AUTRES FACTEURS INFLUENÇANT LE RÉGIME ALIMENTAIRE DU SÉBASTE .....	185
<i>Régime alimentaire et potentiel de croissance du sébaste</i>	
<i>Variations saisonnières et migration</i>	
<i>Compétition pour les ressources</i>	
5. CONTRIBUTIONS ET RETOMBÉES DE CE DOCTORAT .....	188
<i>Compréhension de l'écologie trophique du sébaste</i>	
<i>Compréhension du fonctionnement de l'écosystème du GSL</i>	
<i>Retombées potentielles pour l'évaluation et la gestion des ressources</i>	
<b>ANNEXES.....</b>	<b>191</b>
ANNEXE 1. RÉCIT DE RECHERCHE VULGARISÉ .....	191
<b>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</b>	<b>195</b>

## LISTE DES TABLEAUX

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

<b>Tableau 1.</b> Principales caractéristiques des différentes méthodes couramment utilisées pour l'étude des régimes alimentaires .....	31
--	----

### CHAPITRE 1

<b>Table 1.1</b> Number of redfish stomachs analysed, percentage of empty stomachs, number of non-empty stomachs, total number in the catch and percent of stomachs of redfish caught in the GSL during annual DFO trawl research surveys.....	55
<b>Supplementary Table 1.1</b> Diet composition of GSL redfish expressed in partial stomach fullness index (PFI), percentage fullness index (%FI) and percentage of occurrence (%O) according to period.....	60
<b>Supplementary Table 1.2</b> Number of redfish non-empty stomachs caught in the GSL, by period, size class and subarea, after the removal the category Unidentified Material .....	69
<b>Table 1.2</b> Diet composition of GSL redfish expressed in partial stomach fullness index (PFI), percentage fullness index (%FI) and percentage of occurrence (%O) according to period.....	72
<b>Table 1.3</b> PERMANOVA, pairwise comparisons and SIMPER results testing the dissimilarities in redfish diet composition based on percentage fullness index (%FI) of the fifteen prey categories between periods and for three size classes .....	76
<b>Table 1.4</b> PERMANOVA, pairwise comparisons and SIMPER results testing the dissimilarities in redfish diet composition based on percentage fullness index (%FI) of the fifteen prey categories among size classes over periods and subareas .....	78

## CHAPITRE 2

<b>Table 2.1</b> Number of redfish liver tissues and stomachs with the percentage of empty stomachs and the number of stomachs containing prey collected during the 2017 August trawl survey in the northern Gulf of St. Lawrence according to three redfish size classes and subareas .....	103
<b>Supplementary Table 2.1</b> Diet composition of redfish from stomach contents analysis expressed in percentage fullness index (%FI) according to three redfish size classes and subareas.....	112
<b>Supplementary Table 2.2</b> Fatty acid composition (% total fatty acid) of prey species.....	113
<b>Supplementary Table 2.3</b> Statistical comparison of FA composition of common prey species of redfish: PERMANOVA results followed by pairwise comparisons, including FAs that contributed most to dissimilarity .....	119
<b>Supplementary Table 2.4</b> Fatty acid composition (% total fatty acid) of the redfish livers according to three redfish size classes and subareas.....	120
<b>Supplementary Table 2.5</b> Statistical comparison of FA composition between the three size classes of redfish and subareas: PERMANOVA results followed by pairwise comparisons, including FAs that contributed most to dissimilarity .....	121
<b>Supplementary Table 2.6</b> Statistical comparison of FA composition between the three size classes of redfish and subareas .....	122

## CHAPITRE 3

<b>Supplementary Table 3.1</b> Taxonomic sequence matches in redfish stomachs as revealed by DNA metabarcoding .....	150
<b>Table 3.1</b> Diet composition of redfish expressed in percentage fullness index (%FI), relative number sequence reads in percent (%RS), percentage occurrence (%O) and percentage of relative occurrence (%RO) according to SCA and DNA metabarcoding of the 185 redfish.....	154
<b>Supplementary Table 3.2</b> Diet composition of redfish as a function of size class (small, medium and large individuals), expressed in percentage fullness index (%FI), relative number sequence reads in percent (%RS), occurrence (%O) and relative occurrence (%RO) according to SCA and DNA metabarcoding.....	162



## CONCLUSION

- Tableau 2.** Liste de l'ensemble des proies avec leurs noms usuels, identifiées au genre ou à l'espèce, recensées lors de l'identification visuelle et le métabarcoding des contenus stomacaux des sébastes.....174
- Tableau 3.** Résultats additionnels de la composition du régime alimentaire du sébaste pour les années 2020–2021 exprimée en remplissage stomacal (% FI).....182



## LISTE DES FIGURES

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

<b>Figure 1.</b> Évolution de la situation des stocks halieutiques mondiaux .....	2
<b>Figure 2.</b> Carte de la côte est du Canada, des quatre écosystèmes de l'Atlantique Nord-Ouest et des différentes divisions de l'Organisation des pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO).....	3
<b>Figure 3.</b> Principaux poissons de fond dans les écosystèmes de l'Atlantique Nord-Ouest.....	5
<b>Figure 4.</b> Principaux courants froids provenant du Labrador impactant les quatre écosystèmes marins de l'Atlantique Nord-Ouest.....	6
<b>Figure 5.</b> Séries temporelles de 1990 à 2020 et aperçu des tendances de débarquements et de valeurs des débarquements des principaux groupes d'espèces marines exploités dans l'Atlantique canadien.....	8
<b>Figure 6.</b> Carte de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent avec ses caractéristiques bathymétriques les plus importantes .....	10
<b>Figure 7.</b> Critères d'identification usuels permettant de distinguer <i>S. mentella</i> et <i>S. fasciatus</i> dans l'Atlantique Nord-Ouest .....	12
<b>Figure 8.</b> Représentation du cycle de reproduction du sébaste .....	14
<b>Figure 9.</b> Unité de gestion 1, 2 et 3 .....	15
<b>Figure 10.</b> Série temporelle des débarquements de sébaste dans le GSL .....	17
<b>Figure 11.</b> Fréquence de taille des sébastes dans les débarquements de l'unité 1 de 1981 à 2021 .....	18
<b>Figure 12.</b> Biomasse minimale chalutable des sébastes et de toutes les autres espèces capturées dans le relevé du MPO dans l'unité 1 de 1984 à 2021 .....	20
<b>Figure 13.</b> Distribution des taux de capture de <i>S. mentella</i> dans le relevé du MPO réalisé dans le nGSL de 1990 à 2021 .....	21
<b>Figure 14.</b> Réchauffement des eaux du golfe du Saint-Laurent.....	23

<b>Figure 15.</b> Débarquement de la crevette nordique par zone de pêche .....	25
<b>Figure 16.</b> Indice de biomasse du relevé de recherche de la crevette nordique .....	25
<b>Figure 17.</b> Distribution des taux de capture de la crevette nordique .....	26
<b>Figure 18.</b> Vers une stratégie de gestion au niveau de l'écosystème .....	28
<b>Figure 19.</b> Exemple d'identification des communautés clés .....	29
<b>Figure 20.</b> Conceptualisation des processus alimentaires chez un prédateur .....	30
<b>Figure 21.</b> Exemple d'analyse de contenu stomacal de sébaste .....	32
<b>Figure 22.</b> Illustration de l'application du métabarcoding pour la caractérisation du régime alimentaire .....	34
<b>Figure 23.</b> Illustration conceptuelle de la manière dont les techniques utilisant des traceurs biochimiques se rapportent généralement à différentes variables des réseaux trophiques marins .....	36
<b>Figure 24.</b> Stratification utilisée par le relevé de recherche couvrant l'ensemble de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent .....	39
<b>Figure 25.</b> Exemple de sébastes triés lors d'un relevé de recherche .....	39

## CHAPITRE 1

<b>Figure 1.1</b> Map of the study area showing sampling hauls where redfish stomachs containing prey were sampled from each period .....	51
<b>Supplementary Figure 1.1</b> Contribution of prey categories to the GSL redfish diet composition, expressed as percentage of fullness index (%FI), per 5-cm length class.....	53
<b>Figure 1.2</b> Size frequency distribution of redfish with stomachs containing prey collected in the GSL during 1993–1999 and 2015–2019 according to each defined subarea .....	64
<b>Supplementary Figure 1.2</b> Cumulative prey curves and confidence interval with <i>b</i> values for three major size classes during 1993–1999 and 2015–2019.....	65
<b>Supplementary Figure 1.3</b> Cumulative prey curves and confidence interval with <i>b</i> values for three major size classes and three subareas during 1993–1999 and 2015–2019 .....	66

<b>Figure 1.3</b> Contribution of the fifteen prey categories to GSL redfish diet, expressed as partial fullness index (PFI), percentage of fullness index (%FI) and percentage of occurrence (%O) during 1993–1999 and 2015–2019 as a function of 5 cm size class .....	75
<b>Figure 1.4</b> Feeding strategy of GSL redfish in the 1990s for three subareas and three major size classes .....	79
<b>Figure 1.5</b> Feeding strategy of GSL redfish in the 2010s for three subareas and three major size classes .....	80
 <b>CHAPITRE 2</b>	
<b>Figure 2.1</b> Map of the study area showing sampling hauls ( $n = 50$ ) with the number of redfish ( <i>Sebastes</i> sp.) stomachs and livers sampled ( $n = 350$ ) during the 2017 August trawl survey in the Gulf of St. Lawrence.....	103
<b>Figure 2.2</b> Cumulative prey category-stomach curves and confidence interval with $b$ values for three size classes and according to each size class and subarea for stomach content data .....	108
<b>Figure 2.3</b> Cumulative curves of liver fatty acid and confidence interval with $b$ values for three size classes and according to each size class and subarea for fatty acid data.....	109
<b>Figure 2.4</b> Contribution of the fourteen prey categories to redfish diet in visual examination of stomach contents, expressed as percentage of fullness index (%FI) for three redfish size classes in all subareas combined and according to each size class and subarea .....	114
<b>Figure 2.5</b> Non-parametric multidimensional scaling (nMDS) ordinations and PERMANOVA results of the fatty acid composition in the prey species .....	117
<b>Figure 2.6</b> Non-parametric multidimensional scaling (nMDS) ordinations and PERMANOVA results of the fatty acid composition in redfish livers for three redfish size classes in all subareas combined and according to each size class and subarea.....	118
<b>Supplementary Figure 2.1</b> Conceptual figure representing the main findings of the present study, linking size-related and spatial differences in fatty acid (FA) profiles to key prey taxa for redfish .....	132

### CHAPITRE 3

<b>Figure 3.1</b> Map of the study area showing sampling hauls where redfish stomachs were sampled for the present study ( $n = 35$ ) with the number of redfish stomachs preserved ( $n = 185$ ) during the August 2017 depth-stratified randomly trawl survey in the estuary and northern Gulf of St. Lawrence.....	143
<b>Figure 3.2</b> Contribution of the eight prey categories to redfish diet as a function of redfish size classes, expressed as percent fullness index (%FI), relative number sequence reads (%RS), occurrence (%O) and relative occurrence (%RO) according to SCA and DNA metabarcoding.....	159
<b>Figure 3.3</b> Linear regression analyses between the relative number of sequences reads (%RS) from DNA metabarcoding and percent fullness index (%FI) from SCA for each prey category.....	160
<b>Figure 3.4</b> Contribution of the most important prey identified at the species or genus level to redfish diet as a function of size class, expressed as percentage fullness index (%FI) and relative number sequence reads (%RS) according to SCA and DNA metabarcoding .....	161
<b>CONCLUSION GÉNÉRALE</b>	
<b>Figure 26.</b> La question de l'écologie trophique du sébaste étudiée au cours de ce projet de doctorat, les problématiques fondamentales de recherches associées et les informations générales qui se dégagent au travers de l'utilisation des trois méthodologies employées.....	172
<b>Figure 27.</b> Comparaison de l'anatomie de la vessie natatoire d'un poisson physostome et physocliste et exemple de barotraumatisme subi par un sébaste lors de la remontée au chalut de fond.....	177
<b>Figure 28.</b> Résultats additionnels issus des données de contenus stomacaux pour les années 2020–2021 .....	181
<b>Figure 29.</b> Distribution des taux de capture de crevette nordique et de sébaste lors du relevé d'août du MPO en 2021 dans le nord du Saint-Laurent .....	184
<b>Figure 30.</b> Schéma récapitulatif des principaux résultats pour le régime alimentaire du sébaste ( <i>Sebastes</i> sp.) dans le golfe du Saint-Laurent et les principales perspectives de recherche préconisées.....	190

## **LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES**

<b>ACS</b>	Analyse visuelle des Contenus Stomacaux
<b>ADN</b>	Acide Désoxyribonucléique
<b>AG</b>	Acides Gras
<b>AZMP</b>	Atlantic Zone Monitoring Program
<b>BED</b>	Budget Énergétique Dynamique
<b>C</b>	Carbone
<b>CCGS</b>	Canadian Coast Guard Ship
<b>CCRH</b>	Conseil pour la Conservation des Ressources Halieutiques
<b>CI</b>	Confidence Intervals
<b>COI</b>	Cytochrome c Oxydase subunit I / sous-unité I de la Cytochrome c Oxydase
<b>COSEPAC</b>	Comité sur la Situation des Espèces en Péril au Canada
<b>COSEWIC</b>	Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada
<b>DFO</b>	Department of Fisheries and Oceans
<b>DHA</b>	Docosahexaenoic Acid
<b>DNA</b>	Deoxyribonucleic Acid
<b>EFA</b>	Essential Fatty Acid

<b>EGSL</b>	Estuaire et Golfe du Saint-Laurent
<b>EPA</b>	Eicosapentaenoic Acid
<b>FA</b>	Fatty Acid
<b>FAME</b>	Fatty Acid Methyl Esters
<b>FAO</b>	Food and Agriculture Organisation
<b>FI</b>	Fullness Index
<b>FL</b>	Fork Length
<b>FRQNT</b>	Fonds de Recherche du Québec – Nature et Technologies
<b>GC-MS</b>	Gas Chromatography-Mass Spectrometry
<b>GSL</b>	Gulf of St. Lawrence / Golfe du Saint-Laurent
<b>HTS</b>	High-Throughput Sequencing
<b>IBIS</b>	Institut de Biologie Intégrative et des Systèmes
<b>IML</b>	Institut Maurice-Lamontagne
<b>IRI</b>	Index of Relative Importance
<b>ISMER</b>	Institut des Sciences de la Mer
<b>L50</b>	Taille à la première maturité sexuelle
<b>LC</b>	Laurentian Channel
<b>MDH</b>	Malate Déshydrogénase
<b>MEVN</b>	Muscle Externe de la Vessie Natatoire
<b>MLI</b>	Maurice-Lamontagne Institute



<b>MPO</b>	Ministère des Pêches et Océans
<b>MUFA</b>	Monosaturated Fatty Acid
<b>N</b>	Azote
<b>NEG</b>	North-East Gulf
<b>nGSL</b>	Northern of Gulf of St. Lawrence / Nord du Golfe du Saint-Laurent
<b>NL</b>	Terre-Neuve-et-Labrador
<b>nMDS</b>	Non-parametric Multidimensional Scaling
<b>NS</b>	Nouvelle-Écosse
<b>NWG</b>	North-West Gulf
<b>O</b>	Occurrence
<b>OPANO</b>	Organisation des Pêches de l'Atlantique Nord-Ouest
<b>PCR</b>	Polymerase Chain Reaction
<b>PERMANOVA</b>	Permutation Multivariate Analysis of Variance
<b>PFI</b>	Partial stomach Fullness Index
<b>PMZA</b>	Programme de Monitoring de la Zone Atlantique
<b>PRL</b>	Point de Référence Limite
<b>PRS</b>	Point de Référence Supérieur
<b>PUFA</b>	Polyunsaturated Fatty Acid
<b>RAQ</b>	Ressources Aquatiques Québec
<b>RMNA</b>	Rayons Mous de la Nageoire Anale

<b>RQM</b>	Réseau Québec Maritime
<b>RS</b>	Sequence Reads
<b>RV</b>	Research Vessel
<b>SCA</b>	Stomach Contents Analysis
<b>SFA</b>	Saturated Fatty Acid
<b>sGSL</b>	Sud du Golfe du Saint-Laurent
<b>SIMPER</b>	Similarity Percentage Analysis
<b>TAC</b>	Total Admissible des Captures
<b>TFI</b>	Total stomach Fullness Index
<b>UQAC</b>	Université du Québec à Chicoutimi
<b>UQAR</b>	Université du Québec à Rimouski

# INTRODUCTION GÉNÉRALE

## 1. MISE EN CONTEXTE

La dynamique des ressources marines<sup>1</sup> est complexe et en constante évolution. Intimement liée à son environnement, elle est régie par de nombreux phénomènes de variabilité, incluant effondrement et expansion des populations d'espèces, qui peuvent être à l'origine de profonds changements dans la composition des communautés (p.ex., [Myers & Worm, 2003](#); [Caddy & Seijo, 2005](#); [Ward & Myers, 2005](#); [Daskalov et al., 2007](#); [Pedersen et al., 2017](#)). En 2019, selon l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO, Food and Agriculture Organisation), 35 % de l'ensemble des stocks halieutiques<sup>2</sup> mondiaux étaient exploités à un niveau biologiquement non viable, comparativement à 10 % en 1974 (**Figure 1**; [FAO, 2022](#)). Considérée comme le principal facteur anthropique affectant les écosystèmes marins, la pêche donne lieu à bien d'autres conséquences que le seul retrait de biomasse. Par exemple, l'habitat, la distribution des espèces, les interactions trophiques ou encore la phénologie<sup>3</sup> peuvent être modifiés, déclenchant ainsi des bouleversements dans la dynamique des écosystèmes (p.ex., [Jennings & Kaiser, 1998](#); [Pauly et al., 2002](#); [Dulvy et al., 2003](#); [Ward & Myers, 2005](#); [Daskalov et al., 2007](#); [Barausse et al., 2011](#); [Heino et al., 2015](#)). D'autres facteurs, tels que les changements climatiques, peuvent interagir avec la surpêche, rendant les effets résultants encore plus forts et imprévisibles (p.ex., [Dulvy et al., 2003](#); [Edwards & Richardson, 2004](#); [Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010](#)).

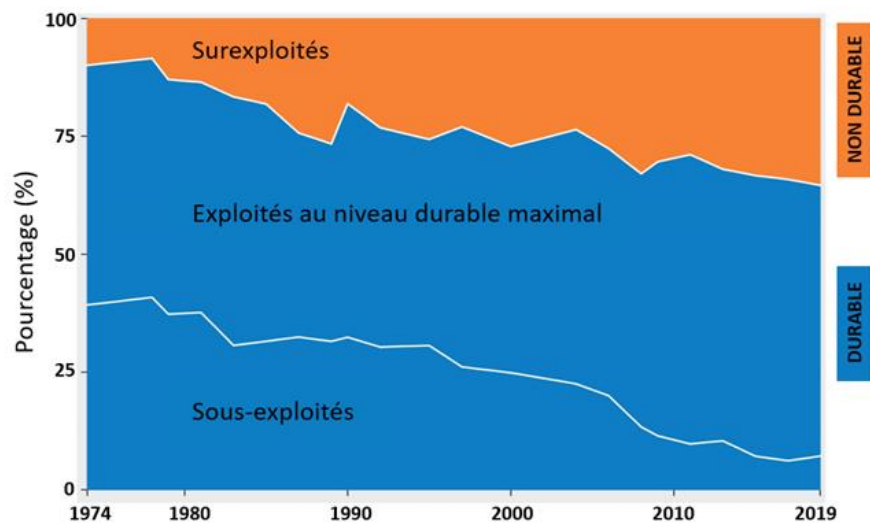
---

<sup>1</sup>**Ressources marines** : espèce marines vivantes potentiellement ou réellement sujettes à une exploitation par l'homme pour l'alimentation humaine ou animale, les engrais ou la fabrication d'autres produits ([Caddy & Griffiths, 1996](#)).

<sup>2</sup>**Stock halieutique** : fraction exploitée d'une population d'une espèce donnée dans une zone géographique circonscrite.

<sup>3</sup>**Phénologie** : étude des événements du cycle de vie qui se répètent chaque année, comme le moment des migrations et des floraisons ([Edwards & Richardson, 2004](#)).

Face aux multiples pressions anthropiques et environnementales, les espèces réagissent différemment et leur vulnérabilité ainsi que leur résilience<sup>4</sup> sont étroitement liées à leurs traits d'histoire de vie (p.ex., Jennings et al., 1998; Roberts & Hawkins, 1999). Par exemple, une grande taille, un âge tardif à maturité, un régime alimentaire spécialisé, un lien étroit avec un habitat spécifique ou encore un type de reproduction particulier peuvent rendre les organismes plus sensibles aux changements (p.ex., Roberts & Hawkins, 1999; Dulvy et al., 2000; Pauly et al., 2002; Reynolds et al., 2005; Ward & Myers, 2005). Dans ce contexte, la compréhension et l'évaluation des différents mécanismes impactant la biodiversité marine et la dynamique d'un écosystème, dans l'espace et dans le temps, sont essentielles pour identifier des stratégies de gestion et de conservation intégrées et durables des ressources (p.ex., Caddy & Seijo, 2005; Curtin & Pallezo, 2010; Rochet et al., 2010; Barausse et al., 2011).

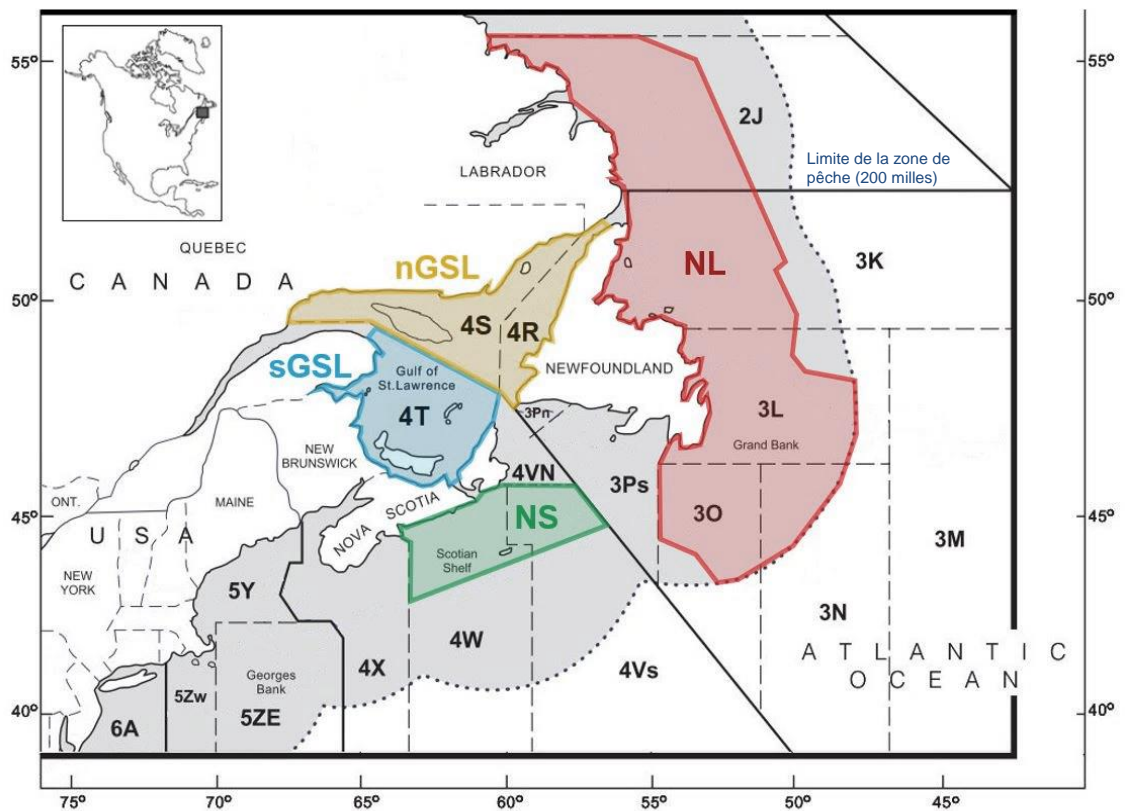


**Figure 1.** Évolution de la situation des stocks halieutiques mondiaux, de 1974 à 2019 (FAO, 2022).

<sup>4</sup>**Résilience** : capacité à revenir à un état initial après une perturbation.

## 2. ÉVOLUTION DES RESSOURCES HALIEUTIQUES DE L'ATLANTIQUE CANADIEN

Au Canada, quatre écosystèmes marins de l'Atlantique Nord-Ouest, comprenant les Grands Bancs de Terre-Neuve-et-Labrador (NL), le nord et sud du golfe du Saint-Laurent (nGSL et sGSL, respectivement) et le plateau de la Nouvelle-Écosse (NS) (**Figure 2**), ont subi de profonds changements associés à d'importants déclin de leurs populations marines et à des modifications de composition d'espèces (p.ex., [Bundy et al., 2009](#); [FAO, 2011](#)).

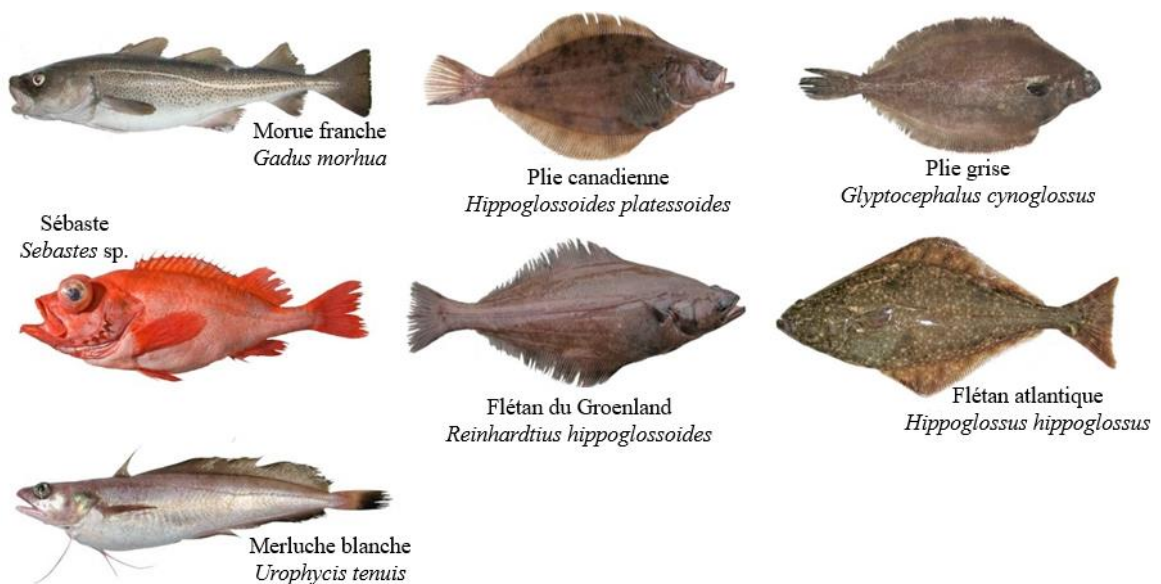


**Figure 2.** Carte de la côte est du Canada, des quatre écosystèmes de l'Atlantique Nord-Ouest et des différentes divisions de l'Organisation des pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO) : NL (divisions 2J3KLNO de l'OPANO); nGSL (divisions 4RS de l'OPANO); sGSL (division 4T de l'OPANO); NS (divisions 4VsW de l'OPANO). Adaptée d'après [Tomkiewicz et al. \(2003\)](#) et [Bundy et al. \(2009\)](#).

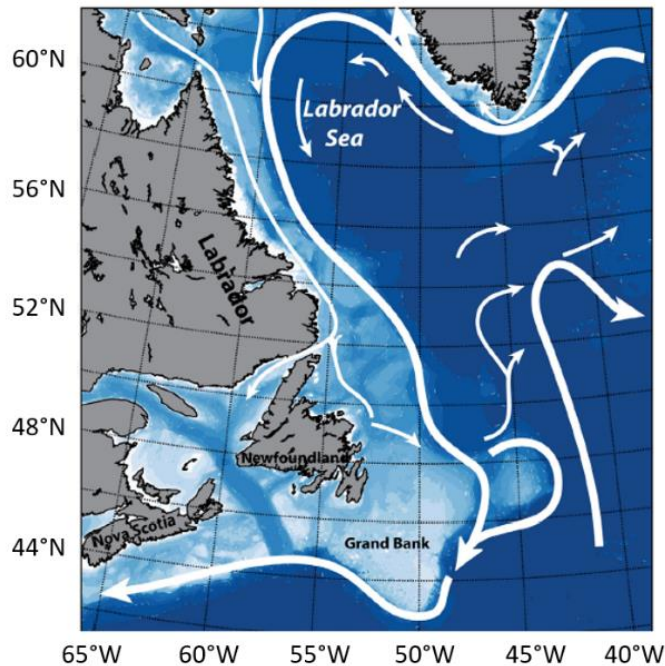
Quand l'explorateur italien Giovanni Caboto, connu en français sous le nom de Jean Cabot, revint de son expédition historique au large de Terre-Neuve à la fin du XV<sup>ème</sup> siècle, il déclara littéralement que les mers de l'est du Canada « foisonnaient » de poissons et qu'il avait découvert une ressource maritime inattendue : de gigantesques bancs de morue franche (*Gadus morhua*, Linné 1758) (Kurlansky, 1997). Une « ruée vers la morue » marqua alors le commencement d'une exploitation à grande échelle des poissons de fond dans l'Atlantique canadien (Hutchings & Myers, 1994; Bundy et al., 2009). Cinq cents ans plus tard, au début des années 1990, les stocks de morue franche des écosystèmes de Terre-Neuve-et-Labrador, de la Nouvelle-Écosse et du golfe du Saint-Laurent s'effondrent après des siècles d'exploitation, résultat des conditions économiques, de l'exploitation grandissante des ressources et des pressions exercées par la pêche en interaction avec la dynamique environnementale (Hutchings & Myers, 1994; Lear, 1998; Lilly et al., 2013; Pedersen et al., 2017). Consécutivement, une diminution généralisée et drastique des populations de poissons de fond est amorcée, conduisant à une mise sous moratoire sur la pêche de près de la moitié des stocks de l'Atlantique canadien comprenant la morue franche *G. morhua*, le sébaste *Sebastes* sp. Cuvier 1829, la merluche blanche *Urophycis tenuis* Mitchill 1814, la plie canadienne *Hippoglossoides platessoides* Fabricius 1780 et la plie grise *Glyptocephalus cynoglossus* Linné 1758 (**Figure 3**) (p. ex., Murawski, 1997; Brêthes, 1998; Gascon, 2003; Frank et al., 2005; Halliday & Pinhorn, 2009).

À la fin des années 80 et jusqu'au début des années 90, le climat océanique était exceptionnellement défavorable à la productivité des poissons de fond (Halliday & Pinhorn, 2009). Des courants froids plus forts provenant du Labrador (**Figure 4**) ont été probablement à l'origine d'une réduction de sources de nourriture clés pour la morue franche avec notamment le déclin du capelan *Mallotus villosus* Müller 1776 qui a affecté sa survie et sa croissance (Lilly et al., 2013). La biomasse du stock reproducteur, déjà faible par rapport aux décennies précédentes, a subi une importante réduction affectant alors directement le potentiel de reconstitution du stock. La prédation par les phoques due au rétablissement parallèle de leur population (Mohn & Bowen, 1996; Hammill, 2005) a également contribué au déclin de ce poisson de fond emblématique.

Alors que les captures ont été considérablement réduites au début des années 1990 par rapport aux années 1970 et 1980, la mortalité induite par la pêche semble être restée suffisamment élevée pour entraver le rétablissement des populations de poissons de fond, combinée avec l'influence environnementale, la destruction de l'habitat benthique par l'utilisation des chaluts de fond et la surestimation des stocks par différentes entités scientifiques (Brêthes, 1998; Kenchington et al., 2006; Lilly, 2008; Devine & Haedrich, 2011; Lilly et al., 2013; Pedersen et al., 2017). De plus, les poissons de fond ont tendance à croître lentement avec une espérance de vie longue caractérisée par un âge tardif de maturité sexuelle, ce qui les rend particulièrement vulnérables et lents à se remettre d'un effondrement (Denney et al., 2002; Clarke et al., 2003; Baker et al., 2009).



**Figure 3.** Principaux poissons de fond dans les écosystèmes de l'Atlantique Nord-Ouest. Illustrations d'espèces ©Claude Nozères.



**Figure 4.** Principaux courants froids provenant du Labrador impactant les quatre écosystèmes marins de l'Atlantique Nord-Ouest (Lilly et al., 2013).

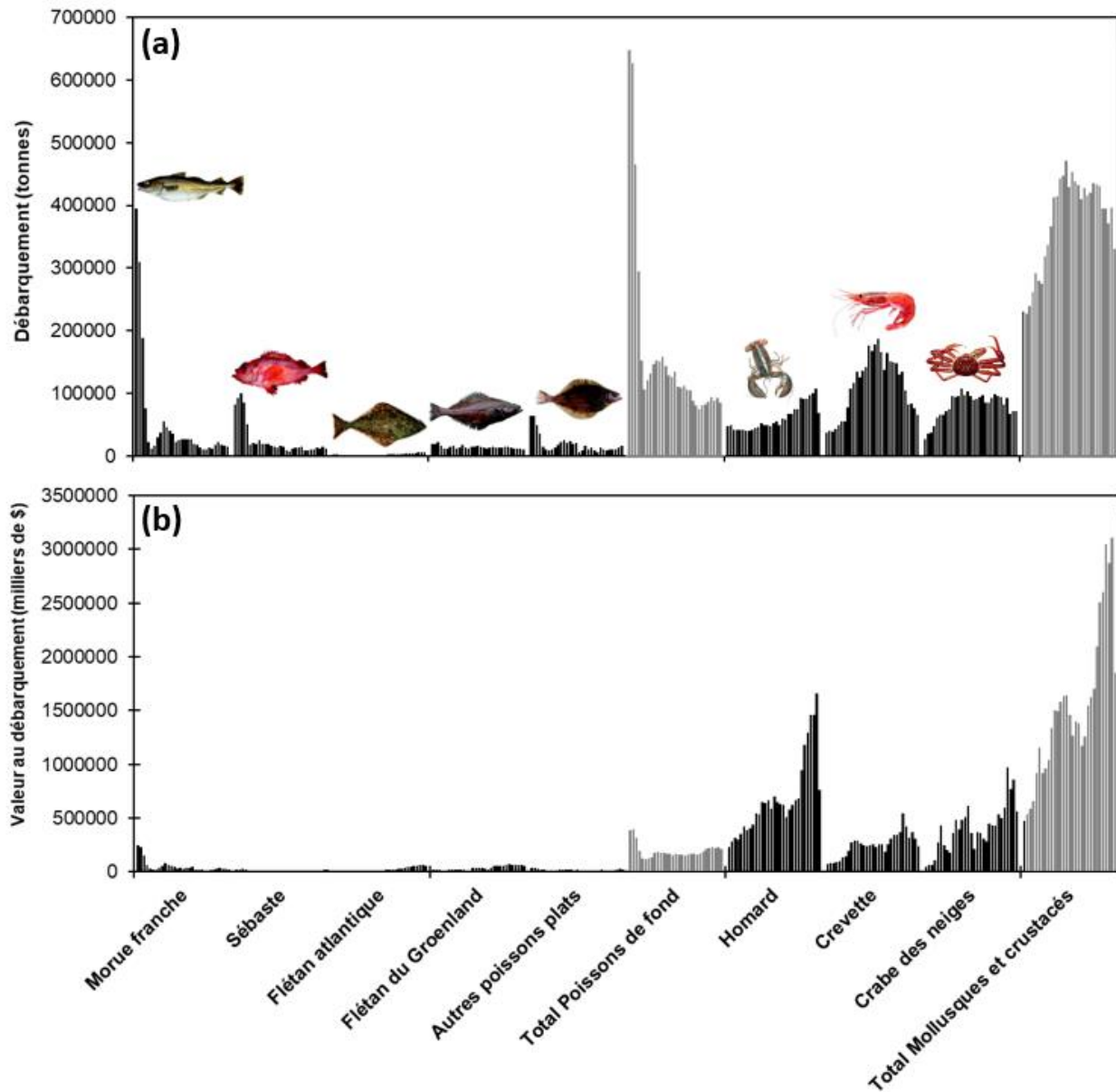
Parallèlement au moment où les stocks de poissons de fond diminuaient ou s'effondraient, les biomasses d'invertébrés augmentaient, en répartition et en abondance, à des niveaux record et de façon généralisée, favorisées par la baisse de la pression de prédation et de compétition ainsi que par le refroidissement des eaux pour les espèces boréales (**Figure 5a**) (Brêthes, 1998; Lilly et al., 2000; Frank et al., 2005; Savenkoff et al., 2006). Malgré les restrictions strictes appliquées sur la pêche aux poissons de fond, la valeur totale des débarquements de toutes espèces pêchées augmentait au cours de la même période en raison d'un accroissement important et constant de la valeur au débarquement des crustacés (MPO, 2022a) (**Figure 5b**).

L'état de l'écosystème est resté relativement stable sur plus de vingt ans, caractérisé par l'abondance des crustacés qui supportaient autrefois la biomasse des stocks de poissons de fond. Au niveau du Canada atlantique, l'économie des pêches repose présentement sur 3 espèces : le homard américain *Homarus americanus* Milne Edwards 1837, le crabe des



neiges *Chionoecetes opilio* Fabricius 1788 et la crevette nordique *Pandalus borealis* Krøyer 1838 qui représentaient entre 72 et 89 % de la valeur totale de la pêche commerciale des côtes atlantiques débarquée depuis 2010 jusqu'à 2020 (**Figure 5**). Les poissons de fond ne représentaient que 7 à 11 % des valeurs débarquées, reposant essentiellement sur le flétan atlantique *Hippoglossus hippoglossus* Linné 1758 et le flétan du Groenland *Reinhardtius hippoglossoides* Walbaum 1792 (**Figure 3**) dont certaines pêcheries locales se sont maintenues et restent importantes (**Figure 5**, [MPO, 2022a](#)).

L'industrie est aujourd'hui bien adaptée à la composition de cet écosystème post-effondrement des poissons de fond. Cependant, depuis ces dernières années, des diminutions d'abondance d'espèces d'eau froide et notamment de la superficie des zones de concentration des stocks de crevette nordique sont constatées dans le golfe du Saint-Laurent (GSL). Le réchauffement des masses d'eaux et l'augmentation inattendue et massive de la population de sébaste seraient les deux principales causes de cette diminution (p.ex., [Bourdages et al., 2020a](#); [MPO, 2022b](#)).

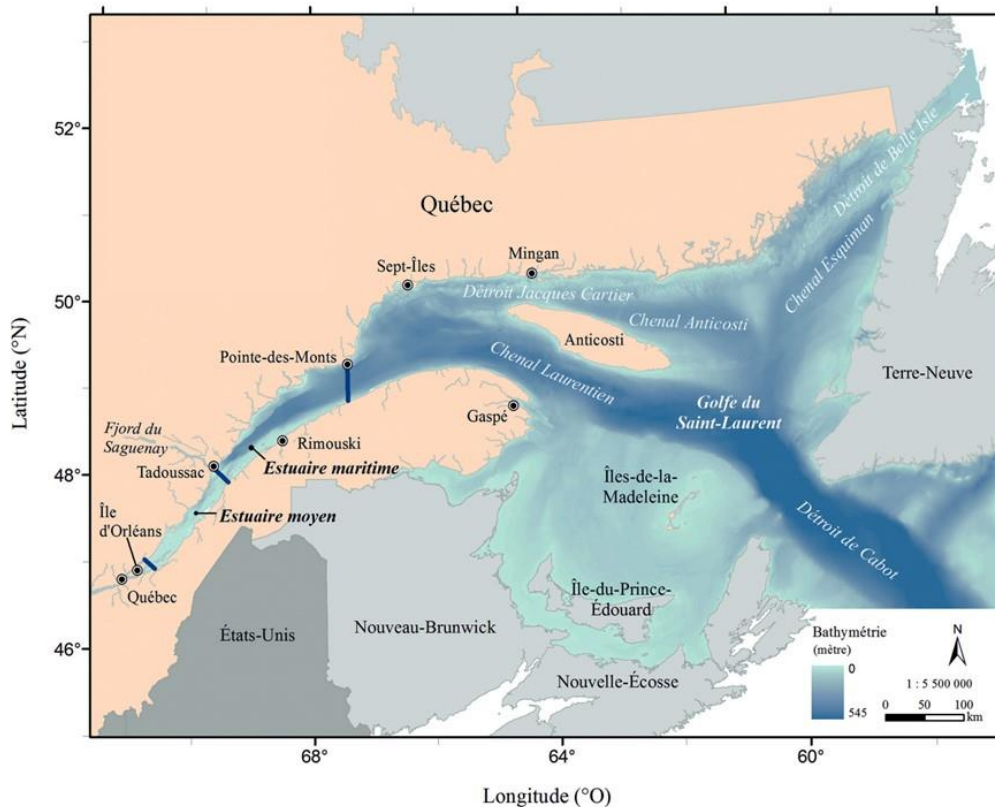


**Figure 5.** Séries temporelles de 1990 à 2020 et aperçu des tendances de (a) débarquements et de (b) valeurs des débarquements des principaux groupes d'espèces marines exploitées dans l'Atlantique canadien (tirées des statistiques publiées par le MPO, 2022a). Illustrations d'espèces ©Claude Nozères.

## 2.1 Le cas du sébaste dans le golfe du Saint-Laurent

Le GSL constitue l'un des écosystèmes marins le plus grand et le plus productif au Canada. Cette vaste mer intérieure semi-fermée d'une superficie d'environ 236 000 km<sup>2</sup>, encerclée par cinq provinces canadiennes (Nouveau-Brunswick, Nouvelle-Écosse, Île-du-Prince-Édouard, Québec et Terre-Neuve-et-Labrador), relie le système hydrique du Saint-Laurent à l'océan Atlantique par les détroits de Belle-Isle et de Cabot (**Figure 6**) (p.ex., [Dufour et al., 2010](#); [MPO, 2013](#); [Savenkoff et al., 2016](#)).

Les conditions océaniques et climatiques qui règnent dans les eaux profondes du GSL sont principalement influencées par deux phénomènes; le premier d'origine arctique avec le courant froid et dense du Labrador (**Figure 4**) et le deuxième d'origine tropicale qui arrive du sud par le détroit de Cabot avec le Gulf Stream ([Gilbert et al., 2007](#); [Dufour et al., 2010](#)). La caractéristique géomorphologique la plus importante du GSL est la présence d'une longue fosse continue, le chenal Laurentien, depuis le plateau continental jusqu'à l'estuaire. Deux autres chenaux profonds (> 200 mètres) se retrouvent dans le GSL : le chenal Esquiman, qui part du chenal Laurentien et s'étend vers le détroit de Belle-Isle; et le chenal d'Anticosti, qui part du chenal Esquiman et qui se prolonge dans le détroit de Jacques-Cartier, au nord de l'île d'Anticosti. La partie la plus profonde (540 mètres) du GSL se trouve au nord du détroit de Cabot. À l'opposé, la partie sud du golfe constitue un plateau large et peu profond (profondeur moyenne d'environ 60 mètres). Ces spécificités géomorphologiques ont une incidence sur la circulation, le mélange et les caractéristiques des masses d'eau. Les eaux profondes du Saint-Laurent arrivent de l'Atlantique et sont transportées par advection vers la tête du chenal Laurentien jusqu'à l'embouchure du fjord du Saguenay (**Figure 6**). L'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL) offrent des conditions uniques pour une communauté biologique et une structure trophique d'une grande diversité et d'une productivité élevée en donnant naissance à des zones bonifiées de biomasse d'espèces et de production planctonique (p.ex., [MPO, 2005](#); [Dufour et al., 2010](#)).



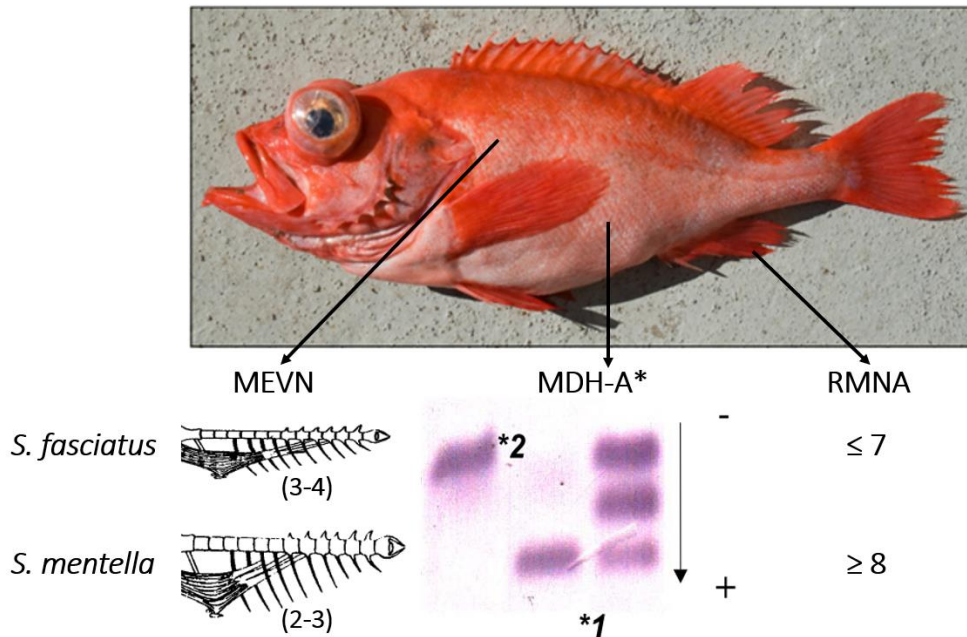
**Figure 6.** Carte de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent avec ses caractéristiques bathymétriques les plus importantes (en bleu foncé : profondeur supérieure à 200 mètres) (Savenkoff et al., 2016).

### 2.1.1 Le complexe *Sebastes* sp.

**Critères usuels d'identification** – Deux espèces principales de sébastes, appartenant à la famille des Scorpénidés, se retrouvent dans le GSL : le sébaste acadien, *Sebastes fasciatus* Storer 1854 et le sébaste atlantique, *Sebastes mentella* Travin 1951 (p.ex., Gascon, 2003; Senay et al., 2019; Senay et al., 2021). Une troisième espèce, beaucoup plus rare, le sébaste orangé, *Sebastes norvegicus* Ascanius 1772 peut également se retrouver dans le GSL et se distingue beaucoup plus facilement des deux autres espèces (Nozères et al., 2010). *S. fasciatus* et *S. mentella* présentent des caractéristiques morphologiques externes très similaires, à tout stade de vie, ce qui rend leur distinction à l'échelle de l'individu impossible par un seul examen visuel (Kenchington, 1986; Gascon, 2003; Senay et al., 2022). Par

conséquent, les captures de ces deux espèces ont été historiquement gérées comme un seul stock, rarement différenciées dans les relevés scientifiques et la pêche commerciale et désignées, le plus souvent, sous la même dénomination taxonomique en tant que sébaste *Sebastes* sp. (Gascon, 2003; Cadigan & Campana, 2016; Senay et al., 2021).

Dans un souci de documenter leurs caractéristiques biologiques spécifiques et d'identifier les patrons de distribution, de structure de leur population ainsi que le recrutement propre à chaque espèce, trois critères peuvent être utilisés pour les distinguer : le nombre de rayons mous de la nageoire anale (RMNA), le point de passage entre les côtes du muscle externe de la vessie natatoire (MEVN) et la composition allélique au locus de la malate déshydrogénase (MDH-A\*). En général, *S. fasciatus* présente habituellement le génotype homozygote MDH-A\*2, un MEVN entre les côtes 3 et 4 et un RMNA inférieur ou égal à 7 alors que *S. mentella* est caractérisé par le génotype homozygote MDH-A\*1, un MEVN passant entre les côtes 2 et 3 et un RMNA supérieur ou égale à 8 (Gascon, 2003; Senay et al., 2021; Senay et al., 2022) (**Figure 7**). Ces méthodes exigent néanmoins beaucoup de temps et ne peuvent pas être régulièrement utilisées en raison de la contrainte de traitement des échantillons au laboratoire pour la MDH-A\* ou de dissections complexes pour exposer le muscle pour le MEVN (Gascon, 2003). Au cours des dernières décennies, ces différentes démarches ont été améliorées, permettant d'identifier les espèces à l'échelle des captures durant les relevés de recherche avec notamment l'utilisation de la proportion de chaque dénombrement des RMNA possibles (six à dix rayons) qui utilise un caractère externe qui peut être évalué rapidement (Senay et al., 2021; Senay et al., 2022). Néanmoins, il existe un chevauchement entre les deux espèces, un RMNA égal à 8 n'est pas exceptionnel pour *S. fasciatus* et un nombre de rayons inférieur à 8 a également déjà été observé chez *S. mentella* (Gascon, 2003; Senay et al., 2022).



**Figure 7.** Critères d’identification usuels permettant de distinguer *S. mentella* et *S. fasciatus* dans l’Atlantique Nord-Ouest. Figure adaptée à partir de [Gascon \(2003\)](#). Photographie de *Sebastes* sp. ©Claude Nozères.

### 2.1.2 Généralités sur les traits d’histoire de vie

La plupart des descriptions suivantes sont fondées sur les caractéristiques du cycle biologique de *Sebastes* sp. de façon générale.

**Croissance et longévité** – Les sébastes<sup>5</sup> sont des poissons de fond osseux de couleur rouge vif (à l’origine de son nom anglais : redfish) à croissance lente et avec une longévité élevée (p.ex., [Hamon, 1972](#); [Campana et al., 1990](#); [Gascon, 2003](#); [MPO, 2022c](#)). Ils peuvent atteindre des tailles maximales moyennes d’environ 45 centimètres. La taille exploitable minimale est réglementée à 22 centimètres, atteinte à l’âge de sept à huit ans en moyenne ([MPO, 2022c](#)). Il a été montré que *S. mentella* atteint habituellement des tailles plus grandes

<sup>5</sup>Dans ce document, le nom usuel « sébaste » désigne, le plus souvent, les deux espèces *S. fasciatus* et *S. mentella* sans distinction.

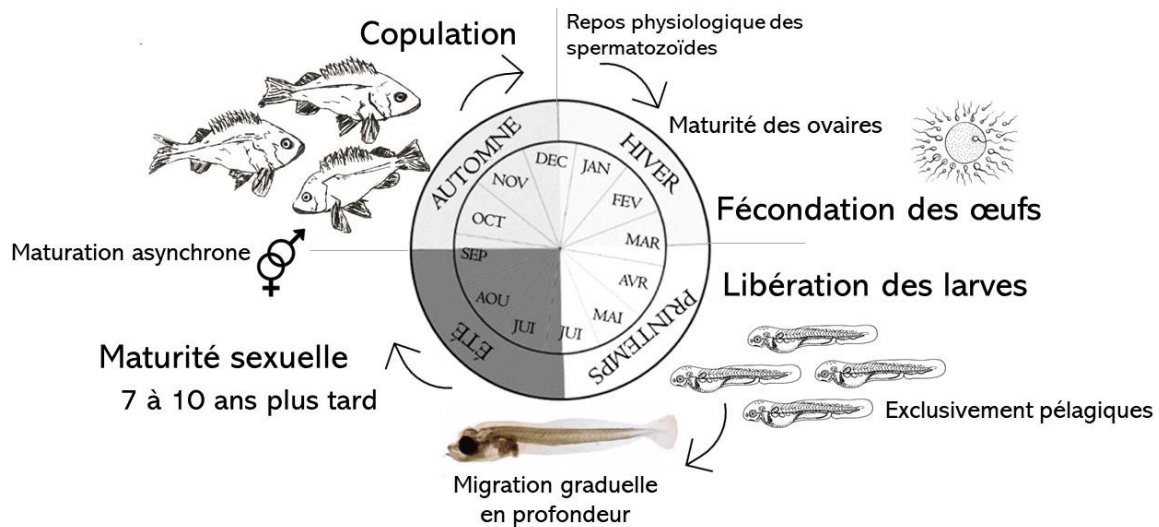
que *S. fasciatus*. Les femelles de ces deux espèces atteignent des tailles plus grandes que les mâles (Cadigan & Campana, 2016). La croissance de *S. mentella* est plus rapide. L'âge maximum est estimé entre 30 et 50 ans pour *S. fasciatus* et entre 60 et 75 ans pour *S. mentella* (Campana et al., 1990; Devine & Haedrich, 2011).

**Reproduction et recrutement** – La stratégie reproductrice du sébaste est rare pour un poisson marin. Il s'agit d'une espèce ovovivipare, c'est-à-dire à fécondation interne. Les mâles atteignent la maturité sexuelle un à deux ans avant les femelles. Pour *S. fasciatus*, les mâles mûrent à sept ans ( $L_{50}^6$  : 19,6 cm) et les femelles à neuf ans ( $L_{50}$  : 24,1 cm) et pour *S. mentella*, les mâles mûrent à neuf ans ( $L_{50}$  : 22,8 cm) et les femelles à dix ans ( $L_{50}$  : 25,4 cm) (Gascon, 2003). Dès l'atteinte de la maturité sexuelle, la reproduction se produit généralement chaque année (**Figure 8**). Une caractéristique spécifique du sébaste est une maturation asynchrone des gonades chez les mâles et les femelles. La copulation se produit en automne, entre septembre et décembre, lorsque les ovocytes sont en phase de vitellogenèse. Les spermatozoïdes sont maintenus dans un état de repos physiologique à l'intérieur de la femelle, jusqu'à la maturité des ovaires en février-mars (Hamon, 1972). La fécondation se produit lors de l'ovulation des ovocytes en janvier-février. En somme, les spermatozoïdes sont stockés à l'intérieur de la femelle pendant l'hiver, les œufs sont fécondés à la fin de l'hiver et les larves lécithotrophes<sup>7</sup> sont libérées au printemps entre avril et juillet (Ni & Templeman, 1985; St-Pierre & De Lafontaine, 1995; Filina et al., 2017). Les larves se développent dans les eaux de surface jusqu'à atteindre une taille d'environ 2,5 centimètres avant de migrer graduellement en profondeur au cours de leur croissance. Elles sont exclusivement pélagiques jusqu'à l'âge de quatre à cinq mois. Dans l'Atlantique Nord-Ouest, le succès de recrutement est très variable chez le sébaste avec des classes d'âge importantes observées à des intervalles de cinq à 12 ans (Gascon, 2003).

---

<sup>6</sup> $L_{50}$  : taille à la première maturité sexuelle.

<sup>7</sup>**Lécithotrophe** : larves qui se nourrissent exclusivement du vitellus de l'œuf.



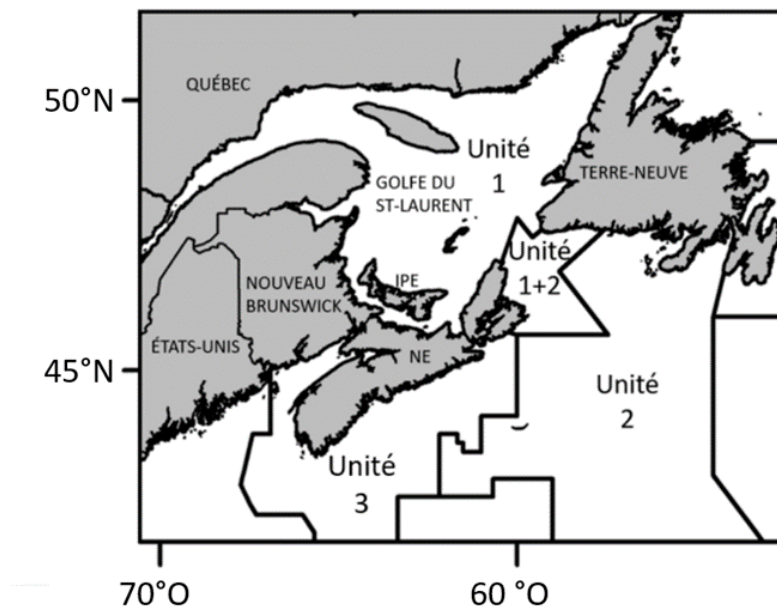
**Figure 8.** Représentation du cycle de reproduction du sébaste sur la base des informations disponibles. Photographie d’une larve de sébaste ©Corinne Burns.

**Distribution** – Les sébastes sont des poissons démersaux. Les adultes se rencontrent dans les eaux froides (environ 3–8 °C) le long des plateaux et pentes continentales ainsi que dans les chenaux profonds entre 100–700 mètres (Gascon, 2003; Senay et al., 2021). L’utilisation des trois critères distinctifs, cités précédemment, ainsi que des analyses génétiques ont permis de décrire la distribution géographique des deux principales espèces à l’échelle de l’Atlantique Nord-Ouest. Il est ressorti que *S. mentella* domine les principaux chenaux et fréquente généralement des eaux plus profondes entre 350 et 500 mètres, alors que *S. fasciatus* préfère des profondeurs moindres, le long des pentes continentales, entre 150 et 300 mètres de profondeur (Valentin, 2006; Senay et al., 2021). Toutefois, la profondeur n’est pas un critère suffisant pour distinguer les deux espèces en raison du chevauchement possible entre les profondeurs utilisées par les deux espèces (Senay et al., 2021).



### 2.1.3 Évolution de l'état des stocks de sébastes

*Unités de gestion* – Avant 1993, la pêche au sébaste était gérée selon trois unités, basées sur les divisions de l'OPANO (Halliday & Pinhorn, 2009) (Figure 2). Ces unités de gestion ont ensuite été redéfinies pour s'assurer d'une base biologique plus solide en tenant compte des nouvelles connaissances et de la migration hivernale des stocks de sébaste du GSL vers la région du détroit de Cabot (Senay et al., 2021). Les unités de gestion résultantes se définissent aujourd'hui comme : unité 1 (GSL), regroupant les divisions 4RST et comprenant pour la période de janvier à mai, les sous-divisions 3Pn et 4Vn; unité 2, regroupant les divisions 3Ps et 4Vs, les sous-divisions 4Wfgj et comprenant pour la période de juin à décembre, les sous-divisions 3Pn et 4Vn; et l'unité 3, regroupant les divisions 4WX (Figures 2 et 9) (Brassard et al., 2017; Senay et al., 2021).



**Figure 9.** Unité de gestion 1, 2 et 3 (IPE = Île-du-Prince-Édouard, NE = Nouvelle-Écosse) (Senay et al., 2021).

**État des stocks des années pré-1990** – C’est à la fin des années 1950 que la pêche dirigée au sébaste s’est développée dans le GSL (**Figure 10**). Les pêcheries dans cette région ont été marquées par de forts épisodes d’exploitation en raison de la présence d’importantes classes d’âge (**Figures 10–11**) (Valentin et al., 2015; Brassard et al., 2017; Duplisea, 2018). D’importants profits étaient possibles en raison de la facilité de capture et de la tendance du sébaste à se regrouper étroitement, de sorte que même de faibles niveaux d’effort de pêche pouvaient produire de grandes prises (Duplisea, 2018). Au cours des périodes d’expansion de la pêche au sébaste pré-1990, peu de restrictions existaient sur le total admissible des captures (TAC), les tailles minimales d’exploitation, la prise en compte des saisons de reproduction pour protéger les juvéniles, les périodes d’accouplement à l’automne ou encore les poissons prêts à libérer leurs larves au printemps (Valentin et al., 2015; Duplisea, 2018).

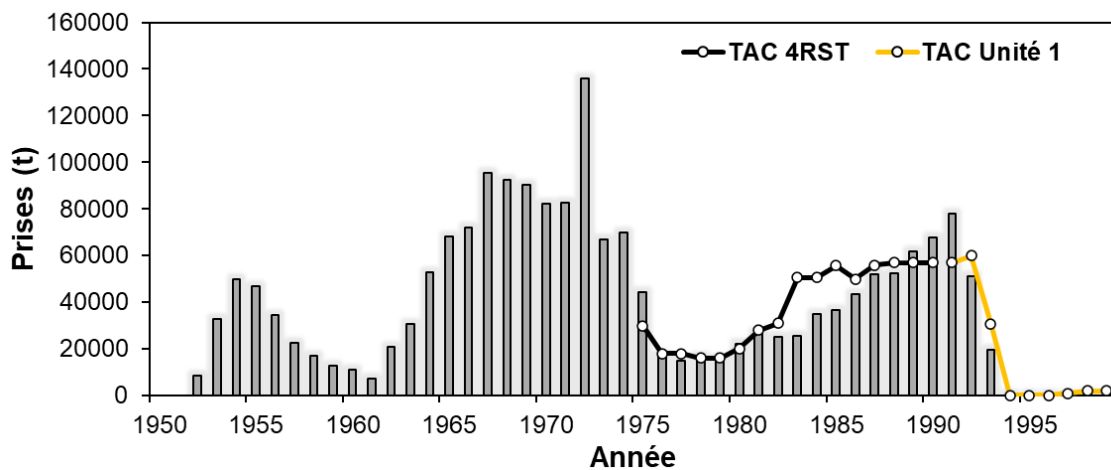
L’observation de grandes cohortes, notamment celle de *S. mentella* de 1980, qui supporta la pêche au sébaste pendant 20 ans (Gascon, 2003; MPO, 2017a), a amené les scientifiques et les gestionnaires à croire que les stocks étaient en bonne santé étant donné la présence de nombreux juvéniles (**Figure 11**) (Duplisea, 2018). Ce constat a ainsi suggéré que l’augmentation de la mortalité par la pêche n’entraînerait pas de surpêche du recrutement<sup>8</sup> (Valentin et al., 2015). En théorie, une bonne gestion de la pêche limite ce risque (Myers et al., 1994).

**Post-1990 : moratoire, pêche indicatrice et expérimentale** – Après le regain d’effort de son exploitation, un rapide déclin de la biomasse et des débarquements de sébaste en 1993 et 1994 ainsi que l’absence d’un recrutement important ont conduit à des restrictions rigoureuses de la pêche. En 1995, le MPO annonce la fermeture de la pêche dirigée au sébaste dans l’unité 1 (**Figures 10–11**) (Gascon, 2003; Duplisea et al., 2016; Brassard et al., 2017) et aujourd’hui, le moratoire est toujours en vigueur. À la suite d’une recommandation du Conseil pour la Conservation des Ressources Halieutiques (CCRH) visant à pallier le manque de données sur le sébaste, une pêche indicatrice a été mise en place en 1998. Les informations

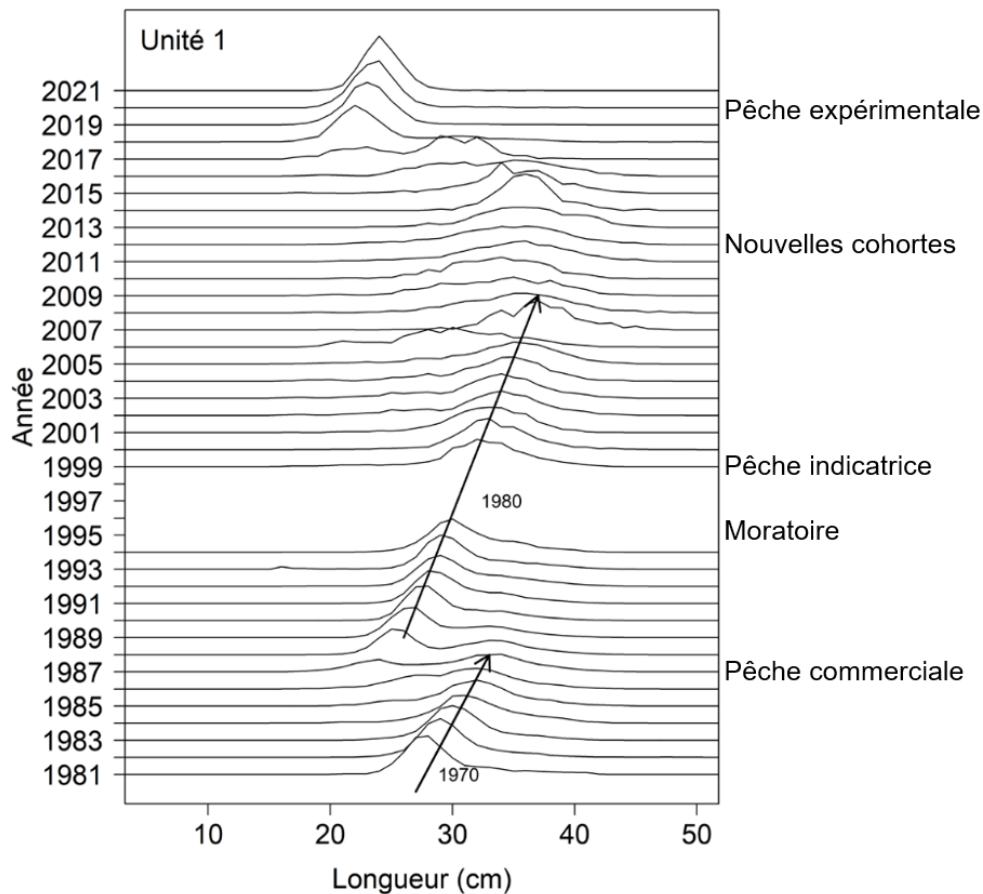
---

<sup>8</sup>**Surpêche du recrutement** : phénomène de capture d’un si grand nombre de poissons que la biomasse génitrice n’est pas assez importante pour reconstituer le stock (Hilborn & Walters, 1992).

obtenues par le programme d’observateurs en mer et le programme d’échantillonnage des captures commerciales du MPO comprennent des données sur les débarquements, l’effort de pêche, les prises accessoires et la taille des sébastes capturés; les TAC étant de 2000 tonnes par année de gestion (Brassard et al., 2017). Depuis 2018, une pêche expérimentale fixée à 2500 tonnes pour 2018–2019 et de 3950 tonnes pour 2019–2020 a été autorisée pour répondre à plusieurs objectifs spécifiques comme la compréhension de la répartition spatio-temporelle, afin d’en apprendre davantage sur les sébastes (Senay et al., 2021).



**Figure 10.** Série temporelle des débarquements de sébaste dans le GSL (TAC: Total Admissible des Captures) produite d’après les données de débarquements de Morin et al. (1999).



**Figure 11.** Fréquence de taille des sébastes dans les débarquements de l'unité 1 de 1981 à 2021. Les suivis des cohortes de 1970 et 1980 sont indiqués par une flèche (MPO, 2022c).

#### 2.1.4 Le sébaste, poisson de l'avenir ?

En 2010, le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a désigné le sébaste atlantique *S. mentella* de l'unité 1 (**Figure 9**) comme étant en voie de disparition, l'abondance de cette espèce ayant diminué de 98 % depuis 1978, et le sébaste d'acadie *S. fasciatus* comme étant menacé (MPO, 2011; Brassard et al., 2017). Basés sur les résultats d'une évaluation du potentiel de rétablissement de ces populations, les stocks reproducteurs de chacune des deux espèces se situaient dans la zone critique selon l'approche

de précaution, à 14 % pour *S. mentella* et 28 % pour *S. fasciatus* de leur point de référence limite empirique (PRL) respectif (Duplisea et al., 2012; McAllister & Duplisea, 2016).

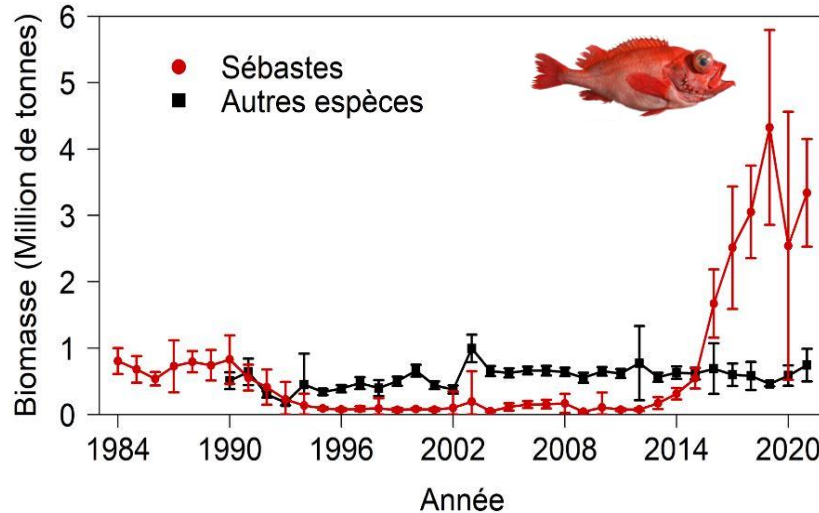
Depuis son effondrement, le stock de sébaste de l'unité 1 n'avait jamais donné signe de rétablissement malgré la baisse de la pression de pêche induite par le moratoire. Pourtant, en 2014, le relevé scientifique multidisciplinaire annuel d'évaluation de poissons de fond et de crevettes de l'estuaire et du nGSL, réalisé annuellement en août par le MPO, a révélé un retour fulgurant du sébaste avec une accessibilité croissante pour le chalut de fond au fil du temps. Il est apparu évident qu'une cohorte exceptionnelle en 2011 suivie de deux fortes cohortes de sébastes juvéniles en 2012 et 2013 contribuent aujourd'hui aux augmentations d'abondance et de biomasse qui atteignent des sommets historiques dans le GSL (**Figures 12–13**) (MPO, 2017b; Brassard et al., 2017; Senay et al., 2021).

L'augmentation de la biomasse de sébaste est spectaculaire. Les recrutements recensés sont estimés à 30 (2012 et 2013) et 75 (2011) fois plus élevés comparés aux 20 dernières années précédant l'arrivée des trois cohortes. Devenu le plus important taxon dans les captures, le sébaste représente aujourd'hui plus de 80 % de la biomasse démersale totale échantillonnée dans les relevés scientifiques dans le nGSL, comparativement à 15 % en 1995–2012 (**Figure 12**) (MPO, 2022c; Bourdages et al., 2022). En 2017, la biomasse des jeunes sébastes du GSL a été estimée à 2,5 millions de tonnes contre 95 000 tonnes en 1995 et 350 000 à 600 000 tonnes dans les années 85 à 90 avant l'effondrement (MPO, 1995; Bourdages et al., 2018). Une augmentation de 72 % de la biomasse de sébaste en 2019 par rapport à l'estimation de 2017 a été enregistrée, avec une biomasse chalutable minimale de 4,4 millions de tonnes pour une taille modale de 23 centimètres, soit la valeur la plus élevée jamais observée dans la série chronologique depuis 1984 (**Figure 12**) (MPO, 2022c).

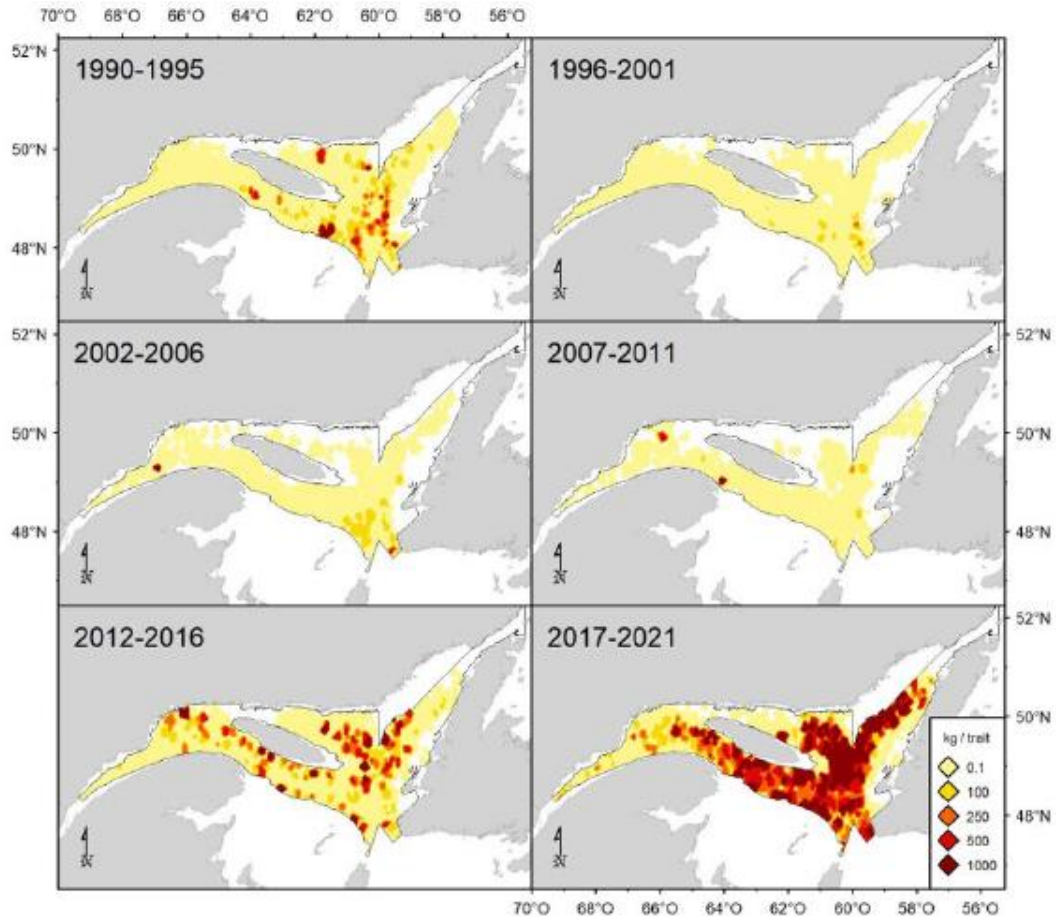
Des analyses génétiques réalisées sur la cohorte la plus abondante de 2011 ont indiqué qu'elle était dominée par *S. mentella* et portaient la signature de la population adulte du GSL (MPO, 2018 ; Benestan et al., 2021). Cette information suggère que ces sébastes demeureront dans le secteur et permettront le rétablissement de *S. mentella* dans l'unité 1 (MPO, 2022c). La densité de *S. mentella* immature et mature a augmenté de façon généralisée, dans les

chenaux Esquiman, Anticosti et Laurentien, ainsi qu'à la bordure sud-ouest du détroit de Cabot (**Figure 13**) (MPO, 2022c; Bourdages et al., 2022). Selon le dernier rapport de l'évaluation des stocks de sébaste, la biomasse totale estimée dans l'unité 1 en 2021 pour *S. mentella* est demeurée l'une des valeurs les plus élevées de la série chronologique depuis 1984 (2,8 millions de tonnes), de même pour celle de *S. fasciatus* (420 000 tonnes) (MPO, 2022c).

Les perspectives du stock de sébaste pour l'unité 1 sont ainsi très encourageantes. Depuis 2018, un grand nombre de sébaste de taille réglementaire mesurant au minimum 22 centimètres de longueur est entré dans la pêche de l'unité 1 (**Figure 11**) (MPO, 2022c). Les individus de la cohorte de 2011 ont aujourd'hui une longueur modale de 24 cm (MPO, 2022c). Le PRL a été mis à jour en fonction des renseignements actuels sur la maturité. En 2021, la biomasse du stock reproducteur de *S. mentella* se trouverait dans la zone saine selon le point de référence supérieur proposé pour le stock (PRS).



**Figure 12.** Biomasse minimale chalutable (million de tonnes, avec des intervalles de confiance à 95 %) des sébastes (en rouge) et de toutes les autres espèces (en noir) capturées dans le relevé du MPO dans l'unité 1 de 1984 à 2021 (MPO, 2022c). Photographie d'un sébaste ©Claude Nozères.



**Figure 13.** Distribution des taux de capture (kg/trait de 15 minutes) de *S. mentella* dans le relevé du MPO réalisé dans le nGSL de 1990 à 2021 (Bourdages et al., 2022).

## 2.2 Caractéristiques écosystémiques actuelles du golfe du Saint-Laurent

**Réchauffement des eaux** – Le MPO évalue annuellement les conditions et paramètres océanographiques physiques qui prévalent dans le GSL grâce au Programme de monitoring de la zone atlantique (PMZA). Depuis environ une décennie, les eaux du GSL sont plus chaudes comparativement aux moyennes historiques, notamment pour les températures des eaux de surface et des eaux profondes (p.ex., Brassard et al., 2017; Galbraith et al., 2022). Les températures du GSL résultent du mélange de l'eau froide du courant du Labrador et de l'eau chaude du Gulf Stream. Actuellement, une proportion plus élevée d'eau chaude et

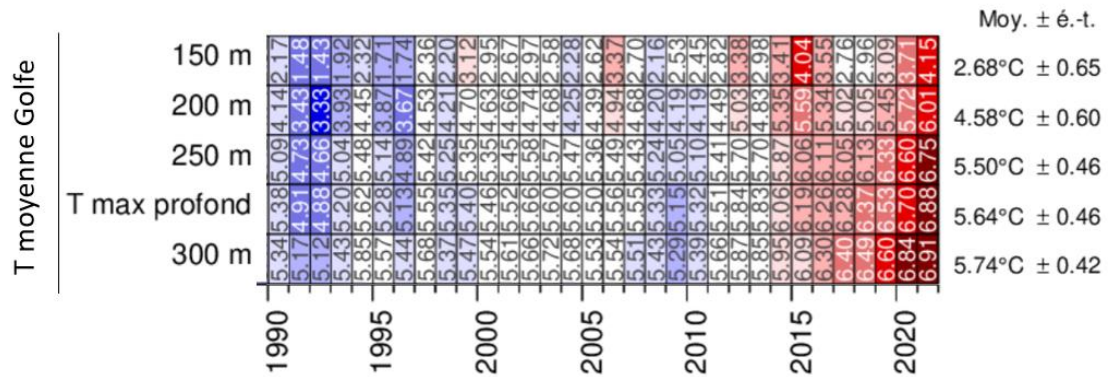
pauvre en oxygène du Gulf Stream entre par le fond au détroit de Cabot et circule vers l'amont avec peu de mélange avec les eaux moins profondes et plus froides. Des records de la série chronologique ont été établis en 2021 dans l'unité 1 à des profondeurs de 200, 250 et 300 mètres, à 6,0 °C, 6,8 °C et 6,9 °C respectivement, ce qui correspond en moyenne à une augmentation de 1 à 1,5 °C par rapport à la moyenne de la série (**Figure 14a**). En 2021, la surface du fond marin couverte par des eaux plus chaudes que 6 °C était à un niveau record dans le nGSL et dans le détroit de Cabot, et des zones de 7 à 8 °C sont apparues pour la première fois (**Figure 14b**) (Galbraith et al., 2022).

**Déclin de la crevette nordique** – La crevette nordique *P. borealis* est reconnue pour soutenir une importante pêche commerciale et pour son rôle clé dans l'écosystème comme espèce fourragère et intermédiaire dans le transfert d'énergie des niveaux trophiques inférieurs (par exemple le zooplancton) aux prédateurs de niveaux supérieurs tels que les poissons, mammifères et oiseaux marins (MPO, 2022b). La pêche à la crevette nordique a débuté dans le GSL en 1965 dans les quatre zones suivantes: Estuaire, Sept-Îles, Anticosti et Esquiman (**Figures 15-16**). Suite au déclin de l'abondance des espèces de poissons de fond de grande taille, la population de crevette a augmenté dans les années 1990 jusqu'aux années 2010. Les stocks de crevette nordique qui fréquentent l'estuaire et le nGSL ont été dans la zone saine pendant plusieurs années, mais déclinent depuis 2005 (**Figure 16**; MPO, 2022b).

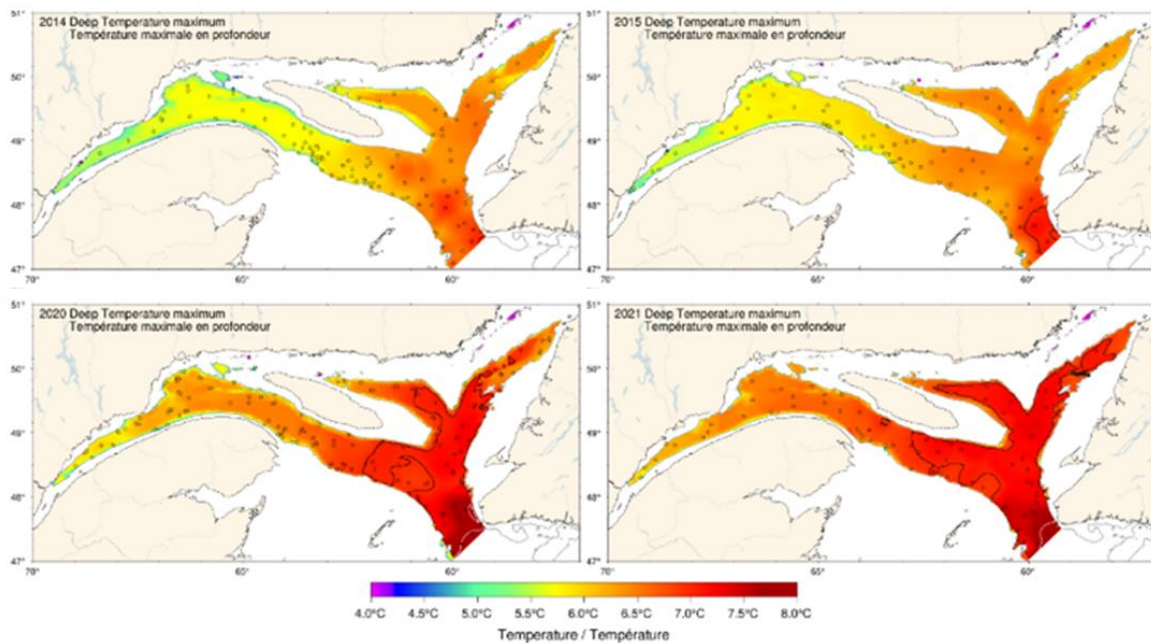
La température est un facteur environnemental dominant dans la biologie des organismes ectothermes comme la crevette nordique. Le réchauffement ainsi que l'appauvrissement associé en oxygène dissous des eaux profondes au cours des dernières années sont à l'origine d'impacts négatifs sur la physiologie de la crevette nordique (Dupont-Prinet et al., 2013). Cette espèce d'eau froide qui préfère des températures de 1 à 6 °C (Allen, 1959) se situe, aujourd'hui, dans le GSL à des températures s'approchant de la limite supérieure de sa préférence thermique.



(a)



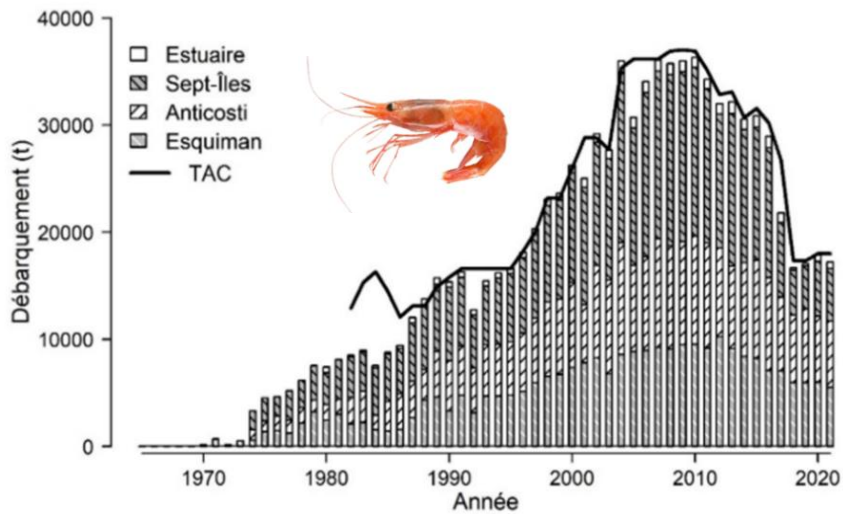
(b)



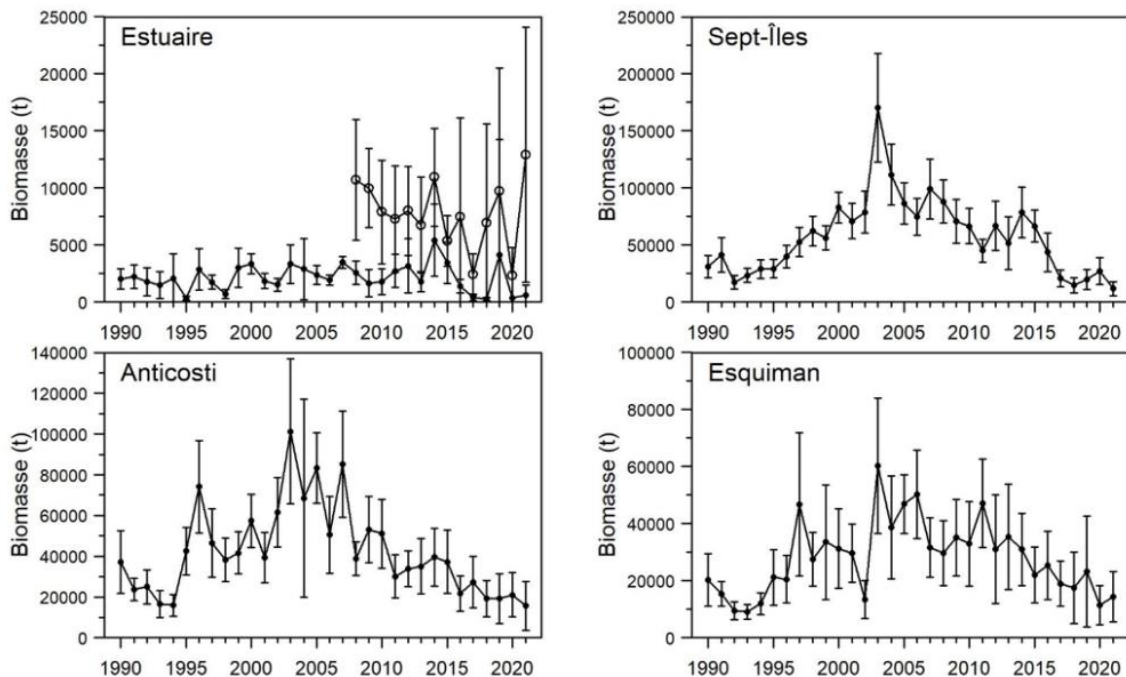
**Figure 14.** Réchauffement des eaux du golfe du Saint-Laurent (a) Température de la couche profonde. Les nombres indiqués à droite sont les moyennes climatologiques et les écarts-types pour 1991–2020. Les nombres qui figurent dans les cellules sont les températures moyennes. Le code de couleurs correspond à l’anomalie de température par rapport à la climatologie de 1991–2020 de chaque région et profondeur. (b) Carte du maximum profond de température généralement observé entre 200 et 300 m, en 2014–2015 et 2020–2021. Les contours en noir et en blanc sont des isothermes de 7 et 8 °C (Galbraith et al., 2022).

L'abondance et la distribution de la crevette nordique observées dans le relevé du MPO présentent des tendances à la baisse depuis plus d'une dizaine d'années. Les estimations de débarquement de 2020 et 2021 sont parmi les plus faibles des séries historiques et les crevettes nordiques sont aujourd'hui principalement concentrées à la tête des chenaux (**Figure 17**) (Bourdages et al., 2022). La faible abondance des juvéniles et des mâles observée au cours des dernières années ainsi que la tendance à la baisse de la taille des femelles suggèrent une plus faible productivité des stocks. Le réchauffement des eaux profondes semble être le facteur le plus important qui contribue au déclin de cette espèce de crevette, une condition environnementale qui ne devraient pas s'améliorer à court et moyen terme (MPO, 2022b). De plus, la prédation par les sébastes découlant de l'augmentation de leur biomasse est présumée être une autre cause importante du déclin de la crevette nordique, bien que les connaissances sur le régime alimentaire du sébaste dans le GSL et leurs impacts en tant que prédateurs soient limitées au lancement de ce projet de thèse.

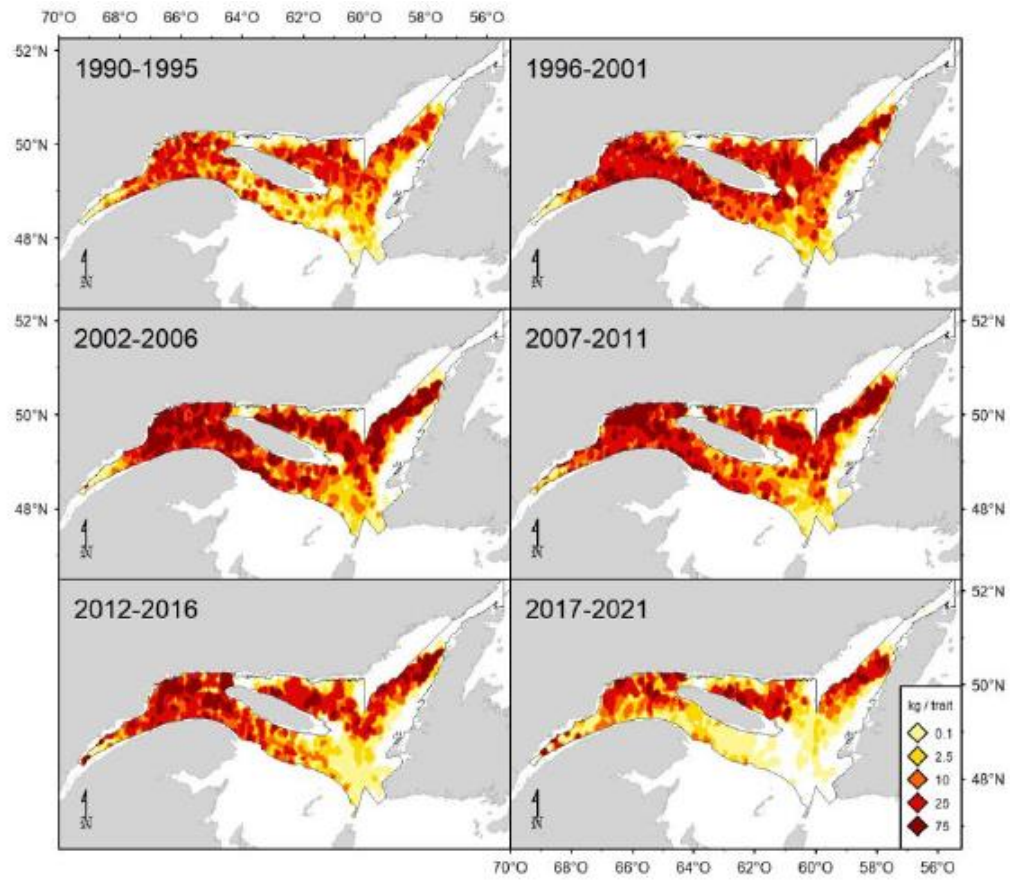
***Retour du sébaste*** – Le retour fulgurant du sébaste pourrait ainsi constituer un évènement déstabilisateur pour l'écosystème et le secteur halieutique en imposant d'importants changements, comme une prédation accrue sur la crevette nordique. Les cohortes croissantes de sébastes et le potentiel de rétablissement de la population pourraient exacerber le changement de régime en cours dans le GSL, mais les répercussions pour le sébaste, la crevette nordique, le secteur halieutique et l'écosystème dans sa globalité sont pour la plupart inconnues.



**Figure 15.** Débarquement de la crevette nordique par zone de pêche et TAC par année (MPO, 2022b). Photographie d'une crevette nordique ©Claude Nozères.



**Figure 16.** Indice de biomasse du relevé de recherche (intervalle de confiance à 95%) de la crevette nordique. Pour Estuaire, les cercles ouverts représentent les résultats obtenus en incluant les strates peu profondes ajoutées en 2008 (MPO, 2022b).



**Figure 17.** Distribution des taux de capture (kg/trait de 15 minutes) de la crevette nordique issue des relevés scientifiques (Bourdages et al., 2022).

### 3. CARACTÉRISER LE RÉGIME ALIMENTAIRE POUR COMPRENDRE LA DYNAMIQUE DES ÉCOSYSTÈMES

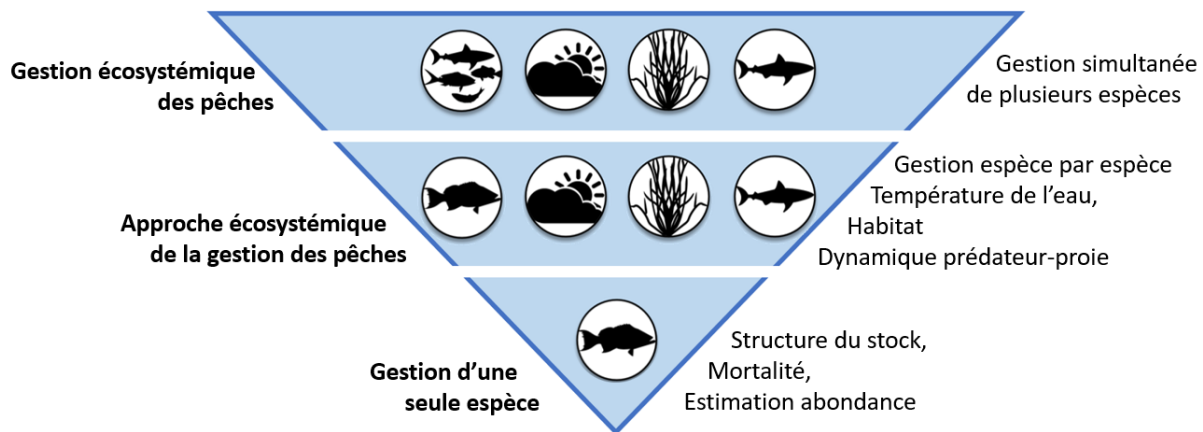
#### 3.1 Approche écosystémique et dynamique trophique

La prise de conscience sur les pratiques durables en halieutique a favorisé un soutien accru vers une gestion basée sur les écosystèmes (p. ex., [Larkin, 1996](#); [Botsford et al., 1997](#); [Curtin & Prellezo, 2010](#); [Link, 2010](#); [Link & Browman, 2014](#); [Karnaуска et al., 2021](#)). La gestion des pêches a souvent été focalisée sur la dynamique de population d'une espèce cible sans prendre en compte, par exemple, la qualité de son habitat, ses prédateurs, ses compétiteurs ou ses proies (**Figure 18**) ([Christensen, 1996](#); [Pikitch et al., 2004](#)). Opérant dans un large éventail d'interactions, la gestion des pêches doit évoluer vers une approche plus holistique afin de limiter les effets négatifs sur l'environnement marin en incluant différents facteurs écosystémiques (p.ex., [Botsford et al., 1997](#); [Link & Browman, 2014](#)). Approfondir nos connaissances sur les écosystèmes marins et notre compréhension des interactions qui existent chez les différentes espèces qui le composent est nécessaire pour parvenir à une gestion durable des pêcheries et à la conservation des écosystèmes dans leur globalité (p.ex., [Arditi & Ginzburg, 2012](#); [Braga et al., 2012](#); [Savenkoff et al., 2016](#); [Nielsen et al., 2018](#)).

Parmi les interactions biologiques, la dynamique trophique est l'une des caractéristiques les plus importantes régissant le fonctionnement des écosystèmes, via la structure des communautés et des réseaux alimentaires, en régulant les flux d'éléments nutritifs et d'énergie entre les populations (p.ex., [Cohen et al., 1993](#); [McCann, 2007](#); [Sardenne et al., 2017](#); [Simenstad & Cailliet, 2017](#)). L'identification des communautés clés qui composent un écosystème spécifique et la caractérisation des interactions les reliant est une étape primordiale pour une approche écosystémique (**Figure 19**) ([Hanson & Chouinard, 2002](#); [Crowder & Norse, 2008](#); [Glaser et al., 2015](#)). Il est ainsi de rigueur d'appréhender les rôles respectifs de la mosaïque d'espèces qui composent les communautés écologiques

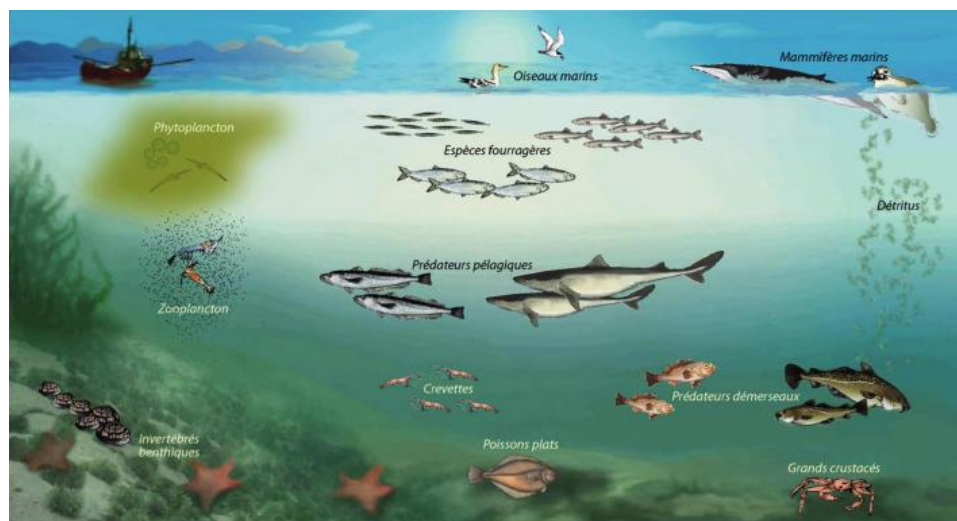
(Arditi & Ginzburg, 2012) et de déterminer le rôle central que jouent certaines espèces, à la fois en tant que liens entre communautés et en tant que cibles de pêche importante.

La dynamique trophique est décrite comme l'un des trois principaux moteurs de la production halieutique, en plus des facteurs environnementaux et d'exploitation (Link 2010; Gaichas et al., 2012). La prédation peut exercer une influence considérable sur la dynamique des écosystèmes et les changements dans l'abondance d'une espèce peuvent affecter un écosystème dans sa globalité (p.ex., Frank et al., 2005; Ahlbeck et al., 2012; Hubans et al., 2017).



**Figure 18.** Vers une stratégie de gestion au niveau de l'écosystème. Adaptée selon <https://www.fisheries.noaa.gov/>.

De plus, la qualité et la quantité de nourriture comptent parmi les facteurs exogènes les plus importants qui affectent la croissance et indirectement la maturité et la mortalité des prédateurs et des proies, mais aussi leur distribution, leur abondance et leurs caractéristiques démographiques (Nielsen et al., 2018). Il est donc fondamentalement nécessaire de comprendre les habitudes alimentaires individuelles, d'acquérir des données sur l'étendue des proies et les facteurs influençant les largeurs de niche trophique<sup>9</sup> (p.ex., Huxel & McCann, 1998; Randall & Myers, 2001; Navia et al., 2007) pour fournir des informations écologiques précieuses sur la prédation et la compétition des ressources, l'utilisation de l'habitat, la structure trophique, le flux d'énergie ou la variabilité saisonnière, autant de facteurs importants pour la gestion écosystémique (e.g., Duffy et al., 2007; Arditi & Ginzburg, 2012; Long et al., 2015).

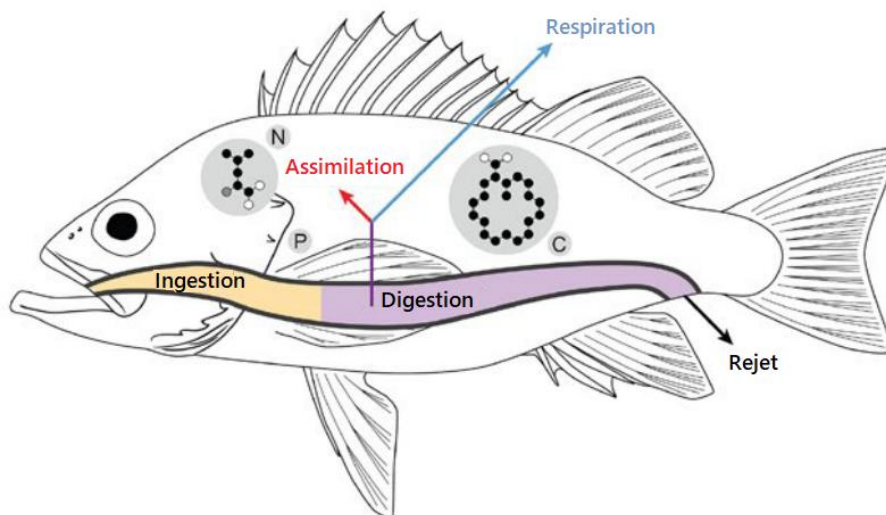


**Figure 19.** Exemple d'identification des communautés clés : principaux groupes fonctionnels et compartiments trophiques de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Savenkoff et al., 2016).

<sup>9</sup>**Niche trophique** : milieu occupé par une espèce, du point de vue de ses relations avec les autres espèces et de son mode d'alimentation.

### 3.2 Principales méthodologies pour estimer le régime alimentaire

L'importance d'acquérir des connaissances sur l'écologie trophique pour appréhender le fonctionnement des écosystèmes a motivé l'utilisation et le développement de plusieurs approches et outils méthodologiques (**Tableau 1**) (p.ex., Hyslop, 1980; Iverson, 2009; Braga et al., 2012; Baker et al., 2014; Nielsen et al., 2018; Pethybridge et al., 2018; Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019). Ces différentes méthodes permettent d'étudier différents aspects de l'alimentation d'un consommateur et de déterminer quelles sont les proies qui sont techniquement ingérables, ingérées puis digérées, assimilées, rejetées et excrétées (**Figure 20**). Les proies ingérées et digérées sont détectées dans le contenu de l'estomac, de l'intestin ou des matières fécales. Une partie de la matière ingérée est ensuite assimilée et peut être retenue dans le tissu du consommateur, tandis que la fraction non assimilée est respirée ou excrétée (**Figure 20**). Une estimation précise du régime alimentaire, des relations et niches trophiques associées peut s'avérer difficile. Toutes les méthodes utilisées aujourd'hui ont des limites ou des biais inhérents qui peuvent influencer l'exactitude des descriptions du régime alimentaire (**Tableau 1**) (p.ex., Bowen & Iverson, 2013; Nielsen et al., 2018; Pethybridge et al., 2018).



**Figure 20.** Conceptualisation des processus alimentaires chez un prédateur (Nielsen et al., 2018).

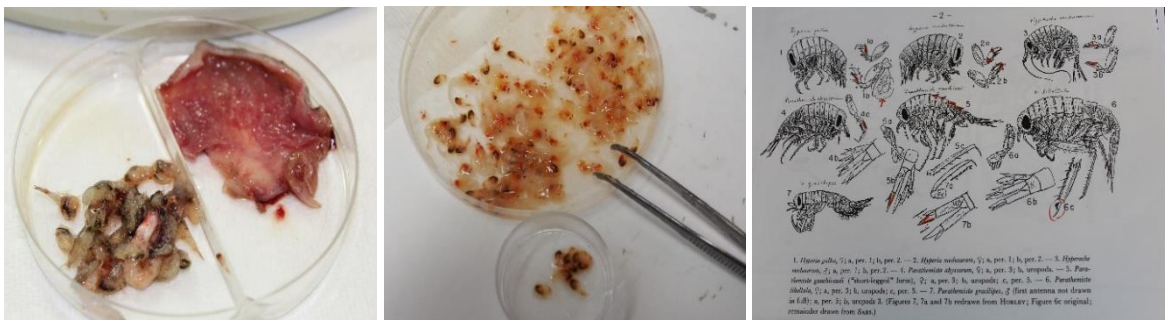


**Tableau 1.** Principales caractéristiques des différentes méthodes couramment utilisées pour l'étude du régime alimentaire. Tableau produit à partir d'informations tirées de [Nielsen et al. \(2018\)](#) et [Pethybridge et al. \(2018\)](#).

Méthodes	Avantages	Inconvénients	Proie
<b>Observations directes</b> (p.ex., observateur ou caméra)	Taxonomie des proies potentiellement précises Caractérisation des conditions de prédation	Difficile pour de nombreuses espèces Peu réalisable sur les prédateurs marins	Ingérée
<b>Contenus stomacaux</b>	Taxonomie des proies à haute résolution Quantitatif	Instantané du régime alimentaire (heures/jours) Taux de digestion variable Prérequis et expertise taxonomique	
<b>Métabarcoding</b>	Taxonomie des proies à haute résolution Caractérisation des proies difficiles à identifier visuellement Liens trophiques hôte-parasitoïde.	ADN dégradé et/ou contaminé Prérequis et expertise analytique Semi-quantitatif Besoin de bases de données de séquences d'ADN Instantané du régime alimentaire Signatures proies secondaires (proies de proies)	Ingérée et digérée
<b>Isotopes stables</b>	Marqueurs à long terme (jours/semaines/mois) Estimation de la position trophique Détermination de la composition alimentaire et de la largeur de la niche à l'aide de modèles statistiques quantitatifs Rapports C:N, indicateur de l'état nutritionnel	Prérequis méthodologiques importants Besoin de connaître les valeurs isotopiques des producteurs primaires dans l'espace et dans le temps Faible résolution et classification taxonomique des proies Modèles et paramètres de fractionnement isotopique largement inconnus	
<b>Acides gras</b>	Marqueurs à long terme (jours/semaines/mois) Identification des composantes à la base de la chaîne alimentaire (bactéries, détritiques, diatomées contre dinoflagellés) Détermination de la composition du régime alimentaire à l'aide de modèles statistiques quantitatifs	Prérequis méthodologiques importants Grand nombre d'acides gras Faible résolution et classification taxonomique des proies Peu de consensus sur les applications Voies métaboliques des acides gras inconnues	Assimilée
<b>Éléments traces métalliques</b>	Marqueurs à long terme (jours/semaines/mois) Liens avec les risques sanitaires et la santé de l'écosystème	Protocole complexe Faible précision taxonomique des proies Applications écologiques limitées Besoin d'une bonne compréhension des propriétés physiochimiques du composé, en plus des influences physiologiques, de l'histoire de la vie des espèces et de l'environnement	
<b>Dissection de fèces</b>	Non-invasif	Difficile Faible précision taxonomique des proies Très peu réalisable sur les prédateurs marins	Excrétée

### 3.2.1 Analyse visuelle du contenu stomacal des prédateurs

Depuis les années 1950, l'analyse visuelle des contenus stomacaux (ACS) constitue un outil de base et une méthode, aujourd'hui, bien établie pour l'évaluation détaillée de la composition du régime alimentaire individuel. L'ACS consiste en la description, de façon qualitative et quantitative, des proies retrouvées dans l'estomac d'un individu, ingérées lors des dernières heures aux derniers jours (**Figure 21**) (p.ex., [Hynes, 1950](#); [Hyslop, 1980](#)).



**Figure 21.** Exemple d'analyse de contenu stomacal de sébaste et d'identification des proies au moyen de clés taxonomiques.

Cette méthode est particulièrement pertinente pour évaluer la dynamique trophique des poissons, puisqu'ils avalent généralement leurs proies entières. Au niveau de la population, les données issues de l'ACS permettent de déterminer la contribution des principales espèces de proies consommées et la façon dont la composition du régime alimentaire est corrélée ou varie en fonction de différentes caractéristiques biologiques et écologiques telles que, par exemple, la taille du prédateur, son ontogénie ou son sexe, le mode d'alimentation ou encore la préférence d'habitat (p. ex., [Hyslop, 1980](#); [Braga et al., 2012](#); [Baker et al., 2014](#); [Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019](#); [Sánchez-Hernández et al., 2019](#)).

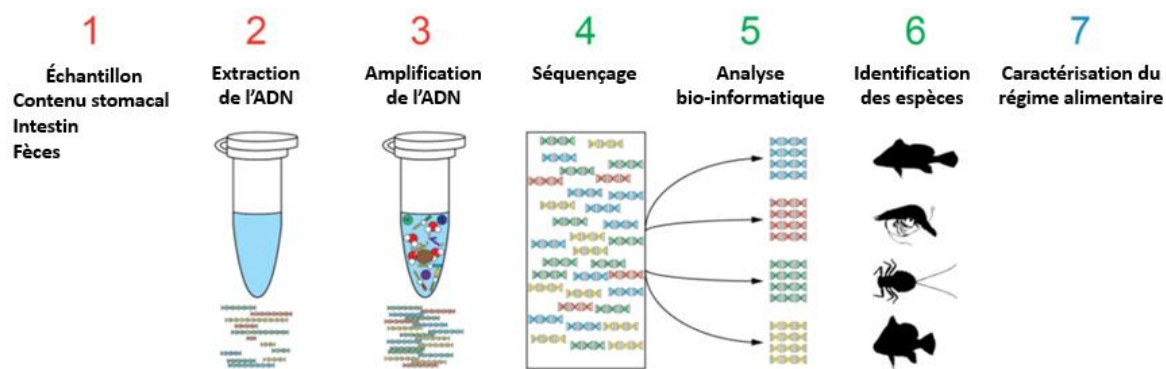
Bien que l'ACS offre une description taxonomique détaillée et à haute résolution des proies constituant le régime alimentaire des prédateurs, plusieurs biais existent (e.g., Hyslop, 1980; Iverson et al., 2004; Iverson, 2009; Bowen & Iverson, 2013; Baker et al., 2014). Par exemple, cette approche offre seulement un aperçu instantané des derniers et plus récents repas. Le portrait du régime alimentaire est limité à l'échelle spatiale et à la période d'échantillonnage, à moins que les estomacs des prédateurs ne soient collectés dans différentes zones et saisons. Également, le degré d'identification et l'estimation de la contribution des proies au régime alimentaire peut s'avérer être une tâche fastidieuse qui dépend, par exemple, du stade de digestion des proies et de la disponibilité de clés taxonomiques appropriées (p.ex., Hyslop, 1980; Baker et al., 2014; Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019). Pour combler les limitations de l'ACS et en raison du caractère court terme de cette méthode, il est nécessaire de prélever un grand nombre d'estomacs afin de réduire la variabilité inhérente et d'utiliser d'autres approches alternatives et complémentaires.

### 3.2.2 Métabarcoding et résolution taxonomique

Dans le contenu stomacal, il peut s'avérer difficile d'allouer visuellement des proies digérées à un taxon avec une confiance absolue (Baker et al., 2014). Avec l'avènement des technologies de séquençage à haut débit (HTS pour high-throughput *sequencing*), l'utilisation du métabarcoding peut apporter un changement important dans l'analyse des régimes alimentaires, où une ou quelques régions d'ADN (barcodes) sont séquencées pour le contenu présent dans un échantillon (contenu stomacal, intestin ou fèces) et comparées à des bases de références (**Figure 22**) (Jarman et al., 2002; Valentini et al., 2009 ; Carreon-Martinez & Heath, 2010 ; Pompanon et al., 2012 ; Albaina et al., 2016). Cette technique, de plus en plus utilisée en écologie trophique, peut résoudre des relations alimentaires auparavant inconnues impliquant des organismes qui étaient traditionnellement difficiles ou impossibles à identifier à l'aide de l'ACS, permettant ainsi d'atteindre des résolutions plus élevées de spécificité

taxonomique (p.ex., Dunn et al., 2010; Pompanon et al., 2012; Symondson & Harwood, 2014; Jakubavičiūtė et al., 2017; Riccioni et al., 2018).

Les applications du métabarcoding pour étudier les régimes alimentaires peuvent être néanmoins limitées par la demande en temps et en argent, le besoin d'une bibliothèque étendue de référence de proies, la disponibilité d'amorces de qualité, la dégradation de l'ADN, l'impossibilité d'écarter les proies des proies (proies secondaires) ou encore l'aspect semi-quantitatif de la méthode (p.ex., Symondson, 2002; Berry et al., 2015; Jakubavičiūtė et al., 2017; Sakaguchi et al., 2017).



**Figure 22.** Illustration de l'application du métabarcoding pour la caractérisation du régime alimentaire. Adaptée à partir de *naturemetrics.co.uk*.

### 3.2.3 Biomarqueurs trophiques

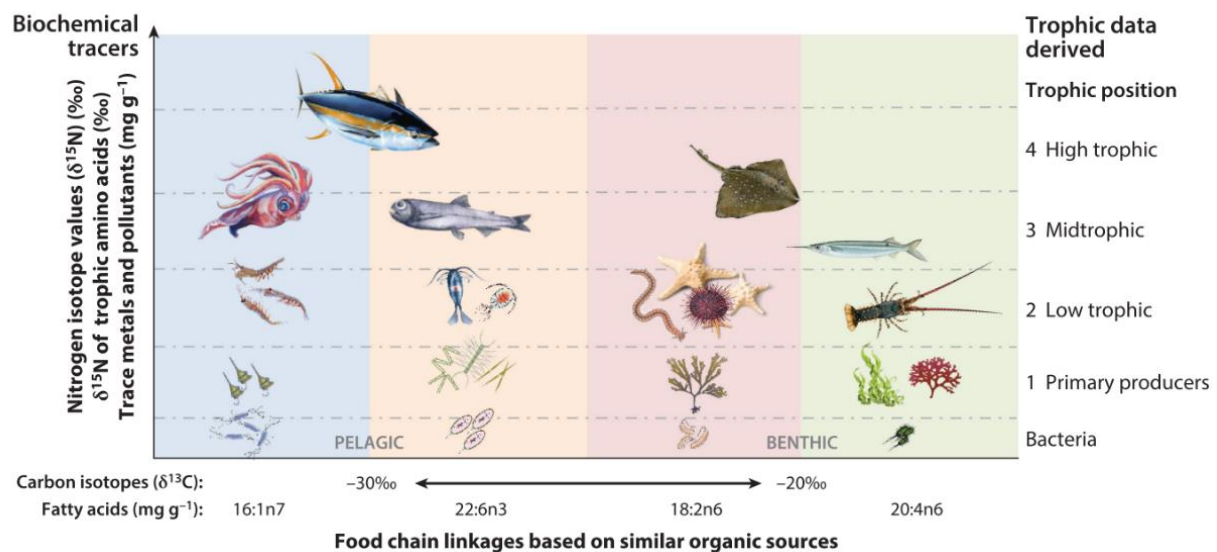
Les études contemporaines de régime alimentaire utilisent des méthodes indirectes basées sur l'utilisation de biomarqueurs trophiques appliqués aux tissus des prédateurs comprenant, par exemple, la composition en acides gras (AG) ou les ratios isotopiques du carbone (C) et de l'azote (N) (p. ex. Dalsgaard et al., 2003; Iverson et al., 2004; Budge et al., 2006; Boyle et al., 2012; Nielsen et al., 2018; Pethybridge et al., 2018).

Ces traceurs écologiques sont des composés biochimiques présents chez l'ensemble des organismes qui s'accumulent de manière prédictive et qui représentent la fraction assimilée des nutriments ingérés (**Figures 20 et 23**) (p.ex., [Happel et al., 2015](#); [Pethybridge et al., 2018](#)). L'une des principales forces de ces applications est centrée sur les fenêtres temporelles et spatiales à travers lesquelles l'alimentation et l'utilisation de l'habitat sont intégrées. Les biomarqueurs sont assimilés à travers de nombreuses voies trophiques sur des échelles de temps plus importantes qui, associées à des données sur l'ACS, permettent de fournir des informations à court et à long terme. De plus, ils nécessitent des tailles d'échantillon plus petites que les ACS et peuvent donc être particulièrement utiles pour l'étude d'espèces protégées ou dans des environnements qui imposent des contraintes d'échantillonnage (p.ex., [Iverson et al., 2004](#); [Schmidt et al., 2006](#); [Carreon-Martinez & Heath, 2010](#); [Richoux et al., 2010](#)).

Les méthodes utilisant des biomarqueurs trophiques sont prometteuses pour partitionner les différents taxons mais à un niveau de résolution beaucoup moins précis que l'ACS et le métabarcoding. De plus, la quantification des proies est possible à travers l'utilisation de modèles (p.ex., Ecopath, modèle Bayésien, modèle de mélange) mais nécessite d'obtenir, au préalable et dans des conditions expérimentales, l'estimation de différents paramètres et facteurs de calibration spécifiques aux proies et prédateurs (p.ex., [Nielsen et al., 2018](#); [Pethybridge et al., 2018](#)).

**Acides gras** – Les AG sont de longues chaînes carbonées qui constituent un groupe diversifié de lipides nécessaires à diverses fonctions physiologiques des organismes ([Dalsgaard et al., 2003](#); [Tocher, 2003](#); [Budge et al., 2006](#); [Iverson, 2009](#)). La plupart des consommateurs marins ne peuvent pas synthétiser certains AG en quantité suffisante pour répondre à leurs besoins physiologiques ([Parrish, 2013](#)), ils doivent ainsi être acquis par l'alimentation. Les AG sont déposés dans les tissus adipeux des consommateurs avec peu ou aucune modification fournissant ainsi un enregistrement intégré de l'apport alimentaire au cours du temps (p.ex., [Dalsgaard et al., 2003](#); [Budge et al. 2006](#); [Iverson, 2009](#); [Pethybridge et al., 2018](#)).

**Isotopes stables** – L'utilisation du carbone et de l'azote dans la détermination de l'alimentation des organismes est un outil couramment utilisé dans le domaine de l'écologie trophique. L'analyse isotopique peut être utilisée pour comprendre le flux d'énergie à travers un réseau alimentaire. Par exemple, les valeurs d'isotopes stables en carbone,  $\delta^{13}\text{C}$ , fournissent des évaluations qualitatives des sources pélagiques et benthiques relatives de la productivité primaire et renseignent ainsi sur l'origine de la matière organique (Fry, 2006). Les valeurs d'isotopes stables en azote,  $\delta^{15}\text{N}$ , s'enrichissent (c'est-à-dire augmentent) par transfert trophique, permettant d'inférer les positions trophiques relatives (France, 1995).



**Figure 23.** Illustration conceptuelle de la manière dont les techniques utilisant des traceurs biochimiques se rapportent généralement à différentes variables des réseaux trophiques marins (Pethybridge et al., 2018).

Les environnements marins sont complexes et l'obtention d'informations précises sur les relations alimentaires peut s'avérer difficile. Aucune méthode unique ne permet d'obtenir une évaluation complète de la composition du régime alimentaire d'un prédateur et de sa variabilité inhérente à diverses échelles spatiales et de temps. En somme, l'utilisation concomitante des différentes approches pour l'étude de l'écologie trophique peut offrir des perspectives plus solides et des résultats complémentaires en réduisant ou équilibrant les biais de l'utilisation de techniques autonomes (p.ex., [Carreon-Martinez & Heath, 2010](#); [Richoux et al., 2010](#); [Happel et al., 2015](#); [Nielsen et al., 2018](#)).

#### **4. PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE ET OBJECTIFS DE RECHERCHE**

L'impact du sébaste sur les autres composantes de l'écosystème du GSL reste largement spéculatif, puisque des connaissances plus précises sur son écologie ont besoin d'être acquises. La résurgence du sébaste permettra de soutenir une pêche commerciale dans les années à venir, mais entraînera également des répercussions importantes sur l'écosystème du GSL, notamment en ce qui concerne sa prédation sur les espèces proies et sa compétition pour les ressources avec les autres espèces de poissons de fond.

Dans un contexte de gestion des pêcheries basée sur l'écosystème, l'abondance exceptionnelle des cohortes grandissantes de sébastes combinée à l'implication trophique centrale qu'elles jouent dans l'écosystème du GSL, notamment en ce qui concerne la crevette nordique, souligne la nécessité d'une détermination précise et complète du régime alimentaire de ce poisson de fond. Compte tenu des incertitudes concernant le rôle et les impacts du sébaste en tant que prédateur, la problématique générale de ce projet de thèse consiste en la détermination et la compréhension des habitudes et des relations alimentaires de cette espèce au sein de l'écosystème en changement du GSL. Deux questions majeures peuvent être dégagées du contexte actuel.

Quels types d'interactions biologiques définissent le régime alimentaire du sébaste ?

Déterminer les relations spécifiques entre les prédateurs et leurs proies est primordial pour mieux cerner le fonctionnement des écosystèmes. La mise en évidence des interactions biologiques que peut entretenir le sébaste avec ses proies permettra : de déterminer les proies consommées; d'estimer la contribution des principales proies au régime alimentaire du sébaste, d'obtenir un aperçu de l'impact trophique par rapport à la disponibilité en ressources avec une emphase sur la prédation de la crevette nordique *P. borealis*; d'envisager les conséquences de prédation du sébaste dans le GSL.

Quels sont les facteurs influençant l'écologie trophique du sébaste ?

Les concepts d'écosystème et de réseau trophique étant dynamiques, le régime alimentaire d'une espèce est variable. L'identification des paramètres influençant les stratégies alimentaires du sébaste sera une étape cruciale pour leur prise en compte dans les stratégies de gestion. Il sera ainsi important de : décrire le régime alimentaire individuel du stade juvénile au stade adulte ainsi que d'examiner s'il existe des différences spatio-temporelles dans les patrons proies/prédateurs.

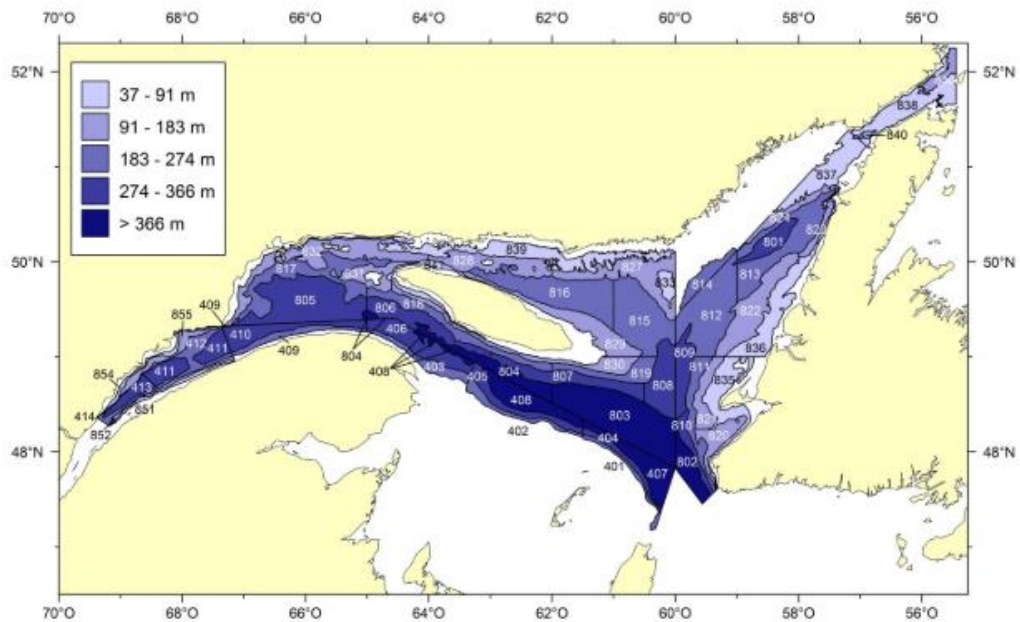
#### **4.1 Axes spécifiques de recherche et approches méthodologiques**

Ce travail de thèse s'articule en trois axes de recherche et le régime alimentaire du sébaste a été étudié grâce à la combinaison de trois approches méthodologiques : l'analyse visuelle des contenus stomacaux (ACS), l'analyse des profils en acides gras (AG) et l'analyse des contenus stomacaux avec le métabarcoding (ADN). Ce choix est issu d'un compromis entre faisabilité, coûts et apports additionnels des informations que confèrent chacune de ces méthodes.

L'ensemble des échantillons provienne des relevés scientifiques multidisciplinaires d'évaluation de poissons de fond et de crevettes au chalut de fond du MPO, menés annuellement en août, selon un plan d'échantillonnage aléatoire stratifié qui couvre l'ensemble de l'estuaire et du nGSL (**Figure 24**). Ces relevés annuels offrent l'opportunité



de collecter des estomacs et des tissus d'espèces dans une large gamme de taille et sur une grande partie de la distribution de la population (**Figure 25**).



**Figure 24.** Stratification utilisée par le relevé de recherche couvrant l'ensemble de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent (Bourdages et al., 2020b).



**Figure 25.** Exemple de sébastes triés lors d'un relevé de recherche.

**Chapitre 1** – Les assemblages d'espèces sont reconnus comme une caractéristique des écosystèmes marins et contribuent à façonner leur structure, leur diversité et leur stabilité (Francis et al., 2002; Chouinard & Dutil, 2011). Les fluctuations de l'abondance et de la répartition des prédateurs et des ressources alimentaires peuvent avoir de profonds effets sur la dynamique des interactions trophiques (Mills et al., 1993; Brodeur et al., 2017). La compréhension des variations de l'impact des consommateurs par rapport à la disponibilité en ressource est l'un des premiers objectifs en écologie (Gruner et al., 2008). Dans le GSL, les réseaux trophiques ont été modifiés par des changements écosystémiques et environnementaux. Par conséquent, une évaluation régulière et un suivi systématique des habitudes alimentaires des prédateurs peuvent aider à comprendre les implications majeures pour les différentes espèces présentes (p.ex., Buckley & Whitehouse, 2017).

L'objectif principal de ce chapitre est de décrire et de quantifier le régime alimentaire du sébaste sur deux périodes de dynamique contrastée : les années 1990, correspondant à l'effondrement du sébaste et les années 2010, correspondant au retour du sébaste dans le GSL. L'enjeu est de déterminer si des modifications spécifiques de la composition du régime alimentaire du sébaste ont eu lieu entre ces deux périodes, en analysant les données issues de l'ACS. Compte tenu de l'évolution des caractéristiques océanographiques et écologiques du GSL, qui est passé d'un écosystème d'eau froide dans les années 1990 à un écosystème d'eau plus chaude dans les années 2010, combinée au contraste dans l'abondance des sébastes entre ces deux périodes, des différences décennales marquées sont attendues dans la composition du régime alimentaire des sébastes.

**Chapitre 2** – De manière générale, les résultats obtenus de l'ACS peuvent être biaisés par l'opportunisme alimentaire et ne renseignent que sur les proies consommées à court terme, lors des derniers repas (Hyslop, 1980). La composition du contenu stomacal d'un prédateur à un instant donné n'est pas nécessairement représentative de son régime alimentaire moyen. Le choix de l'utilisation d'un biomarqueur trophique utilisant les profils en AG apporte une résolution taxonomique moins précise, mais révèle de l'information chimique stockée à moyen terme dans les tissus du sébaste.

L'objectif principal de ce chapitre est de décrire l'écologie alimentaire du sébaste dans l'écosystème du GSL grâce à l'utilisation d'informations à court terme issues des ACS et le régime alimentaire à moyen terme estimé à partir de l'analyse des profils en AG dans les tissus des foies de sébastes pêchés en août. L'utilisation des AG permettra de vérifier si le portrait global du régime alimentaire du sébaste déterminé en août au travers de l'ACS est le même pour l'ensemble de la saison estivale d'alimentation. Cette étude est la première à documenter le régime alimentaire du sébaste avec la combinaison de ces deux méthodes.

*Chapitre 3* – Des estimations précises du régime alimentaire des prédateurs sont essentielles pour la compréhension du fonctionnement et de la structure des écosystèmes. L'identification visuelle des proies a été et sera toujours un défi qui introduit un élément d'incertitude dans les interprétations des contenus stomacaux (Simenstad & Cailliet, 2017). Des taux de digestion ou de rétention différentiels chez les prédateurs, en fonction des espèces et de la taille des proies consommées peuvent conduire à une surestimation ou à une sous-estimation de leur contribution dans les régimes alimentaires (p.ex., Legler et al., 2010; Jeanniard-Du-Dot et al., 2017). Les progrès méthodologiques suscitent un intérêt accru pour les outils moléculaires qui se sont révélés être un moyen puissant et efficace pour identifier les proies dans les contenus stomacaux à un niveau de haute résolution taxonomique.

L'objectif principal de ce chapitre est de valider la description de la composition du régime alimentaire du sébaste basée sur l'ACS en utilisant le métabarcoding. Il s'agit d'étudier comment l'analyse visuelle et le métabarcoding se comparent en termes d'identification et de résolution des différentes proies du sébaste. L'ajout d'une méthode moléculaire à l'ACS devrait ainsi valider et améliorer la caractérisation taxonomique des proies.



**CHAPITRE 1**  
**COMPOSITION DU RÉGIME ALIMENTAIRE DU SÉBASTE (*SEBASTES* SP.)**  
**PENDANT DES PÉRIODES D’EFFONDREMENT ET DE RÉTABLISSEMENT**  
**DE LA POPULATION DANS LE GOLFE DU**  
**SAINT-LAURENT**

**1.1 RÉSUMÉ**

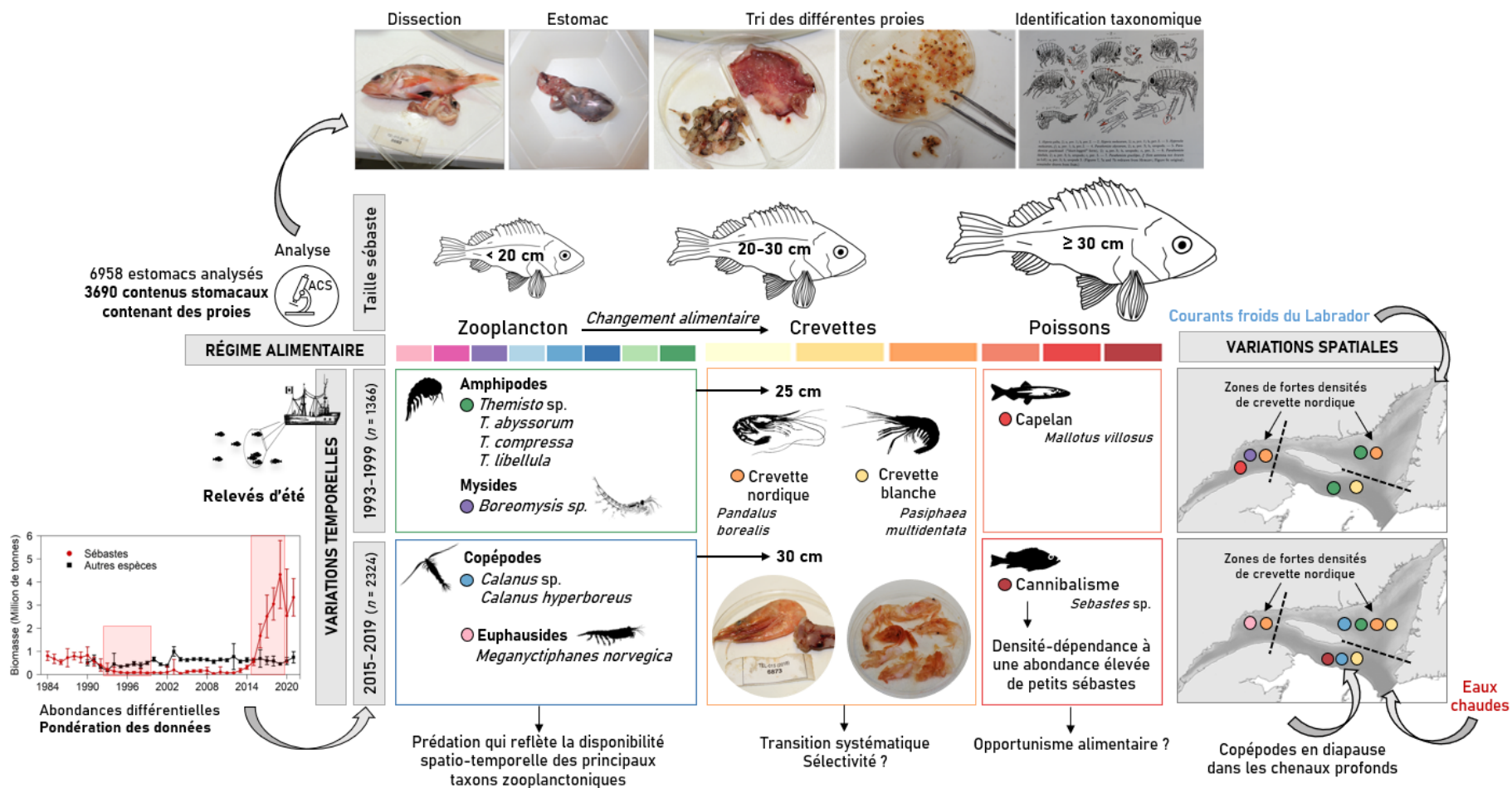
Les sébastes (*Sebastes mentella* et *S. fasciatus*) ont effectué un retour spectaculaire dans le golfe du Saint-Laurent (GSL) et les effets de ce retour sur les autres espèces présentes au sein de l'écosystème demeurent mal connus. Afin de mieux comprendre les implications trophiques de la recrudescence de la biomasse de ce poisson de fond dans l'écosystème du GSL, 3690 estomacs contenant de la nourriture ont été récoltés lors de deux périodes : l'une caractérisée par une faible abondance de sébaste (1993–1999) et l'autre pendant une période d'abondance record (2015–2019). Une analyse taxonomique des contenus stomacaux d'individus de différentes tailles provenant de trois zones du GSL a été réalisée pour déterminer la composition du régime alimentaire au cours des deux périodes. Le zooplancton représentait la principale catégorie de proies pour les petits sébastes (< 20 cm), avec une contribution importante des amphipodes, principalement *Themisto* sp. dans le nord-est du golfe dans les années 1990, et des copépodes du genre *Calanus* dans les chenaux profonds et des euphausides dans le nord-ouest du GSL dans les années 2010. Les amphipodes *Themisto* sp. dominaient encore le régime alimentaire des sébastes de taille moyenne (20–30 cm) dans les années 1990, tandis que les copépodes étaient prédominants dans les années 2010. La consommation de crevettes a augmenté en fonction de la taille du sébaste et deux espèces étaient particulièrement importantes dans le régime alimentaire des grands sébastes ( $\geq 30$  cm) au cours des deux périodes : la crevette blanche (*Pasiphaea multidentata*), principalement dans le chenal Laurentien et la crevette nordique (*Pandalus borealis*), surtout

dans le nord-est du golfe. La prédation de la crevette par le sébaste représente une préoccupation majeure, en particulier pour la dynamique de la crevette nordique qui soutient une pêche commerciale lucrative dans le GSL, mais dont l'abondance est en déclin depuis plusieurs années. Un comportement piscivore a également été observé dans le régime alimentaire des grands sébastes, avec le capelan (*Mallotus villosus*) comme principal poisson consommé dans les années 1990 et les sébastes (cannibalisme) dans les années 2010, ce qui suggère un contrôle densité-dépendance à une abondance élevée de petits sébastes. En présentant un portrait détaillé de la composition du régime alimentaire du sébaste et de sa variabilité temporelle, la présente étude offre un premier aperçu des possibles impacts trophiques futurs de ce poisson de fond dans l'écosystème du GSL.

**Mots-clés :** Contenu stomacal, Crevette, Impact trophique, Indice de remplissage, Variations temporelles

Cet article intitulé « *Diet composition of redfish (Sebastes sp.) during periods of population collapse and massive resurgence in the Gulf of St. Lawrence* », a été co-écrit avec Denis Chabot (IML-MPO), Claude Nozères (IML-MPO), Réjean Tremblay (UQAR-ISMER), Pascal Sirois (UQAC) et Dominique Robert (UQAR-ISMER). Sa version finale a été acceptée pour publication le 5 août 2022 dans la revue *Frontiers in Marine Science* (<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.963039>). L'ensemble des auteurs a participé à la réflexion et à la conception des objectifs ainsi qu'à l'écriture de cet article. Denis Chabot a initié le programme de collecte d'estomacs de sébaste lors des relevés au chalut de fond du MPO et a conçu la base de données résultante. Claude Nozères et moi-même avons analysé une grande partie des contenus stomacaux de sébastes. J'ai pris l'initiative d'analyser les échantillons historiques datant de 1997 à 1999 retrouvés dans les congélateurs de l'IML qui présentaient un bel état de conservation pour les ajouter aux bases de données du MPO. Au total, j'ai participé à l'analyse d'environ 1500 contenus stomacaux. Denis Chabot, Réjean Tremblay et moi-même, avons conduit les différentes analyses des données et la production des résultats. J'ai réalisé l'écriture de la première version complète du manuscrit, qui a ensuite été révisée et améliorée avec la collaboration de l'ensemble des co-auteurs.

## 1.2 RÉSUMÉ GRAPHIQUE



**1.3 DIET COMPOSITION OF REDFISH (*SEBASTES* SP.) DURING PERIODS OF POPULATION COLLAPSE AND MASSIVE RESURGENCE IN THE GULF OF ST. LAWRENCE**

**Sarah Brown-Vuillemin<sup>1</sup>, Denis Chabot<sup>2</sup>, Claude Nozères<sup>2</sup>, Réjean Tremblay<sup>1</sup>, Pascal Sirois<sup>3</sup> and Dominique Robert<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Institut des Sciences de la Mer, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, Canada

<sup>2</sup> Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans Canada, Mont-Joli, QC, Canada

<sup>3</sup> Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, QC, Canada



## 1.4 ABSTRACT

Redfish (*Sebastes mentella* and *S. fasciatus*) are back at spectacular record high levels in the Gulf of St. Lawrence (GSL) and the effects of this massive resurgence on other components of the food web remain largely unknown. To better understand the trophic implications of the surging redfish biomass within the GSL ecosystem, 3,690 stomachs containing food were collected during two periods: one characterised by low redfish abundance (1993–1999) and the other during a period of record abundance (2015–2019). Taxonomical analysis of stomach contents from individuals of different sizes from three subareas of the GSL was carried out to determine diet composition during both periods. Zooplankton represented the main prey category for small redfish (< 20 cm), which was driven by a predation on amphipods, mostly *Themisto* sp. in North-East Gulf, in the 1990s and on copepods of the genus *Calanus* in the deep channels and euphausiids in North-West Gulf in the 2010s. *Themisto* sp. still dominated the diet of medium (20–30 cm) redfish in the 1990s while the copepods were predominant during the 2010s. Shrimp consumption increased with redfish size and two species were particularly important in large redfish diet ( $\geq 30$  cm) during both periods: pink glass shrimp (*Pasiphaea multidentata*), mostly in the Laurentian Channel and northern shrimp (*Pandalus borealis*), especially in North-East Gulf. Redfish predation on shrimp represents a major concern for the dynamics of the northern shrimp which supports a valuable fishery in the GSL but has been declining in abundance since several years. Piscivory was observed in large redfish diet, with capelin (*Mallotus villosus*) being the major fish prey in the 1990s and redfish (cannibalism) in the 2010s, suggesting density-dependent control at high density of small redfish. By presenting a detailed overview into the redfish diet composition and its temporal variability, the present study offers a first look into the possible future trophic impacts of a resurging groundfish in the GSL ecosystem.

**Keywords:** Fullness index, Shrimp, Stomach content, Temporal changes, Trophic impact

## 1.5 INTRODUCTION

Knowledge of feeding ecology and prey-predator interactions is essential to apprise the respective roles of the mosaic of species that compose ecological communities (Arditi & Ginzburg, 2012). Information on trophic linkages, which have often been recognized as being ecosystem-specific, is essential for the robust implementation of ecosystem-based management strategies (Hanson & Chouinard, 2002; Crowder & Norse, 2008; Glaser et al., 2015). Stomach content analysis is a well-established method for the detailed assessment of individual diet composition. At the population level, stomach content data enable the determination of the contribution of the different prey species to the diet and how diet composition varies according to factors such as abundance, ontogeny or predator size (e.g., Hyslop, 1980; Baker et al., 2014; Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019; Sánchez-Hernández et al., 2019). Stomach content data are particularly relevant to assess fish trophodynamics because fish generally swallow their prey whole, allowing for robust inferences on biological traits such as feeding mode, as well as ecological characteristics such as habitat preference (Braga et al., 2012; Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019). Annual fishery-independent surveys offer the opportunity to collect stomachs from a wide size range and over the large part distribution of a species population. Moreover, long time series of stomach content data collected during yearly surveys can reveal major trophic changes in the ecosystem over time (e.g., Fahrig et al., 1993; Hanson & Chouinard, 2002; Dwyer et al., 2010).

Over the past three decades, the Gulf of St. Lawrence (GSL, Canada) ecosystem has undergone profound changes in species composition. In the early 1990s, several groundfish species, such as Atlantic cod (*Gadus morhua* Linnaeus 1758), American plaice (*Hippoglossoides platessoides* Fabricius 1780) and redfish (*Sebastes* sp. Cuvier 1829), collapsed as a result of overfishing during a period of low productivity and recruitment associated with exceptionally cold water temperatures (Murawski, 1997; Brêthes, 1998; Gascon, 2003), resulting in the implementation of fishing moratoria. Meanwhile, the abundance of boreal species such as northern shrimp (*Pandalus borealis* Krøyer 1838), snow

crab (*Chionoecetes opilio* Fabricius 1788) and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* Walbaum 1792) increased to record high levels driven by cooling waters and reduced competition and predation pressure (Brêthes, 1998; Savenkoff et al., 2006). After a relative stability over two decades, the deep waters of the GSL warmed during the 2010s, resulting in a decline of dominant cold water species and the concurrent, unprecedented recruitment of the redfish, spelling a massive return of this fish in the GSL (Bourdages et al., 2017; Brassard et al., 2017; Galbraith et al., 2019). In the GSL, two sympatric redfish species coexist: the Acadian redfish *Sebastes fasciatus* (Storer 1854) and the deepwater redfish *Sebastes mentella* (Travin 1951) (Senay et al., 2019). These species are morphologically similar, which makes species identification difficult and nearly impossible by cursory examination (e.g., Gascon, 2003; Cadrin et al., 2010). As a result, *S. mentella* and *S. fasciatus* from the GSL have traditionally been managed as a single stock and have not been identified to species in historical databases. In the present study, the two species have thus not been discriminated and are both comprised under the name “redfish”.

In recent years, the annual research bottom trawl survey of the estuary and northern GSL, carried out by the Department of Fisheries and Oceans (DFO, Canada), revealed that redfish had become by far the most common taxon in the captures, accounting for 90 % of the total biomass caught in 2019, compared to 15 % in 1995–2012 (Senay et al., 2021). This represented a 72 % redfish biomass increase from the 2017 estimate. The most recent redfish assessment report estimated an average minimum trawlable biomass of 113 kt in 1993–1999 and 2,423 kt in 2015–2019 (Senay et al., 2021). In 2019, total minimum trawlable biomass was estimated to be 4,365 kt, the highest value ever observed in the time series since 1984 (Senay et al., 2021). Redfish exploitation is still under moratorium, but this unprecedented increase in abundance, supported by the 2011–2013 cohorts, is expected leading to a rapid increase of spawning biomass, which will support a commercial fishery in the coming years. This increase in biomass also represents a major concern for the dynamics of forage species, including the northern shrimp, which supports a major fishery in the GSL (DFO, 2020). The growing redfish cohorts could exacerbate the ongoing regime shift within the GSL, but their

potential impact on other components of the food web remains largely speculative as knowledge of redfish trophic ecology is scarce.

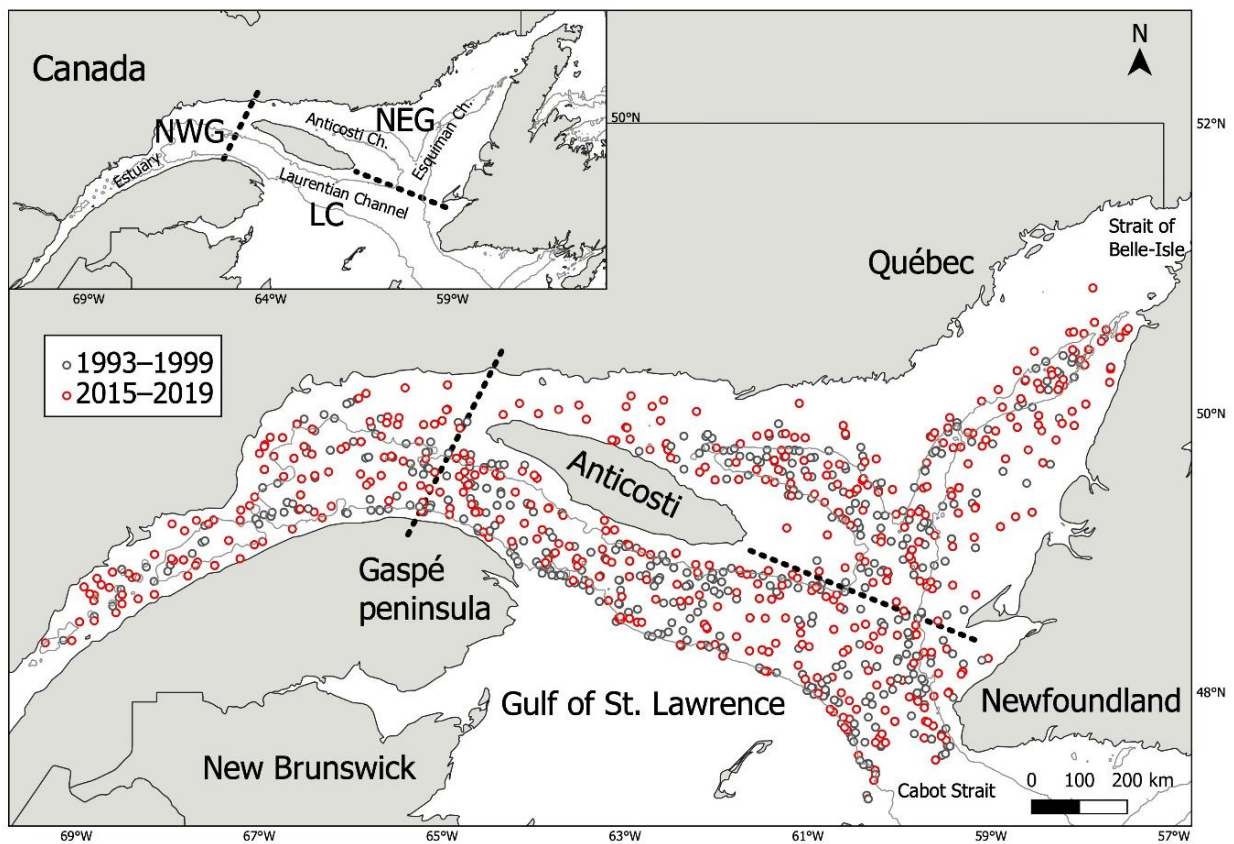
The objective of this study is to describe and quantify the GSL redfish diet composition over two time periods of contrasting population dynamics (the 1990s, collapse and the 2010s, resurgence) to provide an overall assessment of the potential changes and discuss possible implications of redfish predation within the GSL food web. For the entire 1990–2019 period, redfish were caught relying on the same methodology through an annual Research Vessel (RV) bottom trawl survey (Bourdages et al., 2007; Senay et al., 2019). Redfish stomachs were collected during two periods, 1993 to 1999 and 2015 to 2019, thus offering a unique opportunity to evaluate redfish feeding and assess decadal changes in feeding habits and prey preferences. Considering the shifting oceanographic and ecological characteristics of the GSL from a cold-water ecosystem during the 1990s to a warmer water ecosystem in the 2010s, combined with the contrast in redfish abundance between these two periods, marked decadal differences are expected in the redfish diet composition. By offering a unique glimpse into the temporal variability that exists in the diet composition of a dominant groundfish resource through ontogeny and across subareas of the GSL, the present study also provides insight into the implication of the surging redfish predation pressure on the northern shrimp.

## **1.6 MATERIALS AND METHODS**

### **1.6.1 Study area and trawl survey**

The GSL is a stratified, semi-enclosed sea connected to the North Atlantic Ocean through the Cabot Strait to the southeast and the Strait of Belle-Isle to the northeast. Redfish were captured during annual summer trawl research surveys conducted by DFO using a stratified-random survey design covering the estuary and northern GSL (**Figure 1.1**). From 1990 to 2005, the survey was conducted onboard the Canadian Coast Guard Ship (CCGS) Alfred Needler using a URI trawl with a 19-mm liner in the cod-end (24-min tows). Since 2004, the

survey has been conducted with the CCGS Teleost equipped with a Campelen 1800 trawl with a 13-mm liner (15-min tows). Based on comparative fishing experiments held in 2004 and 2005, data for most species, including redfish, were corrected for differences in catchability between the two periods. Details of bottom trawl surveys, sampling, protocol and conversion factors between the two trawl types can be found in [Bourdages et al. \(2007\)](#).



**Figure 1.1** Map of the study area showing sampling hauls (1993–1999;  $n = 450$  and 2015–2019;  $n = 447$ ) where redfish stomachs containing prey were sampled ( $n = 3,690$ ) from each period (1993–1999;  $n = 1,366$  and 2015–2019;  $n = 2,324$ ). The grey line indicates the 250 meters isobath. The three subareas considered for the analysis are delimited by the dotted lines with North-West Gulf (NWG), Laurentian Channel (LC) and North-East Gulf (NEG).

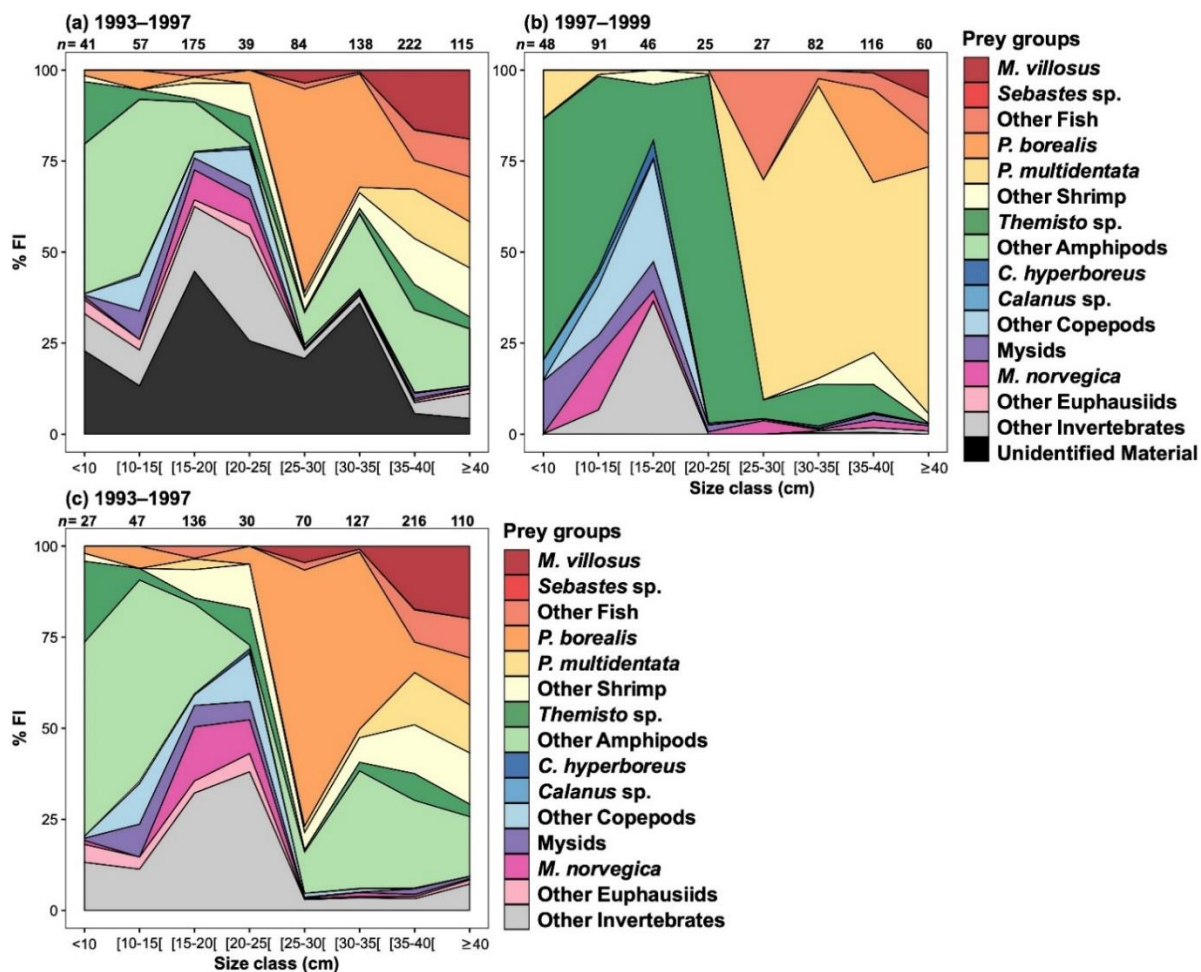
### **1.6.2 Redfish stomach collection**

The annual surveys were similar among years, taking place from August into early September, thus avoiding seasonal effects in the estimation of redfish abundance and their diet in each of the two time periods. At each haul (exceptions were 2015, when redfish stomachs were sampled only on hauls with even numbers, and in 2016, when they were sampled only on hauls with odd numbers), the biomass of redfish captured by the trawl was estimated. A sub-sample of redfish was measured (fork length, FL, in cm in the 1990s, in mm converted to cm in the 2010s) and weighed (g). This sub-sample also allowed the estimation of the number of fish of each 1 cm length class in the catch. From these, a length-stratified sub-sample was chosen for stomach collection and redfish that showed obvious signs of regurgitation were rejected, a common consequence of barotrauma for these fish, or feeding within the trawl. Smaller specimens (FL < 15 cm) were collected whole to optimize sample collection at sea, while the stomachs of larger specimens, quicker to dissect, were excised at sea. Each sample was placed in a plastic bag with an identification label and kept frozen (-40 °C) until examination.

### **1.6.3 Stomach analysis and taxonomic identification**

In the laboratory, each stomach was opened to remove and weigh its content. All prey present in the stomach were sorted, weighted, and identified to the most precise taxonomic level possible with a binocular microscope and using keys, identification guides (e.g., [Squires, 1990](#); [Campana, 2004](#); [Vassilenko & Petryashov, 2009](#); [ICES, 2014](#)) and the help of specialists. A number of different personnel carried out the analyses over the years but always followed the same protocol in recognizing common GSL fish and invertebrate species. It was however noted that less effort was dedicated in the 1990s than in the 2010s at identifying heavily digested prey. Stomachs from the 1990s were usually analysed within a few years of capture whereas those from the 2010s were analysed within a few months of capture. Frozen samples dating from 1997 to 1999 were still available to be analysed in 2019 to increase sample size of the 1990s and assess the impact of methodology (difference in

effort for taxonomical resolution of very digested prey) on the results (**Supplementary Figure 1.1**).



**Supplementary Figure 1.1** Contribution of prey categories to the GSL redfish diet composition, expressed as percentage of fullness index (%FI), per 5-cm length class. **(a)** Stomachs ( $n = 871$ ) sampled between 1993 and 1997 and examined between 1993 and the beginning of the 2000s, **(b)** Stomachs ( $n = 495$ ) sampled between 1997 and 1999 and examined in 2019 and **(c)** Stomachs ( $n = 763$ ) sampled between 1993 and 1997, after removal of category Unidentified Material. Specific number of redfish as a function of redfish 5 cm size (FL) class are indicated on each panel.

#### 1.6.4 Redfish barotrauma

Redfish are physoclist fish that have a closed swim bladder and therefore cannot adapt to rapid changes in depth. As a result, redfish are extremely sensitive to barotrauma when caught in deep water and brought to the surface rapidly (Jarvis & Lowe, 2008). Although redfish showing signs of regurgitation (food in their mouth or evaginated stomach) were discarded during sea sampling, decompression likely resulted in partial or total regurgitation in several sampled fish. Thus, the proportion of empty stomachs, a common measure of feeding intensity, was deemed unreliable for redfish. For this reason, empty stomachs were excluded from the analyses. Furthermore, it was necessary to assume that the probability of regurgitation was similar for all taxa when assessing the importance of different prey taxa or categories in redfish diet, a reasonable assumption considering the barotraumatic cause of regurgitation.

#### 1.6.5 Size classes and spatial analysis

For both periods, redfish diet composition was analysed as a function of redfish size using 5 cm size classes, a uniform cut-off to visualize general trends as follows: < 10.0 cm, 10.0–14.9 cm, 15.0–19.9 cm, 20.0–24.9 cm, 25.0–29.9 cm, 30.0–34.9 cm, 35.0–39.9 cm and  $\geq$  40.0 cm. Since the GSL is physically and topographically heterogeneous (Koutitonsky & Bugden, 1991; Therriault, 1991; Rodrigues et al., 1993; Galbraith et al., 2019), three distinct subareas were distinguished and compared in this study: (1) the deepest part of the Laurentian Channel (LC) which extends from Cabot Strait to the centre of the Gulf and can reach a maximum water depth of about 550 m, (2) the North-East Gulf (NEG) including the Esquiman (maximum depth of about 285 m) and Anticosti (maximum depth of about 335 m) Channels and (3) and the North-West Gulf (NWG) comprising the estuary and the western part of the Laurentian Channel (maximum depth about 300 m) (Figure 1.1). In order to describe redfish diet during both periods in each subarea within the GSL and maintain sufficient sample sizes, it was necessary to regroup the 5-cm size classes into three major size classes (small < 20, medium 20–30 and large redfish  $\geq$  30 cm) (Table 1.1).



**Table 1.1** Number of redfish stomachs analysed, percentage of empty stomachs, number of non-empty stomachs, total number in the catch and percent of stomachs of redfish caught in the GSL during annual DFO trawl research surveys according to subareas and three size classes for the periods 1993–1999 and 2015–2019.

	Stomachs analysed	% Empty stomach	Stomachs containing prey												
			Total GSL			NWG			LC			NEG			
			All size classes	< 20	20–30	≥ 30	< 20	20–30	≥ 30	< 20	20–30	≥ 30	< 20	20–30	≥ 30
1993	886	<b>63</b>	332	101	57	174	17	8	11	47	30	70	37	19	93
1994	461	<b>64</b>	167	54	16	97	23	3	11	29	12	49	2	1	37
1995	258	<b>59</b>	106	24	9	73	13	4	3	9	4	38	2	1	32
1996	323	<b>29</b>	230	78	36	116	17	4	1	56	31	85	5	1	30
1997	357	<b>80</b>	70	27	8	35	11	2	1	13	5	21	3	1	13
1998	348	<b>47</b>	183	66	22	95	3	0	1	36	18	78	27	4	16
1999	496	<b>44</b>	278	108	27	143	10	2	1	35	21	98	63	4	44
<b>1993–1999</b>	<b>3129</b>	<b>56</b>	<b>1366</b>	<b>458</b>	<b>175</b>	<b>733</b>	<b>94</b>	<b>23</b>	<b>29</b>	<b>225</b>	<b>121</b>	<b>439</b>	<b>139</b>	<b>31</b>	<b>265</b>
<i>Total number caught</i>			68486	29195	16989	22303	1309	687	1790	22546	15022	13410	5340	1280	7103
<i>Proportion of stomachs / catches (%)</i>			1.99	1.57	1.03	3.29	7.18	3.35	1.62	1.00	0.81	3.27	1.76	1.80	0.41
2015	1003	<b>33</b>	675	403	60	212	105	12	7	131	18	137	167	30	68
2016	579	<b>41</b>	342	217	58	67	54	12	7	79	19	43	84	27	17
2017	564	<b>38</b>	347	172	99	76	41	34	7	71	41	50	60	24	19
2018	974	<b>48</b>	511	215	191	105	45	49	1	79	75	74	91	67	30
2019	709	<b>37</b>	449	153	224	72	71	29	6	40	93	42	42	102	24
<b>2015–2019</b>	<b>3829</b>	<b>39</b>	<b>2324</b>	<b>1160</b>	<b>632</b>	<b>532</b>	<b>316</b>	<b>136</b>	<b>28</b>	<b>400</b>	<b>246</b>	<b>346</b>	<b>444</b>	<b>250</b>	<b>158</b>
<i>Total number caught</i>			4187545	2235518	1941125	10902	322656	91811	205	1063270	599946	7411	849591	1249368	3286
<i>Proportion of stomachs / catches (%)</i>			0.06	0.05	0.03	4.88	0.10	0.15	13.66	0.04	0.04	4.67	0.04	0.01	0.85
<b>TOTAL</b>	<b>6958</b>	<b>47</b>	<b>3690</b>	<b>1618</b>	<b>807</b>	<b>1265</b>	<b>410</b>	<b>159</b>	<b>57</b>	<b>625</b>	<b>367</b>	<b>785</b>	<b>583</b>	<b>281</b>	<b>423</b>

### 1.6.6 Diet analysis

Developing reliable indices of diet composition over different time periods based on stomach content analysis requires the consideration of several key issues. While stomach contents reveal information about one or a few recent meals when a fish was sampled, it is only a snapshot of an individual's feeding habits, which needs to be considered when deriving indices that are representative of the predator's diet. Stomach content data can be used to derive several types of diet indicators (Hyslop, 1980). Basic indicators include methods based on prey numbers, prey mass or volume, and frequency of occurrence. Composite indices (e.g., Index of Relative Importance, IRI) have also been developed to integrate two or more of the basic indicators. In a modelling experiment, Ahlbeck et al. (2012) clearly demonstrated that basic indicators based on prey mass or volume provide the best estimates of diet for a wide array of feeding strategies, while composite indices were less robust. Further, the basic currency to describe the contribution of different prey to the diet of a predator is energy, which is directly related to mass and energy density of prey.

In the present study, three measures were used to describe the redfish diet. First, the partial stomach fullness index (PFI) (Lilly & Fleming, 1981; Orr & Bowering, 1997) was calculated for each prey taxa in the redfish stomach according to the equation:

$$PFI_{ij} = M_{ij} \times L_j^{-b} \times 10^4 \quad (1)$$

where  $M_{ij}$  is the mass of prey  $i$  in redfish  $j$ ,  $L_j$  is the FL (cm) of redfish  $j$  and  $b$  is the specific allometric exponent calculated for redfish ( $b = 3.19$ ), corresponding to the slope of the linear relationship of  $\log(\text{mass})$  and  $\log(\text{FL})$  of redfish collected for this study during the 1993–1999 and 2015–2019 surveys ( $n = 6958$ ;  $r^2 = 0.99$ ,  $P < 0.001$ ). The PFI adjusts the amount of each prey taxon found in a stomach for the effect of predator size. The mean PFI of prey  $i$  in the sample (period, size class and/or subarea) was then obtained as follows:

$$PFI_i = \frac{1}{N} \times \sum_{j=1}^N PFI_{ij} \quad (2)$$

where N is the number of redfish in the sample. Second, in order to assess the proportion of the contribution of prey in the diet of redfish,  $PFI_i$  was transformed into a percentage (% $FI_i$ , percentage fullness index, [Bernier & Chabot, 2012](#)) and calculated as:

$$\%FI_i = \frac{PFI_i}{TFI} \times 100 \quad (3)$$

where total stomach fullness index (TFI<sub>j</sub>) was the sum of all  $PFI_i$  for a fish j. TFI was calculated as:

$$TFI_j = \sum_{i=1}^I PFI_{ij} \quad (4)$$

$$TFI = \frac{1}{N} \times \sum_{j=1}^N TFI_j \quad (5)$$

where I represents the number of different prey taxa found in the sample. Third, to qualitatively indicate whether a small or large proportion of redfish fed on a given prey, the percentage of occurrence (%O) of prey i was also calculated ([Hyslop, 1980](#)) as follows:

$$\%O = \frac{N_i}{N} \times 100 \quad (6)$$

where  $N_i$  is the number of stomachs in the sample containing prey i.

To gain further insight on the importance of each prey category in the diet of redfish, we used Amundsen diagrams, a modification of Costello's graphical method ([Costello, 1990](#); [Amundsen et al., 1996](#)) which is a two-dimensional representation of prey-specific abundance in stomach fullness index (% $FI_{spe}$ ) and percentage of occurrence (%O). Prey-specific abundance is defined as the percentage of a specific prey over all prey items, but only for those predators in which that prey occurs. Thus, prey-specific abundance in stomach

fullness index for prey category  $i$ ,  $\%FI_{spe_i}$ , was obtained exactly as  $\%FI_i$  (Eq. 3), but instead of using all  $N$  stomachs in a sample, using only the  $K$  stomachs containing prey category  $i$ :

$$\%FI_{spe_i} = \frac{PFI_{spe_i}}{TFI_{spe_i}} \times 100 \quad (7)$$

where  $PFI_{spe_i}$  is the average fullness index for prey  $i$  for the stomachs containing prey  $i$ , and  $TFI_{spe_i}$  is the average total fullness index for the stomachs containing prey  $i$ . Prey categories scoring 25–50 % in prey-specific abundance and  $\geq 25$  %O were considered important, those with  $\geq 50$  % in prey-specific abundance and 25–50 %O were very important, and prey categories with  $\geq 50$  % on both axes were considered dominant. Prey with high prey-specific abundance ( $\geq 50$  %) and just short of 25 %O were considered « noteworthy ».

### 1.6.7 Diet data weighting

A particular consideration must be made with samples collected in RV surveys such as those considered in the present study. Typically, research survey protocols request a fixed number of stomachs to be taken in each haul where the predator is present, usually stratified in a number of predator size classes. As long as there are enough fish of the target species to fill the stratification, the number of stomachs becomes independent of the number of fish in the catch. In the present study, the number of non-empty stomachs sampled per haul ranged between 1 and 44. However, the abundance of redfish varied widely among hauls, in particular during the recent period of population recovery where total estimated numbers caught varied between 1 and 250,047 (1 and 10,745 for the 1990s). The subsampling design, combined to the difference of up to 5 orders of magnitude in redfish abundance among hauls, implies the risk of widely overrepresenting the diet of fish captured in subareas of relatively low abundance relative to those from the heart of the distribution. To account for this issue, we followed the recommendations of [Chipps & Garvey \(2006\)](#) and weighted the stratified diet data by the relative proportion of individuals actually caught within each size class at a given haul. Capture data and the subsample of redfish measured in each haul were used to estimate the number of redfish of each 1-cm length class in the catch. Mass of each stomach

of length class 1 was then estimated according to the number of fish of length class 1 in the catch divided by the number of stomachs of that same class. Only weighted results are shown. Description of the prey taxon contributions to diet, before weighting for abundance in the catches, is provided in **Supplementary Table 1.1** for the two periods.

### 1.6.8 Statistical analysis

Cumulative prey curves (Ferry & Cailliet, 1996) were calculated to assess whether the number of redfish samples was sufficient to describe the diet. Prey curves were generated after 100 randomizations of the original data (%FI) calculated according to the number of prey categories considered in further analyses. The slope of the linear regression ( $b$ ) through the last five subsamples validated the sample size, where  $b \leq 0.05$  signified acceptable levelling off of the prey curve for diet analyses (Brown et al., 2012).

Differences in percentage fullness index (%FI) between (1) the two periods according to redfish size (< 20, 20–30 and  $\geq$  30 cm) and (2) among sizes classes over periods and GSL subareas (NWG, LC and NEG) were investigated. A nonparametric distanced-based permutation multivariate analysis of variance was conducted on the Bray-Curtis distance matrix (PERMANOVA, Anderson, 2014), calculated on average stomach contents per haul expressed as %FI: stomachs from the same major size class were averaged for each haul because they cannot be considered independent. Following significant test results (PERMANOVA), post hoc tests using pairwise multiple comparisons were used to identify differences between means. Similarity percentage analysis (SIMPER, Clarke, 1993) was used to identify the prey explaining most of the dissimilarities between factors. All analyses were performed with the software R version 4.0.1 (R Core Team, 2020) using packages ‘vegan’ (Oksanen et al., 2019), ‘plyr’ (Wickham, 2011), ‘ggplot2’ (Wickham, 2016) and ‘ggpubr’ (Kassambara, 2020).

**Supplementary Table 1.1** Diet composition of GSL redfish expressed in partial stomach fullness index (PFI), percentage fullness index (%FI) and percentage of occurrence (%O) according to period. Data used for this table was not weighted for the overall number of redfish caught in each period.

Preys	Periods	PFI		%FI		%O	
		1993–1999	2015–2019	1993–1999	2015–2019	1993–1999	2015–2019
		<i>n</i>	1366	2324			
	<b>TFI</b>	<b>0.528</b>	<b>0.263</b>				
<b>FISH</b>		<b>0.053</b>	<b>0.042</b>	<b>9.954</b>	<b>15.806</b>	<b>9.956</b>	<b>6.239</b>
	Fish eggs	T	T	0.001	0.054	0.073	0.043
	Digested Fish	0.021	0.006	4.037	2.179	6.296	3.055
<b>Anguilliformes</b>	<i>Nemichthys scolopaceus</i>	-	T	-	0.188	-	0.043
<b>Aulopiformes</b>	<i>Arctozenus risso</i>	0.001	0.005	0.200	1.951	0.220	0.516
	<i>Paralepis</i> sp.	T	-	0.053	-	0.073	-
<b>Clupeiformes</b>	<i>Clupea harengus</i>	-	T	-	0.002	-	0.043
<b>Gadiformes</b>	<i>Nezumia bairdii</i>	T	T	0.033	0.148	0.146	0.043
	<i>Gadus</i> sp.	-	T	-	0.012	-	0.043
<b>Gasterosteiformes</b>	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	T	-	0.041	-	0.073	-
<b>Myctophiformes</b>	<i>Notoscopelus kroyeri</i>	-	0.001	-	0.336	-	0.086
	Myctophidae	-	T	-	0.175	-	0.043
<b>Osmeriformes</b>	<i>Mallotus villosus</i> *	0.029	0.011	5.411	4.068	2.416	0.775
<b>Perciformes</b>	<i>Lumpenus fabricii</i>	-	T	-	0.011	-	0.043
	<i>Melanostigma atlanticum</i>	0.001	T	0.113	0.177	0.952	0.602
	Zoarcidae	T	-	0.003	-	0.073	-
<b>Pleuronectiformes</b>	Digested Pleuronectiformes	-	T	-	0.038	-	0.086
<b>Scorpaeniformes</b>	<i>Sebastes</i> sp.*	T	0.017	0.061	6.466	0.073	1.334
<b>SHRIMP</b>		<b>0.144</b>	<b>0.075</b>	<b>27.320</b>	<b>28.603</b>	<b>35.578</b>	<b>19.148</b>
	Digested Shrimp	0.027	0.004	5.026	1.390	12.299	4.045
<b>Crangonidae</b>	<i>Sabineia septemcarinata</i>	-	T	-	0.081	-	0.043
	<i>Pontophilus norvegicus</i>	T	-	0.006	-	0.073	-
<b>Hippolytidae</b>	<i>Eualus fabricii</i>	-	T	-	0.117	-	0.043
	<i>Eualus gaimardii</i>	-	T	-	0.169	-	0.086
	<i>Eualus macilentus</i>	T	T	0.021	0.104	0.146	0.043
	<i>Spirontocaris spinus</i>	-	T	-	0.120	-	0.043
	Digested Hippolytidae	-	T	-	0.054	-	0.043
<b>Pandalidae</b>	<i>Pandalus borealis</i> *	0.043	0.025	8.066	9.427	7.687	3.787
	<i>Pandalus montagui</i>	0.005	0.003	1.010	1.034	0.732	0.473
	<i>Pandalus</i> sp.	0.007	0.003	1.240	1.123	1.977	1.291
<b>Pasiphaeidae</b>	<i>Pasiphaea multidentata</i> *	0.057	0.039	10.710	14.976	16.764	11.360
	<i>Pasiphaea</i> sp.	0.007	T	1.242	0.006	2.416	0.086
<b>AMPHIPOD</b>		<b>0.136</b>	<b>0.028</b>	<b>25.768</b>	<b>10.640</b>	<b>38.141</b>	<b>24.096</b>
	Digested Amphipod	0.073	T	13.816	0.074	9.883	0.731
<b>Ampeliscidae</b>	<i>Byblis</i> sp.	-	T	-	0.027	-	0.043
<b>Eusiridae</b>	<i>Rhachotropis aculeata</i>	-	T	-	0.006	-	0.043
<b>Gammaridea</b>	Digested Gammaridea	T	T	0.001	0.070	0.073	0.731
<b>Hyperiididae</b>	<i>Hyperia galba</i>	-	T	-	0.018	-	0.301
	<i>Hyperia</i> sp.	-	T	-	0.033	-	0.043
	<i>Hyperoche medusarum</i>	T	-	T	-	0.073	-
	<i>Themisto abyssorum</i> *	0.012	0.001	2.208	0.513	9.517	4.174
	<i>Themisto compressa</i> *	0.011	0.011	2.061	4.065	8.053	6.325
	<i>Themisto libellula</i> *	0.015	0.005	2.818	2.008	7.467	2.969

Supplementary Table 1.1 Continued.

Preys		PFI		%FI		%O			
		Periods		1993–1999	2015–2019	1993–1999	2015–2019	1993–1999	2015–2019
		<i>n</i>	1366	2324					
	TFI	0.528	0.263						
	<i>Themisto</i> sp.*		0.007	0.009	1.315	3.573	7.174	14.157	
	Digested Hyperidae		0.019	T	3.515	0.071	11.933	0.731	
<b>Lysianassidae</b>	<i>Hippomedon</i> sp.		-	T	-	0.002	-	0.043	
	Digested Lysianassidae		-	T	-	0.013	-	0.129	
<b>Maeridae</b>	<i>Maera loveni</i>		-	T	-	0.014	-	0.043	
<b>Melitidae</b>	<i>Melita</i> sp.		-	T	-	0.006	-	0.043	
<b>Oedicerotidae</b>	<i>Monoculodes</i> sp.		-	T	-	0.004	-	0.043	
<b>Phoxocephalidae</b>	<i>Harpinia</i> sp.		-	T	-	0.002	-	0.043	
<b>Scinidae</b>	<i>Scina borealis</i>		T	T	T	0.112	0.073	0.861	
<b>Unciolidae</b>	<i>Neohela monstrosa</i>		T	T	0.034	0.027	0.073	0.043	
<b>Uristidae</b>	<i>Tmetonyx cicada</i>		-	T	-	0.004	-	0.086	
<b>COPEPOD</b>			<b>0.014</b>	<b>0.038</b>	<b>2.603</b>	<b>14.558</b>	<b>15.227</b>	<b>51.549</b>	
	Digested Copepod		0.009	0.003	1.622	1.075	6.442	7.444	
<b>Aetideidae</b>	<i>Bradydium similis</i>		T	T	0.001	0.011	0.073	0.344	
	<i>Chiridius gracilis</i>		-	T	-	0.001	-	0.086	
	Digested Aetideidae		-	T	-	0.180	-	0.904	
<b>Calanoida</b>	Digested Calanoida		T	0.012	0.063	4.580	0.220	17.728	
<b>Calanidae</b>	<i>Calanus finmarchicus</i>		T	T	0.012	0.002	0.586	0.129	
	<i>Calanus glacialis</i>		-	T	-	T	-	0.043	
	<i>Calanus hyperboreus</i> *		0.002	0.006	0.438	2.213	6.955	16.437	
	<i>Calanus</i> sp.*		0.002	0.014	0.315	5.510	2.928	18.847	
<b>Euchaetidae</b>	<i>Paraeuchaeta norvegica</i>		T	0.001	0.036	0.244	1.537	6.110	
	<i>Euchaeta</i> sp.		T	-	T	-	0.220	-	
<b>Metridinidae</b>	<i>Metridia longa</i>		T	T	0.003	0.010	0.220	0.301	
	<i>Metridia lucens</i>		T	T	0.025	0.001	0.293	0.043	
	<i>Metridia</i> sp.		T	0.002	0.087	0.730	0.732	5.336	
<b>Scolecithricidae</b>	<i>Scolecithricella</i> sp.		-	T	-	T	-	0.043	
<b>MYSID</b>			<b>0.038</b>	<b>0.011</b>	<b>7.121</b>	<b>4.316</b>	<b>13.543</b>	<b>10.069</b>	
	Digested Mysid		-	T	-	0.002	-	0.086	
<b>Mysidae</b>	<i>Boreomysis arctica</i>		0.002	0.005	0.438	1.751	1.537	1.463	
	<i>Boreomysis tridens</i>		T	T	0.081	0.031	0.439	0.129	
	<i>Boreomysis</i> sp.		0.027	0.006	5.090	2.387	8.565	7.487	
	<i>Erythrope erythrope</i>		-	T	-	0.020	-	0.301	
	<i>Erythrope</i> sp.		-	T	-	0.010	-	0.129	
	<i>Mysis mixta</i>		T	-	0.014	-	0.073	-	
	<i>Mysis</i> sp.		-	T	-	0.034	-	0.172	
	<i>Pseudomma roseum</i>		-	T	-	0.049	-	0.086	
	<i>Pseudomma</i> sp.		T	T	0.047	0.002	0.073	0.043	
	<i>Stilomysis</i> sp.		-	T	-	0.009	-	0.129	
	Digested Mysidae		0.008	T	1.451	0.021	4.685	0.430	
<b>EUPHAUSIID</b>			<b>0.029</b>	<b>0.044</b>	<b>5.553</b>	<b>16.671</b>	<b>11.786</b>	<b>14.372</b>	
	Digested Euphausiid		T	T	0.002	0.015	0.293	0.430	
<b>Euphausiidae</b>	<i>Meganyctiphanes norvegica</i> *		0.014	0.020	2.745	7.619	7.613	7.960	
	<i>Thysanoessa inermis</i>		T	T	0.001	0.041	0.073	0.086	
	<i>Thysanoessa raschii</i>		T	0.002	T	0.870	0.073	0.775	
	<i>Thysanoessa</i> sp.		-	0.010	-	3.743	-	1.936	
	Digested Euphausiidae		0.015	0.012	2.805	4.383	4.905	5.809	

Supplementary Table 1.1 Continued.

Preys	Periods	PFI		%FI		%O	
		1993–1999	2015–2019	1993–1999	2015–2019	1993–1999	2015–2019
		<i>n</i>	1366	2324	TFI	0.528	0.263
<b>OTHER INVERTEBRATES</b>		<b>0.050</b>	<b>0.020</b>	<b>9.438</b>	<b>7.500</b>	<b>25.037</b>	<b>27.625</b>
	Invertebrate egg	T	-	0.002	-	0.146	-
	Digested invertebrate	0.001	T	0.198	0.061	1.684	0.688
<b>Anomalodesmata</b>	<i>Cuspidaria sp.</i>	T	-	0.006	-	0.073	-
<b>Cephalopoda</b>	<i>Rossia sp.</i>	-	T	-	0.017	-	0.043
<b>Cumacea</b>	Digested Cumacea	-	T	-	0.102	-	1.506
<b>Crustacea</b>	Digested Crustacea	0.046	0.019	8.734	7.158	23.060	25.645
<b>Decapoda</b>	<i>Chionoecetes opilio</i>	-	T	-	T	-	0.043
	<i>Hyas sp.</i>	-	T	-	T	-	0.043
	Digested Brachyura	-	T	-	0.002	-	0.043
<b>Gastropoda</b>	<i>Limacina sp.</i>	-	T	-	0.002	-	0.086
	Digested Gastropoda	-	T	-	0.001	-	0.043
<b>Isopoda</b>	<i>Syscenus infelix</i>	-	T	-	0.024	-	0.043
	Digested Isopoda	T	-	T	-	0.073	-
<b>Malacostraca</b>	Digested Malacostraca	0.003	-	0.498	-	0.220	-
<b>Mollusca</b>	Digested Mollusca	-	T	-	T	-	0.043
<b>Ostracoda</b>	Digested Ostracoda	-	T	-	0.010	-	0.258
<b>Polychaeta</b>	<i>Aphrodita hastata</i>	-	T	-	0.123	-	0.043
	Digested Polychaeta	-	T	-	0.001	-	0.086
<b>DIGESTED / UNIDENTIFIED</b>		<b>0.065</b>	<b>0.005</b>	<b>12.243</b>	<b>1.905</b>	<b>15.007</b>	<b>7.530</b>
	Egg	T	T	0.001	0.005	0.073	0.086
	Item	0.065	0.005	12.242	1.900	15.007	7.444

T=Trace. The contribution of the eight broad taxonomic categories is in bold. \*= Main prey taxa



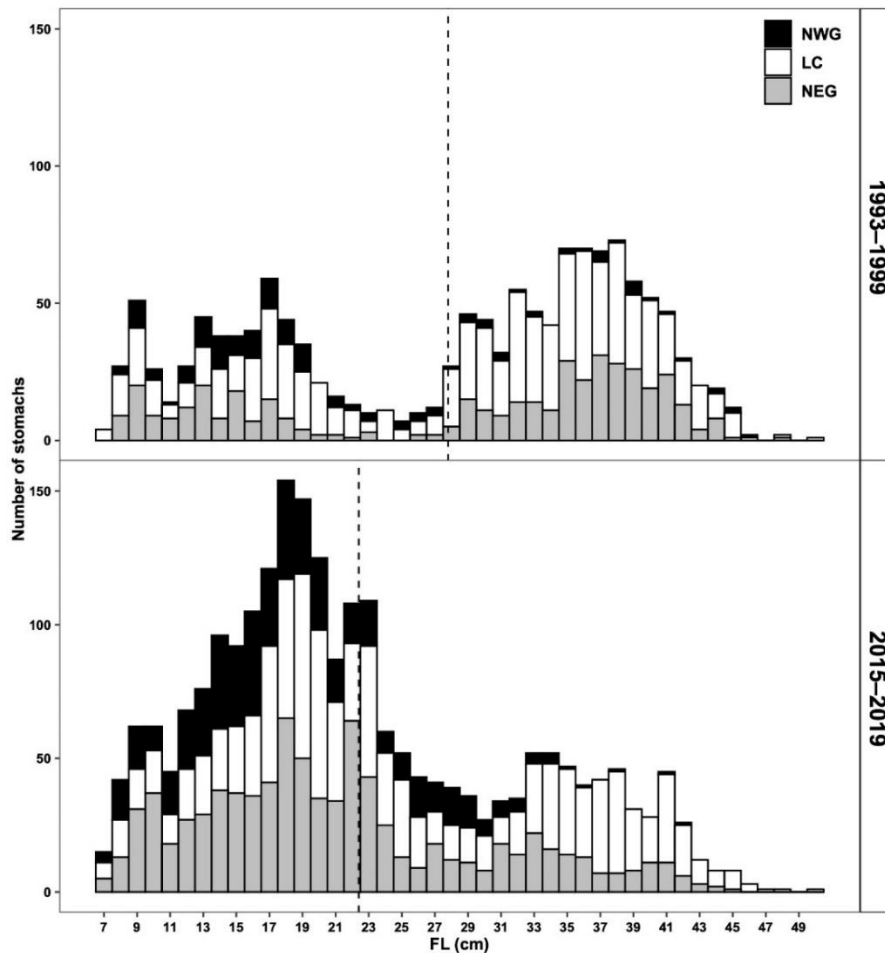
## 1.7 RESULTS

### 1.7.1 Stomach dataset overview

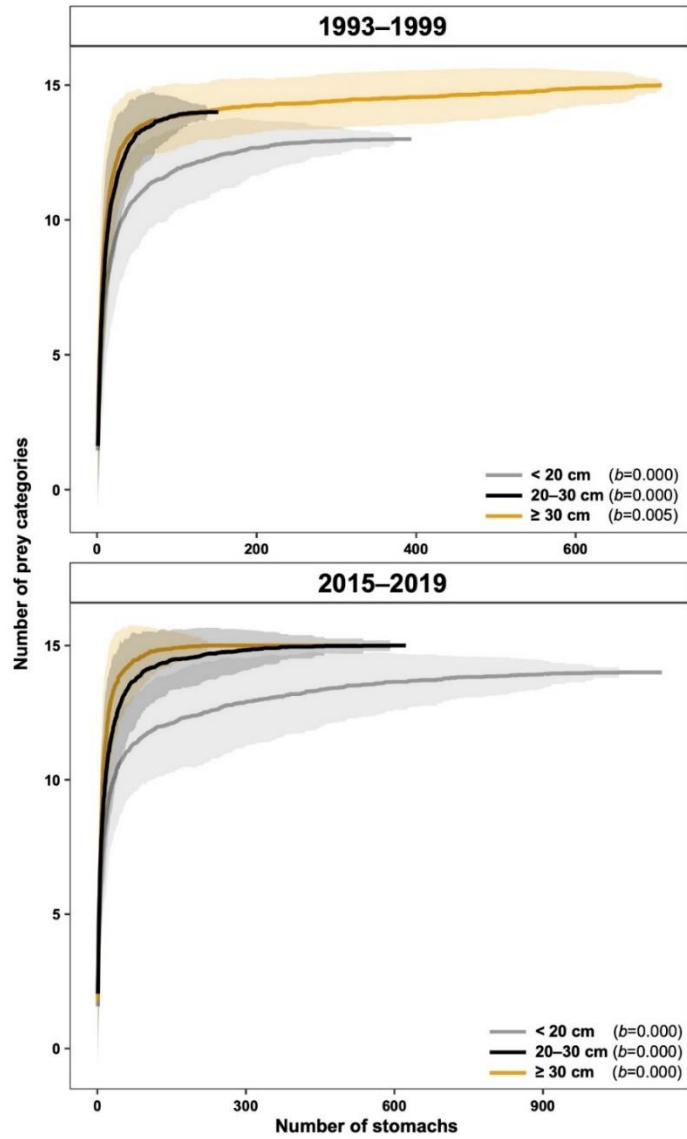
A total of 6,958 stomachs were collected throughout the GSL and examined, of which 3,690 contained prey (47 % of empty stomach), from a total of 897 hauls, with 1,366 and 2,324 stomachs for 1993–1999 and 2015–2019, respectively (**Figure 1.1, Table 1.1**). In 2015–2019, the number of redfish in the catch was 61 times higher, for the entire GSL, than during 1993–1999, and captures of small and medium redfish (< 20 and 20–30 cm) were 77 and 114 times higher, respectively, in the recent period, reflecting the strong recruitment of the 2011–2013 cohorts. The total number of large individuals  $\geq 30$  cm captured was approximately equal during both periods and a similar sampling intensity was obtained (3.29 and 4.88 % of captured fish were sampled). Sampling intensity was similar (1.57 and 1.03 % of captured fish) for small and mid-size fish in the 1990s. Despite a larger number of stomachs collected for these same size classes in the 2010s, sampling intensity was much less (0.05 and 0.03 % of captured fish) due to the surging abundance of small and mid-sized individuals in recent years relative to the 1990s (**Table 1.1**). Even if the proportion of individuals sampled for stomach contents was small for some groups, most cumulative prey curves calculated for both periods according to three major size classes and subareas reached a stable asymptote, indicating sufficient sample sizes for an accurate description of the redfish diet (**Supplementary Figures 1.2, 1.3**). The only exceptions where an asymptote was not reached was for large redfish ( $\geq 30$  cm) in NWG for both periods, as well as for mid-sized redfish (20–30 cm) in NEG in the 1990s (**Supplementary Figure 1.3**).

The range of redfish sizes for stomach collection was 7–50 cm in both periods (**Figure 1.2**), median (25th and 75th percentiles) FL was 31 (17 and 37) cm in the 1990s and 20 (16 and 28) cm in the 2010s. Size classes with largest sample sizes for stomachs were 35–38 and 17–20 cm in the 1990s and 2010s, respectively. For both periods, the NWG was characterised by a scarcity of large individuals sampled compared to other subareas, both in the number of stomachs and in the catch (**Figure 1.2, Table 1.1**). Most of redfish samples were collected

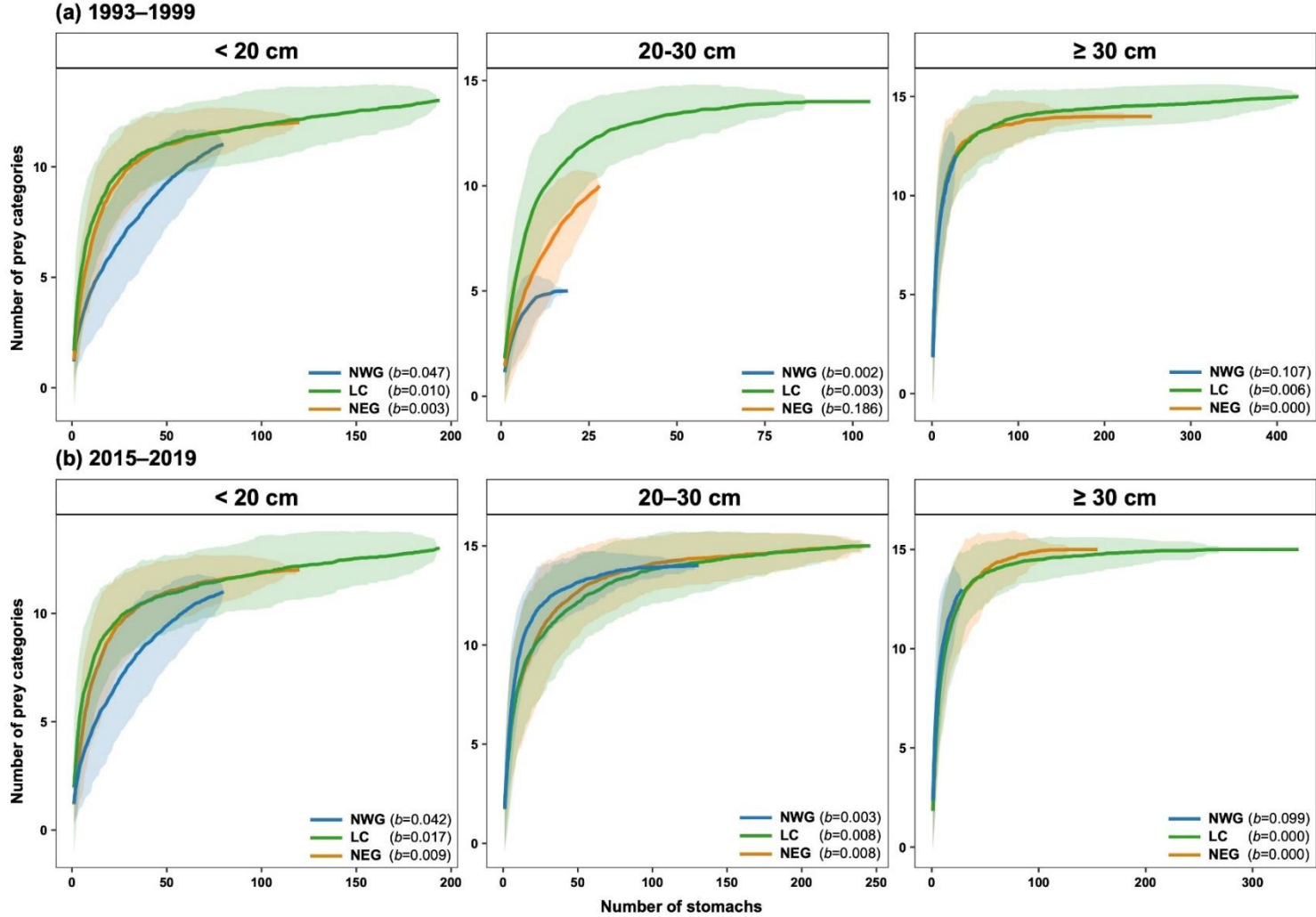
from the deep channels (Laurentian, Esquiman and Anticosti, **Figure 1.1, Table 1.1**) of the GSL. In the 1990s, median depth (25<sup>th</sup> and 75th percentiles) where the stomachs with prey were obtained was 299 (255 and 315) m, 318 (256 and 382) m and 271 (248 and 288) m for the NWG, LC and NEG, respectively, and in the 2010s, median depth was 250 (181 and 316) m, 329 (245 and 391) m and 228 (177 and 276) m, for the three subareas, respectively.



**Figure 1.2** Size frequency distribution of redfish with stomachs containing prey collected in the GSL during 1993–1999 and 2015–2019 according to each defined subarea. Dashed lines represent the FL mean value for each period.



**Supplementary Figure 1.2** Cumulative prey curves and confidence interval of 95 % upper and lower with  $b$  values through the last five subsamples for three major size classes during 1993–1999 and 2015–2019.



**Supplementary Figure 1.3** Cumulative prey curves and confidence interval of 95 % upper and lower with  $b$  values through the last five subsamples for three major size classes and three subareas during **(a)** 1993–1999 and **(b)** 2015–2019.

### 1.7.2 Taxonomic considerations

To provide and facilitate the description of the redfish diet for both periods, prey items were assigned to one of eight broad taxonomic categories under the common denomination: Fish, Shrimp, Amphipod, Copepod, Mysid, Euphausiid, Other Invertebrates and Unidentified Material. The TFI (sum of all PFIs) and the three measures for the assessment of prey contribution to redfish diet (PFI, %FI and %O) based on the entire stomach dataset for each period are presented in **Table 1.2** and showed the eight broad dietary categories and each of the 58 and 93 different prey items found in stomachs collected in 1993–1999 and 2015–2019, respectively.

As far as possible, prey that showed important signs of digestion, but which were identifiable by distinguishing features (e.g., telson for shrimp) were assigned to one of the eight categories with the name “digested”. The category Other Invertebrates was comprised mostly of remains of crustaceans, along with traces of identified groups from several classes of invertebrates that were rarely encountered in redfish stomach. Overall, only a few of the prey types identified at the genus or species level had important dietary contributions and were consumed regularly during both periods (taxon identified by an asterisk, **Table 1.2**). Capelin and redfish were the most frequent fish, while shrimp were most often represented by northern shrimp *P. borealis* and pink glass shrimp *P. multidentata*. Among amphipods, the greatest contributions were from unspecified *Themisto* sp. along with *T. abyssorum*, *T. compressa* and *T. libellula*. Of the copepods, unspecified *Calanus* sp. and *C. hyperboreus* were most important, while among euphausiids, the northern krill, *Meganyctiphanes norvegica*, was the main contributor. Another major zooplankter was the deepwater mysids of genus *Boreomysis*, though these were not significant enough to be major prey. These important taxa were retained in the following analyses, except that all four *Themisto* taxa were grouped into *Themisto* sp. since the three identified species contributed similarly to the diet. Other prey taxa were grouped together according to broad taxonomic categories, resulting in fifteen prey groups of interest (see **Figure 1.3**).

Prey that could not be identified to a chosen taxonomic group were classified in the category Unidentified Material. Compared to the 2010s, the 1990s were characterised by a higher contribution and occurrence of Unidentified Material (the 1990s: %FI = 18.99, %O = 18.38; the 2010s: %FI = 1.93, %O = 11.17, **Table 1.2**). Some stomachs from the 1990s were analysed in 2019, allowing the assessment of the impact of protocol adjustments and differences in taxonomic expertise between the two periods. For example, the stomachs from the 1990s that were examined in 2019 had virtually no Unidentified Material, in contrast to the other stomachs from the 1990s that had been examined during that period (**Supplementary Figure 1.1**). Removal of the category Unidentified Material reveals similar trends in diet of the 1990s, regardless of when the stomachs were analysed, with two exceptions: amphipods and shrimp. For amphipods, the category Other Amphipods was more abundant in the stomachs from the 1990s analysed in the 1990s, whereas those examined in 2019 contained more *Themisto* sp. taxa. However, for the entire dataset, all identifiable Amphipod taxa were present as traces only, except *Themisto* taxa. Therefore, a major part of Other Amphipods in stomachs analysed in the 1990s were likely *Themisto* sp. and the trends for Amphipods very similar for stomachs from the 1990s regardless of when the stomachs were analyzed. For Shrimp prey, stomachs from the 1990s examined in 2019 did show more *P. multidentata* and less *P. borealis* than stomachs analysed in the 1990s. This switch in shrimp species likely represents interannual differences in diet, as most stomachs examined in the 1990s were collected in 1997 or before, and all stomachs from the 1990s analysed in 2019 were collected in 1997 and after. Both subsets of stomachs from the 1990s were considered comparable and combined for further analysis, and the category Unidentified Material was removed from the data for both the 1990s and 2010s, because differences in the importance of this group appeared to be caused by methodological differences (**Supplementary Figure 1.1**). This adjustment slightly reduced sample size by 111 for the 1990s and 35 for the 2010s (mainly for small individuals < 20 cm;  $n = 64$  and  $n = 20$ , for both periods respectively) (**Supplementary Table 1.2**).

**Supplementary Table 1.2** Number of redfish non-empty stomachs caught in the GSL, by period, size class and subarea, after the removal the category Unidentified Material.

	Stomachs containing prey (without Unidentified Material)												
	Total GSL				NWG			LC			NEG		
	All size classes	< 20	20—30	≥ 30	< 20	20—30	≥ 30	< 20	20—30	≥ 30	< 20	20—30	≥ 30
1993	246	50	41	155	9	4	10	22	21	60	19	16	85
1994	164	53	15	96	23	3	11	29	11	49	1	1	36
1995	102	20	9	73	10	4	3	8	4	38	2	1	32
1996	215	71	30	114	15	4	1	51	25	83	5	1	30
1997	69	26	8	35	10	2	1	13	5	21	3	1	13
1998	183	66	22	95	3	0	1	36	18	78	27	4	16
1999	276	108	27	141	10	2	1	35	21	96	63	4	44
<b>1993—1999</b>	<b>1255</b>	<b>394</b>	<b>152</b>	<b>709</b>	<b>80</b>	<b>19</b>	<b>28</b>	<b>194</b>	<b>105</b>	<b>425</b>	<b>120</b>	<b>28</b>	<b>256</b>
2015	657	387	60	210	102	12	7	123	18	136	162	30	67
2016	340	217	57	66	54	11	7	79	19	43	84	27	16
2017	342	169	97	76	40	32	7	71	41	50	58	24	19
2018	508	214	190	104	45	48	1	78	75	73	91	67	30
2019	442	153	219	70	71	28	6	40	93	41	42	98	23
<b>2015—2019</b>	<b>2289</b>	<b>1140</b>	<b>623</b>	<b>526</b>	<b>312</b>	<b>131</b>	<b>28</b>	<b>391</b>	<b>246</b>	<b>343</b>	<b>437</b>	<b>246</b>	<b>155</b>
<b>TOTAL</b>	<b>3544</b>	<b>1534</b>	<b>775</b>	<b>1235</b>	<b>392</b>	<b>150</b>	<b>56</b>	<b>585</b>	<b>351</b>	<b>768</b>	<b>557</b>	<b>274</b>	<b>411</b>

### 1.7.3 Effect of redfish size on diet composition

For both periods, zooplankton dominated the diet of the smallest redfish. With increasing predator size, their importance decreased while the proportion of shrimp and fish increased, according to all three diet measures (**Figure 1.3**). This same major shift in the diet of redfish is observed around 25 cm for the 1990s and 30 cm for the 2010s. Although the contribution of zooplankton in terms of %FI decreased drastically for large specimens, occurrences remained high, especially for amphipods in the 1990s and for copepods in the 2010s. For both periods, pink glass shrimp and northern shrimp were found in high proportion and occurrence in large redfish, although the contributions in %FI and %O of pink glass shrimp were greater than that of northern shrimp. For both periods, the specific contribution of northern shrimp was greatest for 30–35 cm redfish (%FI = 32.66 in the 1990s and 26.79 in the 2010s, **Figure 1.3**). Although the two periods were characterised by the same overall diet trends in relation to redfish size, differences in the importance of specific prey were observed. Diet composition based on %FI of the fifteen prey groups was influenced by the interaction between periods and size classes (PERMANOVA,  $p = 0.001$ , **Table 1.3**).

Amphipod groups, principally of *Themisto*, dominated the diet of small (< 20 cm) redfish in the 1990s, while euphausiid and copepod groups dominated during the recent period (**Figure 1.3**). SIMPER analysis revealed that for small redfish, differences between the two periods were explained at 47 % by the relative abundance in the diet of *Themisto* sp. and Other Amphipods (more abundant in the 1990s), as well as Other Copepods and *Calanus* sp. (more abundant in the 2010s), whereas Other Invertebrates and Mysids, more abundant in the 1990s, contributed another 30 % (**Table 1.3**).

*Themisto* sp. still dominated the diet of medium (20–30 cm) redfish in the 1990s while the three Copepod categories were predominant during the 2010s with *C. hyperboreus* as the species identified most frequently, though it was nearly absent in the 1990s (**Figure 1.3**). According to SIMPER analysis, Other Amphipods, *Themisto* sp., Other Copepods and *C. hyperboreus* accounted for 36 % of the differences between medium redfish from the two



periods, whereas Other Invertebrates, Mysids and Other Shrimp, slightly more abundant in the 2010s, contributed another 31 % (**Table 1.3**). In the 1990s, there was a peak in the proportion of *P. multidentata* in the diet (41.51 %) for 25–30 cm redfish (**Figure 1.3**) and this prey contributed 7 % to the difference in the diet of the two periods for medium size redfish (**Table 1.3**).

Although the Shrimp groups were important in both periods in the diet of large ( $\geq 30$  cm) redfish (%FI = 61.71 in the 1990s and 50.48 in the 2010s), the relative proportion of the three categories changed between periods (**Figure 1.3**) and contributed 45 % to the differences in diets (**Table 1.3**). In terms of %FI, the diet of the largest redfish ( $\geq 40$  cm) in the 2010s was almost exclusively based on shrimp and fish groups (%FI = 89.69) (**Figure 1.3**). Capelin was the most important fish prey consumed in large redfish in the 1990s, while a shift to cannibalism was observed for the same size class in the 2010s (**Figure 1.3**), but these changes did not contribute strongly to the differences between periods shown in **Table 1.3**. Amphipods remained important in the diet of large redfish during the 1990s, while their contribution was negligible during the 2010s (**Figure 1.3**), explaining 17 % (Other Amphipods and *Themisto* sp.) of the differences between periods.

#### **1.7.4 Spatial variability in diet composition and feeding strategy**

Diet composition was also influenced by the interaction among size classes (< 20, 20–30,  $\geq 30$  cm) over periods (1990s and 2010s) and subareas (NWG, LC, NEG) (PERMANOVA,  $p = 0.003$ ). Pairwise comparisons indicated redfish diets differences, except for redfish  $\geq 30$  cm in the NWG (**Table 1.4**). The absence of difference for  $\geq 30$  cm redfish in the NWG should be interpreted with caution given the low numbers of large individuals in this subarea during both periods. Amundsen diagrams were used to depict the feeding strategy of redfish during both periods (**Figures 1.4, 1.5**). Overall, only the prey groups of Other Amphipods, Mysids, and *P. borealis* appeared as dominant, and then only in the 1990s (**Figure 1.4**).

**Table 1.2** Diet composition of GSL redfish expressed in partial stomach fullness index (PFI), percentage fullness index (%FI) and percentage of occurrence (%O) according to period.

Preys		PFI		%FI		%O		
		Periods	1993–1999	2015–2019	1993–1999	2015–2019	1993–1999	2015–2019
		<i>n</i> TFI	1366 0.422	2324 0.095				
<b>FISH</b>			<b>0.033</b>	<b>0.002</b>	<b>7.804</b>	<b>2.322</b>	<b>6.257</b>	<b>0.548</b>
	Fish eggs		T	T	T	0.002	0.005	0.001
	Digested Fish		0.025	T	5.980	0.233	5.399	0.327
<b>Anguilliformes</b>	<i>Nemichthys scolopaceus</i>		-	T	-	0.005	-	0.000
<b>Aulopiformes</b>	<i>Arctozenus risso</i>		T	T	0.022	0.043	0.021	0.004
	<i>Paralepis</i> sp.		T	-	0.008	-	0.009	-
<b>Clupeiformes</b>	<i>Clupea harengus</i>		-	T	-	T	-	0.002
<b>Gadiformes</b>	<i>Nezumia bairdii</i>		T	T	0.020	0.001	0.056	0.000
	<i>Gadus</i> sp.		-	T	-	0.001	-	0.001
<b>Gasterosteiformes</b>	<i>Gasterosteus aculeatus</i>		T	-	0.007	-	0.010	-
<b>Myctophiformes</b>	<i>Notoscopelus kroyeri</i>		-	T	-	0.003	-	0.000
	Myctophidae		-	T	-	0.004	-	0.000
<b>Osmeriformes</b>	<i>Mallotus villosus</i> *		0.007	0.002	1.709	1.871	0.513	0.195
<b>Perciformes</b>	<i>Lumpenus fabricii</i>		-	T	-	0.001	-	0.002
	<i>Melanostigma atlanticum</i>		T	T	0.047	0.008	0.290	0.010
	Zoarcidae		T	-	0.001	-	0.016	-
<b>Pleuronectiformes</b>	Digested Pleuronectiformes		-	T	-	0.001	-	0.001
<b>Scorpaeniformes</b>	<i>Sebastes</i> sp.*		T	T	0.010	0.149	0.010	0.012
<b>SHRIMP</b>			<b>0.152</b>	<b>0.018</b>	<b>35.969</b>	<b>19.069</b>	<b>30.136</b>	<b>2.282</b>
	Digested Shrimp		0.008	0.001	1.992	0.727	5.199	0.751
<b>Crangonidae</b>	<i>Sabinea septemcarinata</i>		-	T	-	0.031	-	0.006
	<i>Pontophilus norvegicus</i>		T	-	T	-	0.005	-
<b>Hippolytidae</b>	<i>Eualus fabricii</i>		-	T	-	0.001	-	0.000
	<i>Eualus gaimardii</i>		-	T	-	0.009	-	0.002
	<i>Eualus macilentus</i>		T	T	0.006	0.002	0.032	0.000
	<i>Spirontocaris spinus</i>		-	T	-	0.001	-	0.000
	Digested Hippolytidae		-	T	-	0.003	-	0.001
<b>Pandalidae</b>	<i>Pandalus borealis</i> *		0.058	0.001	13.772	1.163	5.198	0.063
	<i>Pandalus montagui</i>		0.003	T	0.610	0.095	0.177	0.007
	<i>Pandalus</i> sp.		0.002	0.001	0.447	0.691	0.553	0.109
<b>Pasiphaeidae</b>	<i>Pasiphaea multidentata</i> *		0.079	0.016	18.694	16.346	19.601	1.395
	<i>Pasiphaea</i> sp.		0.002	T	0.448	T	0.493	0.001
<b>AMPHIPOD</b>			<b>0.100</b>	<b>0.011</b>	<b>23.679</b>	<b>11.971</b>	<b>46.132</b>	<b>19.667</b>
	Digested Amphipod		0.041	T	9.725	0.009	7.981	0.027
<b>Ampeliscidae</b>	<i>Byblis</i> sp.		-	T	-	0.001	-	0.001
<b>Eusiridae</b>	<i>Rhachotropis aculeata</i>		-	T	-	T	-	0.000
<b>Gammaridea</b>	Digested Gammaridea		T	T	T	0.015	0.010	0.313
<b>Hyperidae</b>	<i>Hyperia galba</i>		-	T	-	0.151	-	0.185
	<i>Hyperia</i> sp.		-	T	-	0.006	-	0.003
	<i>Hyperoche medusarum</i>		T	-	T	-	0.007	-
	<i>Themisto abyssorum</i> *		0.010	T	2.344	0.235	7.066	2.359
	<i>Themisto compressa</i> *		0.008	0.002	1.836	2.498	3.928	3.437
	<i>Themisto libellula</i> *		0.007	0.003	1.549	3.317	2.669	2.133

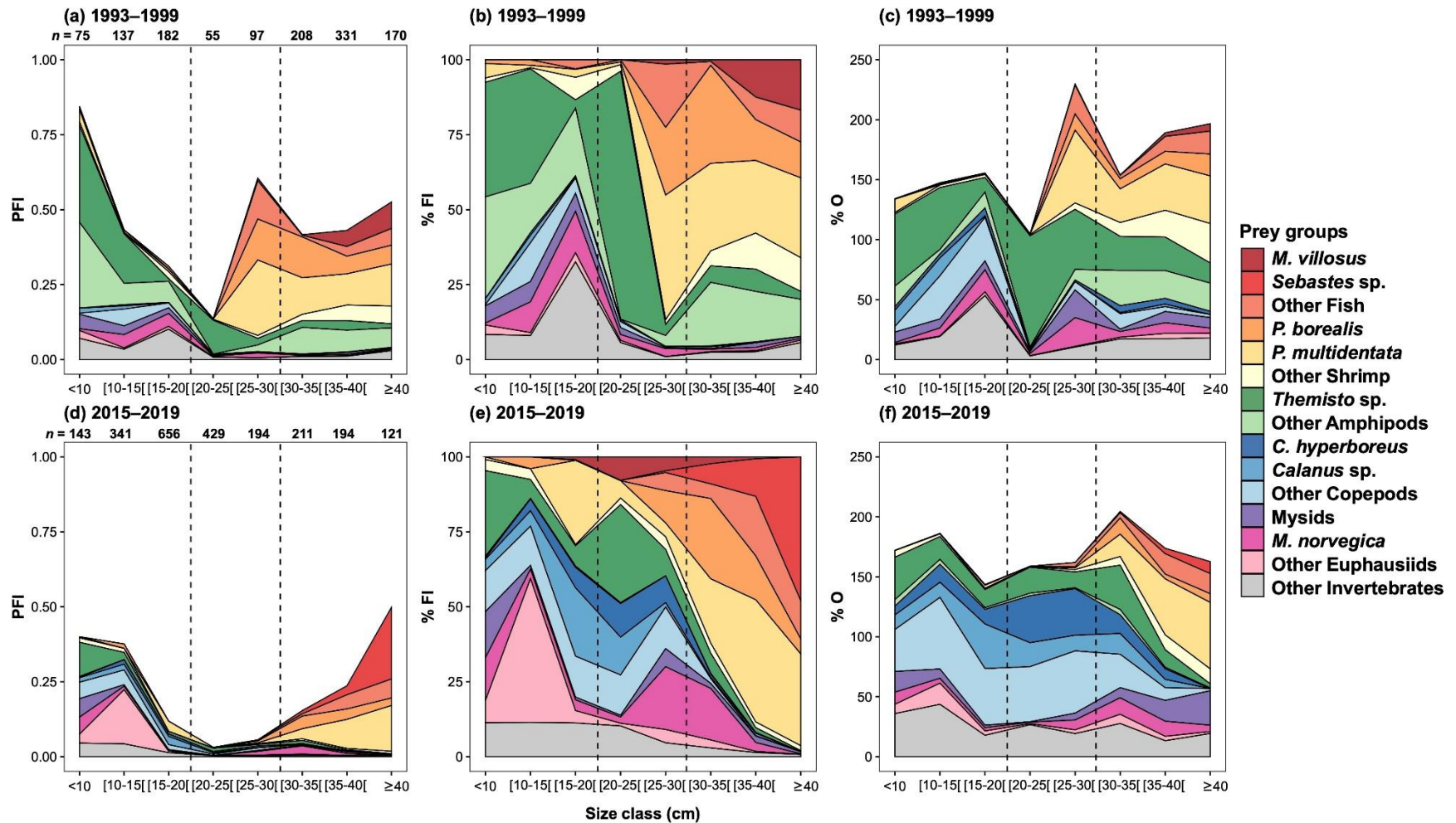
Table 1.2 Continued.

Preys		PFI		%FI		%O		
		Periods	1993–1999	2015–2019	1993–1999	2015–2019	1993–1999	2015–2019
		<i>n</i>	1366	2324				
	TFI	0.422	0.095					
	<i>Themisto</i> sp.*		0.025	0.005	5.843	5.514	26.944	12.880
	Digested Hyperiidæ		0.010	T	2.377	0.173	4.560	1.106
<b>Lysianassidæ</b>	<i>Hippomedon</i> sp.		-	T	-	T	-	0.003
	Digested Lysianassidæ		-	T	-	0.011	-	0.060
<b>Maeridæ</b>	<i>Maera loveni</i>		-	T	-	0.001	-	0.001
<b>Melitidæ</b>	<i>Melita</i> sp.		-	T	-	T	-	0.000
<b>Oedicerotidæ</b>	<i>Monoculodes</i> sp.		-	T	-	T	-	0.001
<b>Phoxocephalidæ</b>	<i>Harpinia</i> sp.		-	T	-	T	-	0.003
<b>Scinidæ</b>	<i>Scina borealis</i>		T	T	T	0.037	0.014	0.236
<b>Unciolidæ</b>	<i>Neohela monstrosa</i>		T	T	0.006	T	0.010	0.000
<b>Uristidæ</b>	<i>Tmetonyx cicada</i>		-	T	-	0.001	-	0.009
<b>COPEPOD</b>			<b>0.010</b>	<b>0.034</b>	<b>2.465</b>	<b>35.286</b>	<b>15.761</b>	<b>74.787</b>
	Digested Copepod		0.007	0.002	1.751	2.296	11.245	12.210
<b>Actideidæ</b>	<i>Bradyidius similis</i>		T	T	T	0.007	0.018	0.089
	<i>Chiridius gracilis</i>		-	T	-	0.002	-	0.170
	Digested Actideidæ		-	T	-	0.168	-	1.881
<b>Calanoida</b>	Digested Calanoida		T	0.009	0.085	9.889	0.137	25.567
<b>Calanidæ</b>	<i>Calanus finmarchicus</i>		T	T	0.004	0.002	0.188	0.156
	<i>Calanus glacialis</i>		-	T	-	T	-	T
	<i>Calanus hyperboreus</i> *		0.001	0.006	0.250	6.511	3.260	25.476
	<i>Calanus</i> sp.*		0.001	0.015	0.325	15.640	2.143	26.367
<b>Euchaetidæ</b>	<i>Paraeuchaeta norvegica</i>		T	T	0.025	0.449	0.559	9.485
	<i>Euchaeta</i> sp.		T	-	T	-	0.035	-
<b>Metridinidæ</b>	<i>Metridia longa</i>		T	T	0.001	0.002	0.138	0.065
	<i>Metridia lucens</i>		T	T	0.004	0.001	0.058	0.013
	<i>Metridia</i> sp.		T	T	0.019	0.318	0.490	2.413
<b>Scolecithricidæ</b>	<i>Scolecithricella</i> sp.		-	T	-	T	-	0.107
<b>MYSID</b>			<b>0.007</b>	<b>0.001</b>	<b>1.774</b>	<b>1.410</b>	<b>6.882</b>	<b>1.784</b>
	Digested Mysid		-	T	-	0.001	-	0.013
<b>Mysidæ</b>	<i>Boreomysis arctica</i>		0.001	T	0.156	0.289	0.375	0.118
	<i>Boreomysis tridens</i>		T	T	0.039	0.014	0.127	0.022
	<i>Boreomysis</i> sp.		0.005	0.001	1.091	1.025	5.666	1.428
	<i>Erythroops erythroptalma</i>		-	T	-	0.024	-	0.026
	<i>Erythroops</i> sp.		-	T	-	0.001	-	0.005
	<i>Mysis mixta</i>		T	-	0.007	-	0.029	-
	<i>Mysis</i> sp.		-	T	-	0.036	-	0.057
	<i>Pseudomma roseum</i>		-	T	-	0.002	-	0.001
	<i>Pseudomma</i> sp.		T	T	0.015	0.012	0.019	0.079
	<i>Stilomysis</i> sp.		-	T	-	0.001	-	0.002
	Digested Mysidæ		0.002	T	0.466	0.005	1.139	0.045
<b>EUPHAUSIID</b>			<b>0.016</b>	<b>0.016</b>	<b>3.825</b>	<b>17.233</b>	<b>9.573</b>	<b>5.038</b>
	Digested Euphausiid		T	T	0.001	0.010	0.113	0.192
<b>Euphausiidæ</b>	<i>Meganyctiphanes norvegica</i> *		0.013	0.004	3.161	3.710	8.741	2.241
	<i>Thysanoessa inermis</i>		T	T	T	0.001	0.014	0.000
	<i>Thysanoessa raschii</i>		T	T	0.001	0.083	0.120	0.105
	<i>Thysanoessa</i> sp.		-	0.005	-	5.531	-	0.917
	Digested Euphausiidæ		0.003	0.008	0.661	7.897	1.054	2.126

Table 1.2 Continued.

Preys	PFI		%FI		%O		
	Periods	1993–1999	2015–2019	1993–1999	2015–2019	1993–1999	2015–2019
	<i>n</i>	1366	2324				
	TFI	0.422	0.095				
<b>OTHER INVERTEBRATES</b>		<b>0.023</b>	<b>0.010</b>	<b>5.496</b>	<b>10.781</b>	<b>16.269</b>	<b>23.472</b>
	Invertebrate egg	T	-	T	-	0.023	-
	Digested invertebrate	0.001	T	0.175	0.015	1.659	0.063
<b>Anomalodesmata</b>	<i>Cuspidaria</i> sp.	T	-	0.001	-	0.010	-
<b>Cephalopoda</b>	<i>Rossia</i> sp.	-	T	-	0.001	-	0.001
<b>Cumacea</b>	Digested Cumacea	-	T	-	0.039	-	0.922
<b>Crustacea</b>	Digested Crustacea	0.022	0.010	5.268	10.679	14.532	22.639
<b>Decapoda</b>	<i>Chionoecetes opilio</i>	-	T	-	T	-	0.001
	<i>Hyas</i> sp.	-	T	-	T	-	0.002
	Digested Brachyura	-	T	-	0.003	-	0.025
<b>Gastropoda</b>	<i>Limacina</i> sp.	-	T	-	T	-	0.004
	Digested Gastropoda	-	T	-	T	-	0.001
<b>Isopoda</b>	<i>Syscenus infelix</i>	-	T	-	T	-	0.000
	Digested Isopoda	T	-	T	-	0.005	-
<b>Malacostraca</b>	Digested Malacostraca	T	-	0.052	-	0.073	-
<b>Mollusca</b>	Digested Mollusca	-	T	-	0.001	-	0.044
<b>Ostracoda</b>	Digested Ostracoda	-	T	-	0.022	-	0.254
<b>Polychaeta</b>	<i>Aphrodita hastata</i>	-	T	-	0.019	-	0.002
	Digested Polychaeta	-	T	-	T	-	0.007
<b>DIGESTED / UNIDENTIFIED</b>		<b>0.080</b>	<b>0.002</b>	<b>18.988</b>	<b>1.929</b>	<b>18.379</b>	<b>11.168</b>
	Egg	T	T	T	0.003	0.005	0.031
	Item	0.080	0.002	18.988	1.926	18.379	11.137

T=Trace. The contribution of the eight broad taxonomic categories is in bold. \*= Main prey taxa



**Figure 1.3** Contribution of the fifteen prey categories to GSL redfish diet, expressed as partial fullness index (PFI), percentage of fullness index (%FI) and percentage of occurrence (%O) during (A–C) 1993–1999 and (D–F) 2015–2019 as a function of 5 cm size class. The dashed lines indicate < 20, 20–30 and ≥ 30 cm used to separate small, medium and large individuals. Sample size for each 5 cm size class is indicated on panels (A, D).

**Table 1.3** PERMANOVA, pairwise comparisons and SIMPER results testing the dissimilarities in redfish diet composition based on percentage fullness index (%FI) of the fifteen prey categories between periods and for three size classes.

Source	DF	Pseudo-F	P -value
Period x Size	2	7.755	<b>0.001</b>
Residuals	1416		
Levels	P -value	Contribution (%) to dissimilarity	
<b>&lt; 20 cm</b>			
1990s:2010s	<b>0.001</b>	Other Invertebrates (17); <i>Themisto</i> sp. (15); Other Copepods (13); Mysids (13); <i>Calanus</i> sp. (11); Other Amphipods (8)	
<b>20–30 cm</b>			
1990s:2010s	<b>0.001</b>	Other Invertebrates (13); Other Amphipods (11); Mysids (10); Other Copepods (10); <i>Themisto</i> sp. (8); Other Shrimp (8); <i>C. hyperboreus</i> (7); <i>P. multidentata</i> (7)	
<b>≥ 30 cm</b>			
1990s:2010s	<b>0.001</b>	<i>P. multidentata</i> (22); <i>P. borealis</i> (12); Other Shrimp (11); Other Fish (10); Other Amphipods (9); <i>Themisto</i> sp. (8)	

Bold indicates significant values adjusted ( $P < 0.05$ ). DF, degrees of freedom.

The diets of small (< 20 cm) redfish during the 1990s were characterised by Mysids (i.e., *Boreomysis* sp., **Table 1.2**) as the dominant prey in NWG and by very important prey groups in the three subareas: Other Invertebrates (NWG), and Other Copepods and *Themisto* sp. (LC and NEG) (**Figure 1.4**). In the 2010s, the diets of small redfish were characterised by very important prey categories: Other Invertebrates in NWG, *Calanus* sp. in LC and NEG, and Other Copepods being important prey in the same two subareas. Other Euphausiids and *Calanus* sp. were noteworthy in NWG (**Figure 1.5**). Mysids (25 % in NWG), Other Invertebrates (12–25 % in the three subareas), *Themisto* sp. (23 % in NEG) and Other Copepod (6–17 % in the three subareas) explained the most of the dissimilarities observed in pairwise comparisons over periods and spatial subareas (**Table 1.4**).

In medium (20–30 cm) redfish diet and during the 1990s, only northern shrimp was the dominant prey type in NEG while Mysids, *P. multidentata* and Other Amphipods were very important in NWG, LC and NEG, respectively, and *Themisto* sp. was important in LC (**Figure 1.4**). In the 2010s, Other Copepods, Other Invertebrates (e.g., digested crustaceans, **Table 1.2**) and *Themisto* sp. were very important groups in NWG, LC and NEG, respectively. *C. hyperboreus* was important in all three subareas and Other Copepods were important in

LC and NEG, whereas Other Invertebrates were important in NEG (**Figure 1.5**). Mysids explained 29 % of the dissimilarity in NWG while Other Invertebrates and Other Amphipods respectively explained 14 and 24 % in LC and NEG subareas, observed in pairwise comparisons (**Table 1.4**).

In the large ( $\geq 30$  cm) redfish diet in the 1990s, Other Amphipods dominated the diet in NWG and NEG, and *P. multidentata* was a very important prey in LC, whereas *Themisto* sp. was important in LC as well as Other Shrimp and *P. borealis* were noteworthy in LC and NEG, respectively (**Figure 1.4**). In the 2010s, a single very important prey, *P. multidentata*, was observed in LC. Mysids and *M. norvegica* were important prey categories in NWG and NEG, respectively, and *P. borealis* was a noteworthy prey in NWG and NEG (**Figure 1.5**). Fish prey were noteworthy in large redfish diet for both time periods (**Figure 1.3**); these were important despite their low occurrence because they often consisted of large meals (high fullness index) (**Figures 1.4, 1.5**). The two shrimp species explained together 25 % of the dissimilarity observed in NEG and *P. multidentata* explained 26 % of the differences between periods in LC (**Table 1.4**).

## 1.8 DISCUSSION

### 1.8.1 Stomach content analysis and the measure of diet composition over long time periods

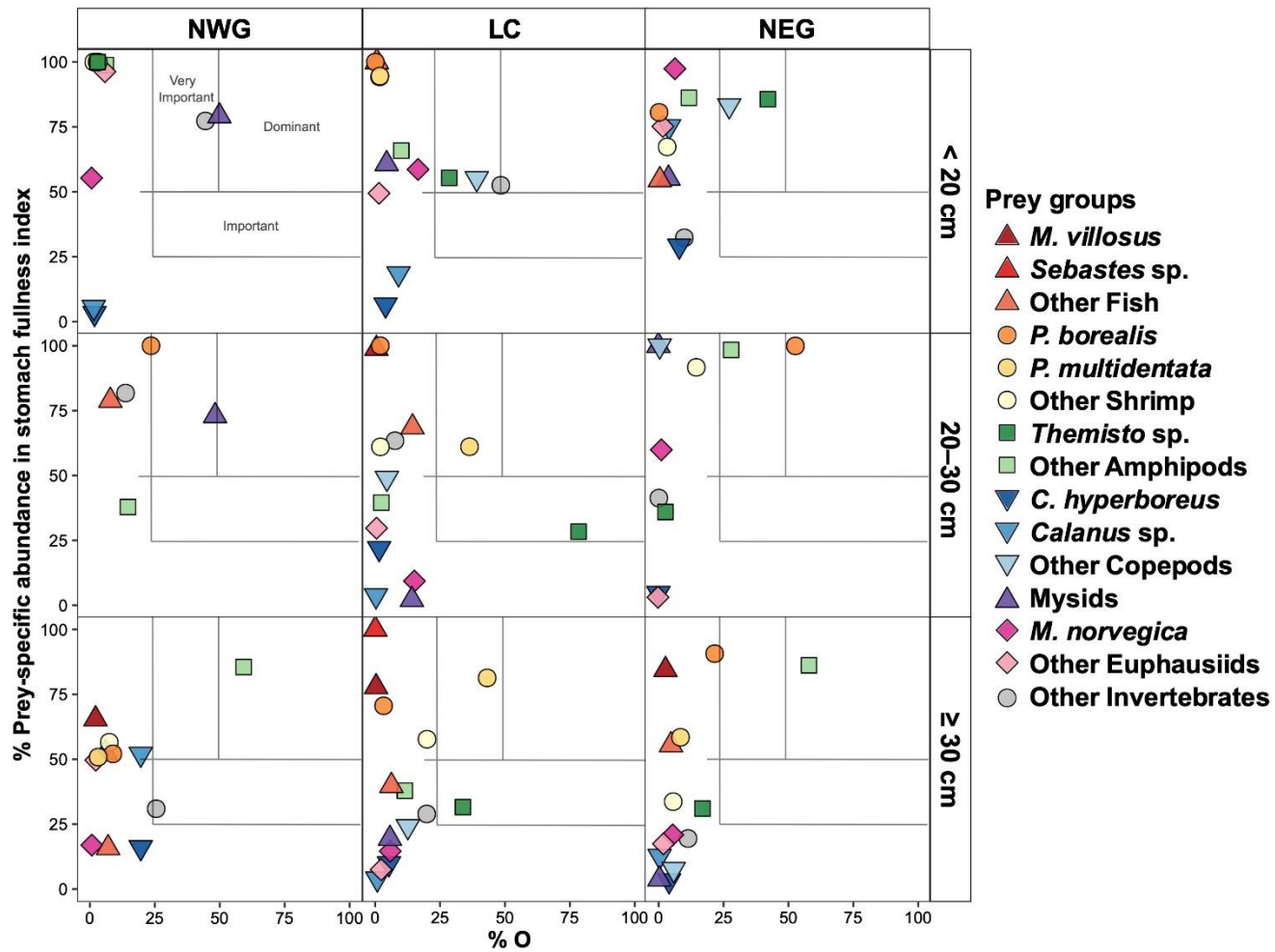
The potential variability in stomach content data means that large sample sizes may be required to obtain a representative portrait of diet composition for a given category of fish, area or time period. This is particularly true for predators that often have regurgitated stomachs when sampled, as is seen with Greenland halibut and redfish. In a literature review, [Baker et al. \(2014\)](#) concluded that samples comprising  $\geq 100$  individuals generally provide a reliable depiction of diet composition. The validity of sample sizes can be assessed using prey accumulation curves. In cases when the asymptote is not reached (**Supplementary Figure 1.3**), the reliable depiction of diet composition can be further assessed by evaluating the convergence of diet indicators based on mass or volume (e.g., %FI) and %O.

**Table 1.4** PERMANOVA, pairwise comparisons and SIMPER results testing the dissimilarities in redfish diet composition based on percentage fullness index (%FI) of the fifteen prey categories among size classes over periods and subareas.

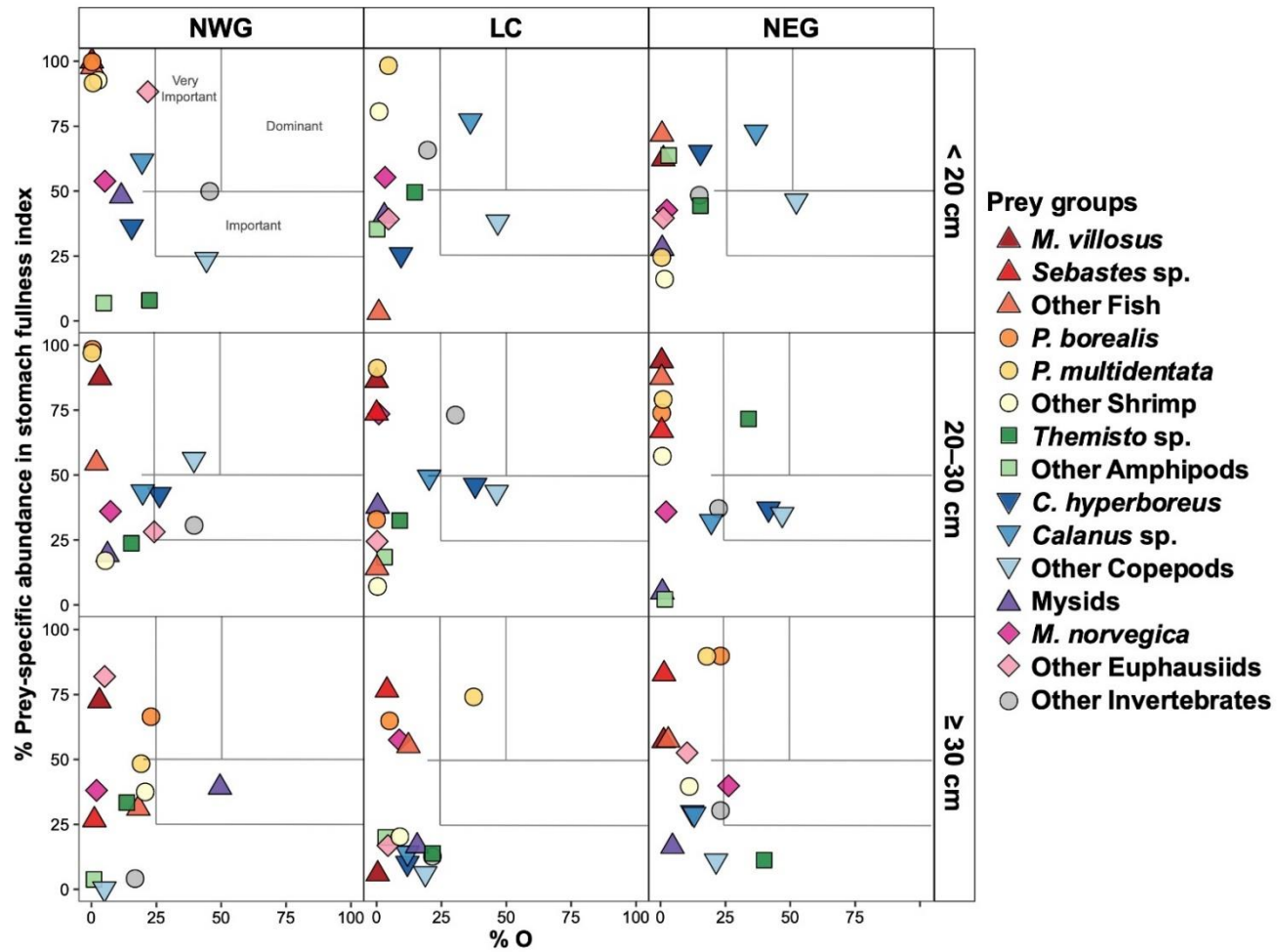
Sources	DF	Pseudo-F	P-value
Periods x Size x Subareas	4	1.681	<b>0.003</b>
Residuals	1404		
Levels	P-value	Contribution (%) to dissimilarity	
<b>&lt; 20 cm</b>			
<b>1990s:2010s</b>	<b>NWG</b>	<b>0.001</b>	Mysids (25); Other Invertebrates (25); Other Euphausiids (13); Other Amphipods (6); Other Copepods (6)
	<b>LC</b>	<b>0.001</b>	Other Invertebrates (16); Other Copepods (15); <i>Themisto</i> sp. (14); <i>Calanus</i> sp. (13); Mysid (12); Other Amphipods (10)
	<b>NEG</b>	<b>0.001</b>	<i>Themisto</i> sp. (23); Other Copepods (17); <i>Calanus</i> sp. (13); Other Invertebrates (12); Other Amphipods (9)
<b>20–30 cm</b>			
<b>1990s:2010s</b>	<b>NWG</b>	<b>0.001</b>	Mysids (29); Other Invertebrates (15); <i>P. borealis</i> (12); Other Fish (8); Other Amphipods (7)
	<b>LC</b>	<b>0.001</b>	Other Invertebrates (14); Other Copepods (11); <i>C. hyperboreus</i> (10); <i>P. multidentata</i> (10); Other Shrimp (9); Mysids (8); <i>Calanus</i> sp. (8); Other Amphipods (7)
	<b>NEG</b>	<b>0.001</b>	Other Amphipods (24); <i>Themisto</i> sp. (15); Other Copepods (11); Other Invertebrates (10); Other Shrimp (8); <i>Calanus</i> sp. (7)
<b>&gt; 30 cm</b>			
<b>1990s:2010s</b>	<b>NWG</b>	0.442	
	<b>LC</b>	<b>0.001</b>	<i>P. multidentata</i> (26); Other Shrimp (13); Other Fish (11); Other Invertebrates (8); <i>Themisto</i> sp. (7); <i>P. borealis</i> (7)
	<b>NEG</b>	<b>0.001</b>	<i>P. borealis</i> (19); <i>P. multidentata</i> (16); Other Amphipods (15); <i>Themisto</i> sp. (11); Other Shrimp (8); Other Fish (7)

**Bold indicates significant values adjusted ( $P < 0.05$ ). DF, degrees of freedom.**





**Figure 1.4** Feeding strategy of GSL redfish in the 1990s for three subareas and three major size classes. Prey-specific abundance in stomach fullness index (%FIspe\_i) is plotted against percentage of occurrence (%O).



**Figure 1.5** Feeding strategy of GSL redfish in the 2010s for three subareas and three major size classes. Prey-specific abundance in stomach fullness index (%FIspe<sub>i</sub>) is plotted against percentage of occurrence (%O).

In the present study, we considered a total number of 6,958 stomachs, of which 3,690 contained prey taxa. Within a given period, each 5 cm size class comprised between 55 and 656 individual redfish stomachs. Even though there were only 55 stomachs available for 20–24.9 cm redfish in the 1990s, the progressive diminution of small prey items with increasing fish length is clearly visible using all three measures (PFIs, %FI, and %O) and the relative abundance of Amphipods and Copepods was coherent with other size classes of the 1990s, and different from their relative abundances in the 2010s (**Figure 1.3**). In some instances, smaller sample sizes were considered when splitting samples into subareas (e.g., NWG in the 1990s, **Table 1.1**), but for the large majority of subgroups (combination of size classes, period and geographic subarea) well above 100 stomachs with food were available, making us confident that our sample sizes and choice of diet indicators allowed for a representative description of the redfish diet and robust comparisons of redfish diet composition between periods and among subareas within the GSL.

### **1.8.2 Size-related changes in diet composition of redfish**

For both periods considered in the present study, analysis of redfish diet composition revealed similar patterns of dietary shifts with size. Overall, zooplankton dominated the diet of small redfish (< 20 cm), but generally showed decreasing importance with increasing predator size as it was replaced by shrimp and fish. Size-related shifts in diet composition are commonly observed in fishes (e.g., [Hovde et al., 2002](#); [Buckley & Whitehouse, 2017](#); [Sánchez-Hernandez et al., 2019](#)), given that body size often increases by more than one order of magnitude from the early juvenile to the late adult stages. Shifts in prey are generally linked to the combination of predator size, mouth opening and swimming ability, as well as changes in vertical distribution and habitat use ([Cook & Bundy, 2010](#); [Sánchez-Hernandez et al., 2019](#)).

Redfish occupy various depth strata during ontogeny. Larvae develop in surface waters then migrate to deeper waters as they develop ([Templeman et al., 1959](#); [Senay et al., 2021](#)). Juveniles and adult redfish are benthopelagic, distributed near the sea floor at depths ranging

between 40 and 500 m in the GSL, older fish occupying generally deeper waters than younger fish, then migrating vertically to feed on pelagic preys (e.g., [Steele, 1957](#); [Lambert, 1960](#); [Planque et al., 2013](#); [Senay et al., 2021](#); [Froese & Pauly, 2022](#)).

Our study provides a robust confirmation of trends observed in a preliminary analysis based on raw data, showing a dietary shift from zooplankton to shrimp and fish ([Senay et al., 2021](#)). Such a transition was also reported in both Barents ([Dolgov & Drevetnyak, 2011](#)) and Irminger ([González et al., 2000](#)) seas, as well as on the Flemish Cap ([Albikovskaya & Gerasimova, 1993](#)). Moreover, the main groundfish species co-occurring with redfish in the GSL, namely the Greenland halibut, Atlantic cod and white hake (*Urophycis tenuis* Mitchell 1814), are also characterised by a dietary shift from zooplankton to shrimp at sizes ranging between 20–25 cm, and then to piscivory at larger sizes ([Ouellette-Plante et al., 2020](#)).

### **1.8.3 Redfish: Selective predator or indicator of ecosystem change?**

Our capacity to detect whether the diet of a given species is either selective or reflects changes in the relative abundance of potential prey taxa requires sampling across the distribution of a given species that may vary between periods in relation to prey availability ([Fahrig et al., 1993](#); [Dwyer et al., 2010](#); [Buckley & Whitehouse, 2017](#)) and abiotic conditions, such as temperature ([Cook & Bundy, 2010](#)).

Since the early 2010s, changes have been noticed in the GSL environment and ecosystem. Deep waters have warmed from the inflow of oceanic water through Cabot Strait, contributing to a worsening of acidification and hypoxia of this deeper water layer ([Mucci et al., 2011](#); [Galbraith et al., 2019](#); [Blais et al., 2021](#)). This continuing warming of the deeper water layers will impact on species distribution and composition, such as the decline of dominant cold-water species like northern shrimp, snow crab, and Greenland halibut, and the increase of warm-water species like redfish and cod ([Bourdages et al., 2017](#); [Brassard et al., 2017](#); [Galbraith et al., 2019](#)). In the present study, the geographic coverage of the redfish stomach collection on trawl research surveys was relatively extensive and similar between both periods, allowing us to detect temporal changes among the three spatial subareas of the

GSL. Moreover, weighting of diet composition to account for spatial variability in redfish abundance allowed us to document dietary changes between the two periods characterised by different regimes, considering redfish local abundance.

In addition to considering variability in redfish spatial distribution, a robust assessment of feeding strategies would be facilitated by information on prey availability over the full time series considered. DFO's Atlantic Zone Monitoring Program (AZMP) provides abundance indices for mesozooplankton taxa such as copepods, and some information on macrozooplankton taxa, such as amphipods, euphausiids and mysids, but the program only started its large-scale monitoring activities in 2000 (Blais et al., 2021), i.e., after the first period considered in the present study. For shrimp, abundance of the commercially exploited northern shrimp has been assessed over the full time series. Data on pink glass shrimp are only partial, obtained by sampling from the annual bottom trawl survey. Compared with northern shrimp, pink glass shrimp is mostly pelagic and catch quantities are orders of magnitude lower (kilotons vs. kg; Bourdages et al., 2020b) on the trawl survey, representing an unknown fraction of the available biomass in the water column. The frequent presence of pink glass shrimp in redfish stomachs suggests it could be present at a similar scale of biomass as northern shrimp. In the 2015–2017 groundfish stomach contents summary by Ouellette-Plante et al. (2020), among deepwater predators, pink glass shrimp is ranked first in contributed prey for redfish, black dogfish (*Centroscyllium fabricii*), longfin hake (*Phycis chesteri*) and is significant in Greenland halibut, thus suggesting that it is widely available and abundant in the deep channels of the GSL. Regarding fish prey, small redfish has been monitored over the whole time series, while capelin is not assessed in the same manner in the GSL because the trawl research surveys has limited catchability for pelagic species, akin to the situation with pink glass shrimp noted above (Bourdages et al., 2020b). Even though several key prey species are mostly pelagic and abundance indices are not currently generated from the annual bottom trawl survey, complementary information based on specific research initiatives can be used to make robust inferences on redfish feeding strategies within the three main size classes considered.

***Small-sized redfish: Zooplankton consumption based on the relative abundance of key taxa*** – Marked variability in diet composition was observed in small (< 20 cm) redfish diet, reflected by the dominance of different zooplankton prey taxa between periods and among subareas of the GSL. These differences were primarily driven by a dominance of amphipods (*Themisto* sp.) in the 1990s, in particular in the diet of North-East Gulf redfish, while in the 2010s, copepods (*Calanus* sp., especially large *C. hyperboreus*) and euphausiids (mostly *M. norvegica*) respectively dominated diet composition in the Laurentian Channel and the North-West Gulf. Information available on spatiotemporal variations of zooplankton taxa within the GSL suggests that small redfish diet composition was proportional to the relative abundance of main zooplankton taxa in time and space. For example, as Mysids were mostly composed of *Boreomysis arctica* and *Boreomysis* sp., their importance in the diet of NWG redfish was not surprising as their distribution is mostly in NWG, spilling over into the southwest part of LC (Chabot et al., 2007). This pattern may be similar to that with Atlantic cod, with their diet reflecting available prey (and thus a good sampler of the ecosystem, Link, 2004), possibly in contrast to Greenland halibut, which exhibit prey preferences and may thus not select alternate prey when preferred ones are less available (Ouellette-Plante et al., 2020).

In the 1990s, the massive intrusion of the cold Labrador Current waters into the GSL via the Strait of Belle Isle led to a sharp increase of the abundance of the arctic *Themisto libellula* and subarctic *T. abyssorum* into the ecosystem (Harvey et al., 2004; Harvey & Devine, 2009; Kraft et al., 2013). These two amphipod species were five times more abundant in 1998, corresponding to the end of the cold period, compared to 2000–2001 (Descroix et al., 2005). The importance of cold water amphipods in the GSL in the 1990s was also confirmed by Starr et al. (2002), who found strong concordance between their relative abundance in the environment to their importance in the diet of Atlantic cod between 1994 and 2001 in the North-West Gulf. This previous study, as well as our own results, suggest that small cod and redfish consume *T. libellula* in proportion to their availability in the environment. Since 2005, *T. libellula* abundance has strongly declined (Harvey &

Devine, 2009), which is consistent with their reduced importance in the diet of redfish during the 2010s.

*Calanus* spp. copepods represent a large proportion of the mesozooplankton community in the GSL (Plourde et al., 2003; Harvey & Devine, 2009). They are distributed near the surface during the productive season but sink in the deep channels diapausing from August to early spring (Harvey et al., 2004; Dufour & Ouellet, 2007) where they become a major prey for redfish. The AZMP has revealed that peak abundance of *C. hyperboreus* has been recorded in recent years (Blais et al., 2021). Given its large body size, Devine et al. (2017) estimated that *C. hyperboreus* recently represented up to 80 % of the total *Calanus* sp. biomass in the GSL. The current trends of increasing *Calanus* sp. biomass in the GSL is consistent with the higher contribution of this taxon to small redfish diet in the 2010s compared to the 1990s.

Euphausiids also contributed importantly to the diet of smaller redfish in the 2010s, with the highest contribution in 10–15 cm redfish. Between 1994 and 2007, the abundance of the two main species of euphausiids, *Thysanoessa raschii* and *Meganyctiphanes norvegica*, was estimated to have decreased (Harvey & Devine, 2009). However, acoustic surveys suggest that traditional sampling methodologies strongly underestimate actual abundances (McQuinn et al., 2015). Moreover, there are no data available to contrast euphausiid abundance between the 1990s and the 2010s, so it is not possible to determine whether euphausiids were consumed according to their relative abundance in the environment. Even though krill consumption by redfish requires further investigation, our results and available evidence relative to amphipod and copepod abundance in the GSL strongly suggest that small redfish consume their zooplankton prey in an opportunistic fashion, based on the relative availability of the main taxa in the environment, in particular near the sea bottom.

***Medium-sized and adult redfish: Transition to shrimp selection and piscivory*** – During both periods considered, redfish shifted from a zooplankton-based diet to a shrimp-dominated diet around sizes of 25 cm in the 1990s and 30 cm in the 2010s. Even if the relative

proportion of the Shrimp categories contributed to variability between periods according to statistical analysis, two shrimp species stood out, northern shrimp and pink glass shrimp, which showed high relative importance in both periods. The commercially important northern shrimp is by far the most abundant shrimp species sampled across the DFO bottom trawl survey (on the order of kilotons) and its abundance has been estimated annually since 1990 in the GSL. The abundance of northern shrimp was high through the 1990s, peaked in the mid-2000s, after which it started to decline to reach a record-low value in 2017 (Bourdages et al., 2020a). In contrast, the abundance for pink glass shrimp sampled on the trawl survey is on the order of several dozen kilograms, reflecting the pelagic nature of the shrimp, with adult stages predominantly available on the bottom and which does not allow for an estimate of their population in the GSL.

Data from northern shrimp suggest that redfish systematically transition to preying on shrimp independent of predator or prey abundance. In the 2010s, average northern shrimp biomass throughout the northern Gulf survey region was estimated to be at half the levels estimated in the 1990s (Bourdages et al., 2020a) while mid-size redfish were estimated to be 114 times more abundant (**Table 1.1**). However, these contrasting numbers had little effect on the contribution of shrimp to diet, which suggests that redfish exhibit prey selectivity during this feeding transition, after the initial period when they fed more opportunistically on available zooplankton taxa, probably because there were no other large crustacean prey available in sufficient numbers. It is possible that medium size redfish would ingest more pink glass shrimp if the abundance of northern shrimp dropped below a yet to be determined level.

Large redfish  $\geq 30$  cm in length retained shrimp as main prey, accounting for more than 50 % for each of the various feeding indices. The contribution of the mesopelagic *P. multidentata* to redfish diet gained in importance with increasing redfish size in recent years, but both shrimp species continued to contribute importantly to the diet of redfish of increasing size in the 1990s (**Figure 1.3**). The large contribution of pink glass shrimp to redfish diet in both periods, at similar or even greater levels than northern shrimp in the



presented results, is evidence that this pelagic species is more widely available than indicated from the trace catches observed in the bottom trawl survey and that a large distributional overlap exists between large redfish and *P. multidentata* in the deep channels of the GSL. However, we have not speculated on pink glass shrimp selectivity since the population size and thus its importance or temporal trends cannot be estimated. Mean biomass of northern shrimp in the region has been estimated at 1,475 kg/km<sup>2</sup> while pink glass shrimp was 70 kg/km<sup>2</sup> from the trawl survey conducted by the DFO between 1990 and 2011 (Savard & Nozères, 2012) indicating that these two shrimp species were as much as 20:1 in survey catches compared to near 1:1 level in redfish diet. Though in recent years this ratio has been reduced (6:1 in 2020), because of large declines in northern shrimp survey catches while glass shrimp catches have displayed little or no declines (Bourdages et al., 2021), this could be evidence that the trawl survey is under sampling a pelagic species while adequately sampling a targeted species (northern shrimp).

Fish were the second most important prey category consumed by large adult redfish for both periods. Capelin was the main fish prey in the 1990s, although it was observed eaten by a very small proportion of redfish, constituting the majority of the stomach content when eaten. However, most fish prey were also not identified during that period, which may have led to an underestimation of capelin in the diet of large redfish in the 1990s, digested capelin being considered “Other Fish”. In recent years, digested fish was often identified to species by using otoliths and partial remains. Piscivory was more prevalent in the 2010s, primarily from cannibalism of small redfish. The high occurrence of cannibalism in the 2010s suggests density-dependent control at high redfish abundance and opportunistic selection of fish prey based on availability. Cannibalism is expected to intensify as the strong 2011–2013 year classes grow larger, if small redfish continue to recruit in high numbers. Given that redfish currently represent the vast majority of the biomass in the demersal habitats of the GSL (90 % of sampled biomass in the 2019 trawl survey, compared to 15 % from 1995–2012, Senay et al., 2021), cannibalism is expected to become an important source of mortality for early juveniles, which could prevent the emergence of strong year classes in the mid-term. In a previous study on GSL redfish predation mortality, Savenkoff et al. (2006) estimated that

cannibalism represented 11–15 % of total mortality, during a period when small redfish only constituted 2 % of the diet of large piscivorous redfish. The anticipated high mortality rates of juvenile redfish attributable to cannibalism will have to be quantified for accurate projections of population dynamics.

#### **1.8.4 Redfish impact on the northern shrimp and implications for the demersal community**

The northern shrimp is a key forage species in the GSL demersal ecosystem and also sustains an important commercial fishery. There is growing evidence across multiple North Atlantic ecosystems that northern shrimp populations are impacted by bottom-up effects associated with regional warming (Ouellet et al., 2007; Koeller et al., 2009; Bourdages et al., 2020a). In the GSL, the warming of both surface and deep waters negatively affect northern shrimp recruitment from the larval stage until juvenile settlement in the demersal habitat (Bourdages et al., 2020a). Even though recruitment prospects are generally negative, Brosset et al. (2019) suggested that moderate warming could favour recruitment and abundance in the Esquiman Channel (NEG), which hosts one of the main northern shrimp aggregations in the GSL. However, these authors recognized that the potential northern shrimp abundance increase in Esquiman is conditional to the stability of current predation pressure in the area. Our results indicate that in the 2010s, the contribution of northern shrimp to diet of large redfish was highest in the NWG and NEG subareas, corresponding to known shrimp density hot spots. These results suggest that the potential northern shrimp population growth in the Esquiman Channel (NEG) will be buffered by the increasing biomass of large redfish in the subarea.

Redfish are slow-growing and long-lived species that can reach the size of 42 cm at an age of 40 years. Redfish minimal trawlable biomass was estimated at 4.4 million tons in 2019 with modal size at 23 cm (Senay et al., 2021). Senay et al. (2021) estimated the annual northern shrimp consumption by redfish was ca. 9,500 t during the 1997–1999 period, compared to 81,000 t for the 2017–2019 period, representing an 8.5 fold increase. Given that redfish are currently reaching the size corresponding to a shift between a zooplankton

dominated diet to one primarily based on fish and shrimp, consumption is expected to quickly rise in the short term, with important implications for the development of management strategies of commercial stocks such as the GSL northern shrimp. Apart from the impact on juvenile redfish and northern shrimp, the large redfish will also be expected to affect other pelagic prey such as pink glass shrimp and capelin (also a commercial species), with unknown consequences to the ecosystem for these important forage species to other predators such as Greenland halibut, Atlantic cod, marine mammals and seabirds.

Northern shrimp is an important prey for several other groundfish species besides redfish. Stomach content data collected between 2015–2017 in the GSL revealed that the contribution of northern shrimp and pink glass shrimp was important for medium-sized Greenland halibut (20–40 cm), Atlantic cod (30–55 cm) and white hake (< 35 cm) (Ouellette-Plante et al., 2020). The increased predation pressure on shrimp linked to the surge in large redfish biomass could result in competition interactions that will be detrimental to the condition and growth of several other large fish species. Greenland halibut currently constitutes an important valuable groundfish fishery in the GSL, and the rebuilding Atlantic cod stock in the northern GSL is also characterised by high cultural and commercial importance. In the GSL, white hake has experienced a past collapse and was conferred a “threatened” status by the Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada (COSEWIC) in 2013. Through competition for northern shrimp, redfish could thus contribute to the current ecosystem shift by impacting other commercially important and threatened groundfish species. These considerations should be explored further by modelling shrimp consumption and population dynamics under various redfish predation intensity scenarios and considered in the current efforts of developing ecosystem based approaches to fishery management in the GSL.

## **1.9 DATA AVAILABILITY STATEMENT**

The raw data supporting the conclusions of this article will be made available by the authors, without undue reservation.

### **1.10 ETHICS STATEMENT**

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

### **1.11 AUTHOR CONTRIBUTIONS**

All authors conceived the project objectives and methodology. DC designed and initiated the stomach collection program and the database. SB-V and CN analysed many of the stomach content. SB-V, DC, and RT conducted the data analyses. SB-V wrote the first draft of the manuscript. All authors have contributed to the revision and improvements of the manuscript and take responsibility for its content. All authors contributed to the article and approved the submitted version.

### **1.12 FUNDING**

This project was part of the partnership program “Return of groundfish in the Estuary and Northern Gulf of St. Lawrence”, co-funded by Fisheries and Oceans Canada (DFO) and Ressources Aquatiques Québec (RAQ), a strategic research network funded by the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT). Funds for the stomach sampling program of the 1990s were granted to DC by DFO. DR was supported by the Canada Research Chair program. SB-V was supported by a Réseau Québec Maritime excellence scholarship.

### **1.13 ACKNOWLEDGMENTS**

We are grateful to all participants who helped with sample collection, laboratory analysis of stomach contents and prey identifications. We would also like to extend our thanks to crews of the Canadian Coast Guard’s scientific research vessels. We also thank C. Senay and J. Ouellette-Plante whose comments helped improve this manuscript.

#### **1.14 CONFLICT OF INTEREST**

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.



## **CHAPITRE 2**

# **ÉCOLOGIE TROPHIQUE DU SÉBASTE (*SEBASTES* SP.) DÉDUITE DE L'UTILISATION DES PROFILS EN ACIDES GRAS COMME TRACEURS ALIMENTAIRES COMPLÉMENTAIRES À L'ANALYSE DU CONTENU STOMACAL**

### **2.1 RÉSUMÉ**

Le sébaste (*Sebastes* sp.) a atteint des niveaux d'abondance records avec l'arrivée consécutive d'importantes cohortes en 2011–2013 et est devenu le poisson démersal le plus abondant dans le nord du golfe du Saint-Laurent (nGSL). La compréhension des relations trophiques du sébaste est essentielle pour une gestion et une protection efficaces des espèces de l'écosystème du nGSL. Jusqu'à présent, la description et la quantification du régime alimentaire du sébaste dans la région ont été limitées aux analyses classiques du contenu de leurs estomac (ACS). En utilisant l'analyse des profils en acides gras (AG) comme traceurs alimentaires complémentaires, nous avons effectué des analyses multivariées sur 350 foies de sébastes échantillonnés lors de relevés au chalut de fond en août 2017. Les profils en AG des sébastes ont été comparés à ceux de huit proies identifiées comme importantes avec l'ACS. Les résultats suggèrent une similitude entre les résultats des ACS et des AG, les proies zooplanctoniques (16:1n7, 20:1n?, 22:1n9 et 20:5n3) étant davantage liées aux sébastes de petite et moyenne taille (< 20 cm et 20–30 cm, respectivement), tandis que les crevettes (18:2n6 et 22:6n3) semblent être liées aux sébastes de grandes tailles ( $\geq 30$  cm). Alors que l'ACS offre un aperçu du régime alimentaire uniquement basé sur les proies les plus récemment consommées, l'analyse des profils en AG fournit une description des proies à moyen terme, représentant sur plusieurs semaines les tendances générales du régime alimentaire des sébastes. Cette étude constitue la première tentative d'une combinaison méthodologique utilisant les AG et les ACS pour évaluer le régime alimentaire des sébastes.

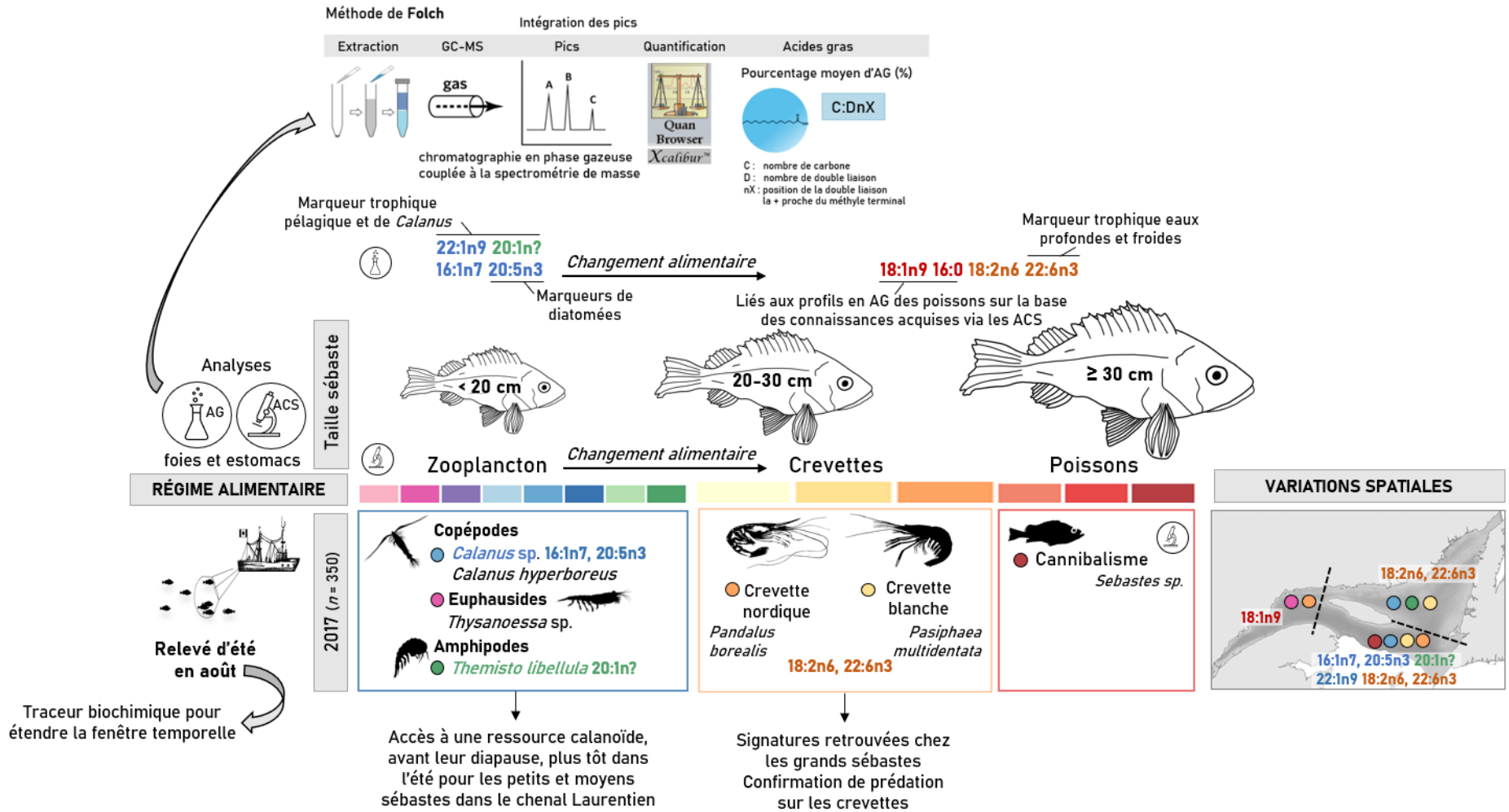
Cette étude permet de souligner les avantages des AG en tant qu'outil qualitatif et de suggérer des améliorations pour les futures études trophiques.

**Mots-clés :** Foie, Golfe du Saint-Laurent, Proies, Régime alimentaire

Cet article intitulé « *Feeding ecology of redfish (Sebastes sp.) inferred from the integrated use of fatty acid profiles as complementary dietary tracers to stomach content analysis* », a été co-écrit avec Réjean Tremblay (UQAR-ISMER), Denis Chabot (IML-MPO), Pascal Sirois (UQAC) et Dominique Robert (UQAR-ISMER). Sa version finale a été acceptée pour publication le 14 février 2023 dans la revue *Journal of Fish Biology* (<https://doi.org/10.1111/jfb.15348>). L'ensemble des auteurs a participé à la réflexion et à la conception des objectifs ainsi qu'à l'écriture. J'ai réalisé l'extraction lipidique des foies et de proies et l'analyse des profils en AG. Denis Chabot, Réjean Tremblay et moi-même, avons conduit les différentes analyses des données et la production des résultats. J'ai réalisé l'écriture de la première version complète du manuscrit, qui a été ensuite révisée et améliorée avec la collaboration des co-auteurs.



## 2.2 RÉSUMÉ GRAPHIQUE



### **2.3 FEEDING ECOLOGY OF REDFISH (*SEBASTES* SP.) INFERRED FROM THE INTEGRATED USE OF FATTY ACID PROFILES AS COMPLEMENTARY DIETARY TRACERS TO STOMACH CONTENT ANALYSIS**

**Sarah Brown-Vuillemin<sup>1,\*</sup>, Réjean Tremblay<sup>1</sup>, Denis Chabot<sup>2</sup>, Pascal Sirois<sup>3</sup>, Dominique Robert<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Institut des Sciences de la Mer, Université du Québec à Rimouski, 310 Allée des Ursulines, Rimouski, QC G5L 3A1, Canada

<sup>2</sup>Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans Canada, 850 Route de la Mer, Mont-Joli, QC G5H 3Z4, Canada

<sup>3</sup>Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 555 boulevard de l'Université, Chicoutimi, QC G7H 2B1, Canada

## 2.4 ABSTRACT

In the northern Gulf of St. Lawrence (nGSL), redfish (*Sebastes mentella* and *S. fasciatus* combined) are at record levels of abundance following the strong recruitment of three consecutive cohorts in 2011–2013 and have become by far the most abundant demersal fish in the region. Understanding redfish trophic relationships is essential for the effective management and conservation of species in the nGSL ecosystem. To date, description and quantification of redfish diet in the region have been restricted to conventional stomach contents analyses (SCA). Using analysis of fatty acid (FA) profiles as complementary dietary tracers, we conducted multivariate analyses on 350 livers of redfish which were collected in combination with stomach contents during a bottom-trawl scientific survey in August 2017. The predator FA profiles were compared to those of eight different redfish prey types identified as dietary important with SCA. Results suggested similitude between SCA and FA results, with zooplankton prey being more related to small (< 20 cm) and medium (20–30 cm) redfish (16:1n7, 20:1n?, 22:1n9 and 20:5n3) than large ( $\geq$  30 cm) ones while shrimp prey seemed more related to large redfish size classes (18:2n6 and 22:6n3) relative to the small and medium ones. While the SCA offers a glimpse in the diet only based on the most recently consumed prey, analysis of FA profiles provide a mid-term view indicating pelagic zooplankton consumption on calanoid copepod and confirming high predation pressure on shrimp. This study constitutes the first attempt of combining FA with SCA to assess the diet of redfish, highlights the benefits of FA as a qualitative tool and suggests improvements for future studies.

**Keywords:** Diet, Gulf of St. Lawrence, Liver tissue, Prey

## 2.5 INTRODUCTION

Insights into predator-prey dynamics are a key element in the knowledge of ecosystem structure and function to ensure effective management and protection of commercial species (e.g., [Arditi & Ginzburg, 2012](#); [Braga et al., 2012](#); [Nielsen et al., 2018](#)). This is of particular interest in the current context of ecosystem conservation with environmental changes, including warming waters and changes in species composition, which leads to the question: what are the main prey of key consumers in relation to their respective abundance and availability? To address this issue, several approaches, such as visual- and DNA- based diet analyses, as well as biomarkers based on stable isotopes and fatty acids, have been developed to measure the ingested or egested prey and estimate the assimilated fraction of prey (e.g., [Hyslop, 1980](#); [Iverson, 2009](#); [Braga et al., 2012](#); [Baker et al., 2014](#); [Nielsen et al., 2018](#); [Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019](#)).

Stomach content analysis (SCA) is an approach that is particularly relevant to assess fish diet composition because fish generally swallow their prey whole ([Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019](#)). While SCA allows the visual identification of ingested prey and their relative importance in the diet, providing inferences on ecological traits such as feeding mode and prey preferences of a predator, it is subject to several biases (e.g., [Hyslop, 1980](#); [Iverson et al., 2004](#); [Iverson, 2009](#); [Braga et al., 2012](#); [Bowen & Iverson, 2013](#); [Baker et al., 2014](#)). First, it only provides a snapshot of the last few most recent meals, so that large sample sizes are required to potentially inform on various prey contributions. Even with sufficient sample sizes, the portrait of diet produced from SCA is restricted to the spatial scale and time period of sampling unless stomachs are collected over different areas and seasons. Further, different prey may be digested at different rates and the relative contribution of quickly digested prey, such as larvae or soft-bodied organisms, may be underestimated ([Hyslop, 1980](#); [Baker et al., 2014](#); [Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019](#)). The frequency of partial or complete regurgitation can also be high, which, in addition to stomachs that were truly empty, can reduce sample size considerably compared to the number of stomachs collected. Furthermore, partial regurgitation results in incomplete prey samples. For instance, physoclist fish species have a closed swim bladder and therefore cannot adapt to rapid changes in pressure. As a result, they are extremely sensitive to barotrauma when brought to the surface rapidly ([Jarvis & Lowe, 2008](#)) and partial or total regurgitation is frequent. Although fish showing signs of regurgitation, with food in their mouth or evaginated stomach, are often discarded during at sea

sampling, it is impossible to determine if the collected stomachs classified as empty are from individuals that had not fed recently or if the contents were regurgitated. Partial regurgitation increases uncertainty in observed contribution of different prey types to the diet.

Under the paradigm “you are what you eat” (e.g., [Bradshaw et al., 2003](#); [Bundy et al., 2011](#)), it is recommended to use trophic biomarkers to complement the direct examination of stomach contents to infer trophic relationships (e.g., [Peterson & Fry, 1987](#); [Dalsgaard et al., 2003](#); [Bowen & Iverson, 2013](#); [Pethybridge et al., 2018](#)). Different biochemical tracers contribute different types of information about diets. Isotopic compositions are commonly used to delineate trophic structure and examine the ecological dynamics of communities while fatty acid (FA) analyses, on the other hand, are used primarily to assess the most important food sources (e.g., [Peterson & Fry, 1987](#); [Dalsgaard et al., 2003](#); [Pethybridge et al., 2018](#)). Thus, the analysis of FA profiles has emerged as a tool to provide additional clues about feeding habits and diet assimilation in predators like fish ([Dalsgaard et al., 2003](#); [Iverson et al., 2004](#)). FA are the main molecular building blocks of most of lipids and some such as the longer, unsaturated chains are transferred in a conservative manner when passing from producer to consumer organisms in the form of neutral lipids (energetic reserve of lipid stores) before integration in polar lipids (structural lipids having physiological functions) ([Dalsgaard et al., 2003](#); [Tocher, 2003](#); [Budge et al., 2006](#); [Iverson, 2009](#)). Furthermore, most marine consumers cannot synthesize certain essential FAs (EFAs) in sufficient amount to meet their physiological needs ([Parrish, 2013](#)), implying that they must be acquired through diet. As these are stored unaltered and accumulate over time, feeding habits of a predator might be inferred by the FA composition, providing information on prey items ingested over a period that can reach several weeks, depending on the tissue sampled and metabolism of the species (e.g., [Fraser et al., 1989](#); [Kirsch et al., 1998](#); [Parrish et al., 2000](#); [Dalsgaard et al., 2003](#); [Iverson et al., 2004](#); [Budge et al., 2006](#); [Iverson, 2009](#); [Pethybridge et al., 2018](#)). Thus, the FA integration period, i.e., the turnover rate of FAs, depends on the ability of different tissues to accumulate lipids and varies according to temperature and predator physiological traits such as the energy requirements or their reproductive status ([Kirsch et al., 1998](#); [Dalsgaard et al., 2003](#); [Budge et al., 2011](#)). The appropriate samples useful in diet determination are tissues that serve as a fat energy depot (neutral lipids), such as blubber or liver ([Budge et al., 2006](#); [Iverson et al., 2009](#); [Budge et al., 2011](#)). Tissues, such as skin, that contain more structural FAs (polar lipids) should be avoided for diet studies. Moreover, understanding the metabolic role of FAs stored in predators is an important consideration for the

use of FAs in studying food webs (Iverson et al., 2009). For example, species with a high metabolic rate and limited space to store energy reserves will have faster energy lipid replacement, as demonstrated for example in copepod or krill species (Norrbín et al., 1990; Budge et al., 2006). Large organisms have lower metabolic requirements relative to their mass than small ones (Garvey & Whiles, 2016). Hence, the analysis of FA profiles has now been applied to several marine predatory species such as fish and marine mammals (e.g., Bradshaw et al., 2003; Budge et al., 2006; Iverson, 2009; Parrish et al., 2015; Drazen et al. 2017; Parzanini et al., 2018; Pethybridge et al., 2018; Couturier et al., 2020; Jackson et al., 2021).

In the Gulf of St. Lawrence (GSL), an inland sea of the northwest Atlantic Ocean, two sympatric redfish species coexist in the deep waters: the Acadian redfish, *Sebastes fasciatus* (Storer 1854) and the deepwater redfish, *Sebastes mentella* (Travin 1951) (Senay et al., 2022). These two species are morphologically similar and individuals cannot be assigned to species based on morphological traits. Often not distinguished in both scientific surveys and commercial fisheries (Senay et al., 2021), the two principal species are referred to as redfish (*Sebastes* sp.) hereafter. Following a 20-year period of low abundance, redfish have rebounded to record levels with the strong recruitment of three consecutive annual cohorts in 2011–2013, to become the most abundant demersal fish species in the region, accounting for more than 80 % of the total biomass sampled in the northern Gulf of St. Lawrence (nGSL) bottom-trawl scientific survey (Bourdages et al., 2022). Genetic analysis performed on the most abundant 2011 cohort indicated that 91 % of these fish were *S. mentella* (Senay et al., 2021). This sudden resurgence of redfish is expected to have important implications for the nGSL ecosystem, including massive predation on its main prey species, increased food supply for its predators, and increase in competition with several other groundfish species (e.g., Senay et al., 2021; Brown-Vuillemin et al., 2022).

To date, the description and quantification of prey in redfish diet of the nGSL as well as most studies in the North Atlantic have been performed with SCA (e.g., Steele 1957; González et al., 2000; Ouellette-Plante et al., 2020; Brown-Vuillemin et al., 2022). Stomach samples of nearly 7,000 individuals made it possible to perform a detailed comparison of diet composition between a period of low redfish abundance (1993–1999) and the recent period of redfish resurgence (2015–2019), despite the large proportion of empty stomachs typical from a deep-water physoclist species (Brown-Vuillemin et al., 2022). Identification of stomach contents for the period of record

abundance (2015–2019) showed that zooplankton, principally copepods of the genus *Calanus*, represented the main prey category for small (< 20 cm) redfish. With increasing size, redfish shifted to larger prey items. Notably, shrimp consumption increased when redfish reached 25 cm and became dominant for fish  $\geq$  30 cm. Large redfish ( $\geq$  30 cm) preyed on two shrimp species in particular: pink glass shrimp (*Pasiphaea multidentata*) and northern shrimp (*Pandalus borealis*) (Ouellette-Plante et al., 2020; Senay et al., 2021; Brown-Vuillemin et al., 2022). These studies suggest that the large 2011–2013 recruitment will have an increasing impact on shrimp populations and also compete with other resident groundfish stocks of the nGSL, such as Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) and Atlantic cod (*Gadus morhua*).

The objective of this study was to describe the feeding ecology of redfish in the nGSL ecosystem with the use of short-term information from SCA and mid-term diet composition estimated from the analysis of FA profiles in redfish liver tissue collected in August. By examining redfish stomach and FA composition for different size classes and subareas of the nGSL, this study is the first to document redfish diet with the combination of both methods.

## 2.6 MATERIALS AND METHODS

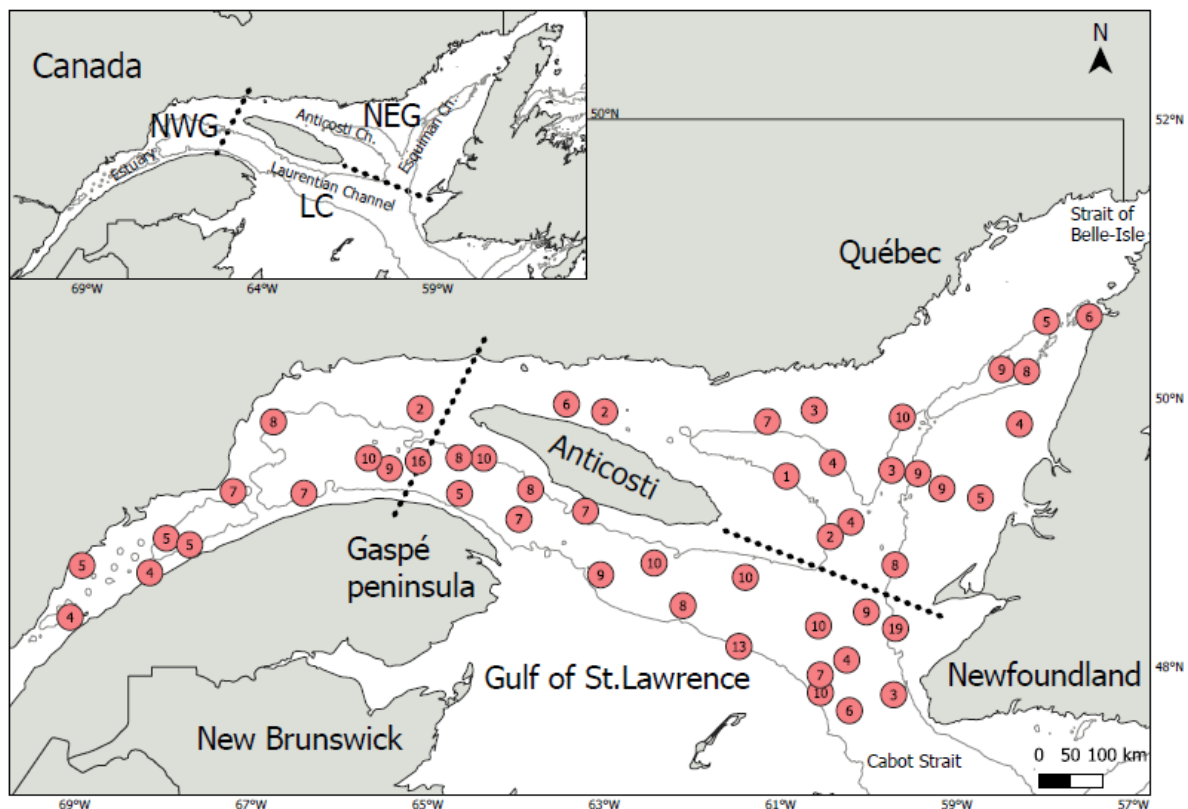
### 2.6.1 Study area and sample collection

Redfish were sampled on the 2017 August randomly depth-stratified trawl survey conducted by Fisheries and Oceans Canada (DFO) and covering the estuary and nGSL. Three distinct subareas were distinguished in this study: (1) the deepest part of the Laurentian Channel (LC) which extends from Cabot Strait to the center of the nGSL, (2) the North-East Gulf (NEG) including the Esquiman and Anticosti Channels and (3) the North-West Gulf (NWG) comprising the estuary and the western part of the Laurentian Channel (**Figure 2.1**). The survey vessel, CCGS *Teleost*, was equipped with a *Campelen 1800* trawl with a 13-mm net liner. Details of bottom trawl surveys, sampling and protocol can be found in Bourdages et al. (2018). For each haul, individuals were selected from a sample of the redfish catch and were stratified by length classes, and only those with no signs of regurgitation or feeding within the trawl were retained. Fish manipulations were carried out according to the recommendation of the Canadian Council of Animal Protection (Batt

et al., 2005). Each redfish was measured (fork length, FL in mm, transformed to cm for this paper) and weighed (g) upon capture.

For the present study, a total of 350 redfish was targeted for SCA and analysis of FA profiles (**Table 2.1**). Since FA are transported to the liver (Brindley, 1991), it is the primary organ of lipid deposition and storage. Thus, in order to investigate redfish FA profiles, at least 500 mg (estimated visually) of liver tissue was collected and immediately preserved in a dichloromethane:methanol solution (2:1, v:v) (Folch et al., 1957, Meyer et al., 2017). Both samples (stomach and liver) were immediately frozen (-20 °C and -80 °C, for stomachs and livers respectively) with a unique identification label until analysis in the laboratory. In parallel, eight different main prey species, already identified as important prey of redfish (Brown-Vuillemin et al., 2022), were randomly collected in catches during the same trawl survey and frozen whole (-80 °C) for determination of their FA profiles. Targeted prey species were two fish species, capelin (*Mallotus villosus*) and redfish (*Sebastes* sp.), two shrimp species, northern shrimp (*P. borealis*) and pink glass shrimp (*P. multidentata*), three amphipod species of genus *Themisto* (*T. compressa*, *T. libellula* and *T. abyssorum*) and one copepod genus (*Calanus* sp.).





**Figure 2.1** Map of the study area showing sampling hauls ( $n = 50$ ) with the number of redfish (*Sebastes* sp.) stomachs and livers sampled ( $n = 350$ ) during the 2017 August trawl survey in the Gulf of St. Lawrence. The gray line indicates the 250 m depth isobath. The three subareas considered for the analysis are delimited by the dotted lines with North-West Gulf (NWG), Laurentian Channel (LC) and North-East Gulf (NEG).

**Table 2.1** Number of redfish liver tissues and stomachs with the percentage of empty stomachs and the number of stomachs containing prey collected during the 2017 August trawl survey in the northern Gulf of St. Lawrence according to three redfish size classes and subareas (NWG, North-West Gulf; LC, Laurentian Channel and NEG, North-East Gulf).

Size class	Liver tissue and stomach collected and analysed	Liver for FA analysis				% empty stomach	Stomach containing prey			
		NWG	LC	NEG	Total		NWG	LC	NEG	
< 20	159	47	67	45	36	102	24	48	30	
20–30	96	28	36	32	33	64	21	26	17	
≥ 30	95	7	61	27	51	47	4	27	16	
<b>Total</b>	<b>350</b>	<b>82</b>	<b>164</b>	<b>104</b>	<b>39</b>	<b>213</b>	<b>49</b>	<b>101</b>	<b>63</b>	

### 2.6.2 Redfish stomach content analyses

In the laboratory, each stomach was thawed, dissected and examined. Empty stomachs ( $n = 137$ , **Table 2.1**) were excluded from further analyses. All prey in non-empty stomachs ( $n = 213$ , **Table 2.1**) were sorted, weighed, and identified to the most precise taxonomic level possible with a binocular microscope and using keys and identification guides (e.g., [Squires, 1990](#); [Campana, 2004](#); [Vassilenko & Petryashov, 2009](#); [ICES, 2014](#)) by personnel at the Maurice-Lamontagne Institute (MLI), led by Claude Nozères (DFO).

### 2.6.3 Analysis of fatty acid profiles from redfish liver and prey samples

Lipids were extracted from redfish liver samples according to the modified Folch procedure ([Folch et al., 1957](#)), as described in [Parrish \(1999\)](#) and designed as a classic and robust method for the recovery of lipids from marine tissues ([Couturier et al., 2020](#)). Lipids were extracted by grinding with a dichloromethane/methanol ( $\text{CH}_2\text{Cl}_2:\text{MeOH}$ ) solution (2:1, v:v). Lipid phases (neutral and polar) were separated by centrifugation of dichloromethane/methanol solutions for 2 minutes at 2000 rpm. For the 350 redfish livers (**Table 2.1**), only neutral lipids were retained, which in marine fishes constitute predominantly an energetic lipid reserve and are preferred for resolving dietary contributions of different prey items because they reflect trophic influences ([Fraser et al., 1989](#); [Parrish et al., 1995](#); [Dalsgaard et al., 2003](#)). The neutral fraction was retrieved on silica gel columns hydrated with 6 % deionized water. Columns were preconditioned with 10 ml of methanol and 10 ml of dichloromethane before the elution of neutral lipids with 10 ml of a dichloromethane/methanol solution (98:2, v:v) ([Marty et al., 1992](#)). For prey, FA were extracted from the whole animal, as eaten by redfish, after homogenization in a blender. As the objective was to characterize the FA composition of prey organisms, analyses of total (i.e., including both neutral and polar fractions) lipids were performed ([Iverson et al., 1997](#); [Kirsch et al., 1998](#)). Each prey species was treated in 4 or 5 replicates. For larger species (capelin, redfish, northern and pink glass shrimp) one individual was used per replicate and approximately 1 gram of homogenate was taken to determine FA profiles. For prey with an individual mass of less than 1 gram (*Themisto* sp. and *Calanus* sp.), several individuals were taken together per replicate to obtain sufficient sample mass. Fatty acid methyl esters (FAME) were prepared according to the method described in [Lepage and Roy \(Lepage & Roy, 1984\)](#) using sulphuric acid and methanol (2:98, v/v) at 100 °C for 10 min.

Finally, lipid extracts were purified on silica gel columns with 3 mL of hexane and diethyl ether (1:1, v:v) to remove free sterols (Mejri et al., 2014).

FAME solutions were analysed by gas chromatography-mass spectrometry (Thermo Fisher Scientific Inc., GC model Trace GC Ultra and MS model ITQ900) equipped with a Supelco Omegawax 250 capillary column (30 m × 250 µm × 0.25 µm film thickness) at Institut des Sciences de la Mer (ISMER) of the Université du Québec à Rimouski (UQAR). Initial oven temperature was 100 °C for 2 minutes. Temperature was then increased to 140 °C for 1 min, after which it increased at a rate of 10 °C min<sup>-1</sup> until it reached 270 °C for 15 min. Injector temperature was 90 °C and a constant helium flow of 1.0 mL min<sup>-1</sup> was used. A volume of 1 µL was injected. FA were then identified by comparing retention times and mass spectrum with known standards calibration curve with concentration ranging from 0.5 to 20 µg.ml<sup>-1</sup> (Supelco 37 Component FAME Mix Supelco Inc., Belfonte, PA, USA). FA peaks were then quantified with the use of Xcalibur v.2.1 software (Thermo Scientific, Mississauga, ON, CA) and described using the standard shorthand nomenclature of C:DnX, where C is the number of carbon atoms, D is the number of double bonds, and nX indicates the position of the double bond closest to the terminal methyl group (n? was used when the position was unknown). A total of 19 FA were reported in prey and redfish samples and were expressed as the mean percentage (%FA) of total FA. Reporting results per g of liver tissue was not possible because liver sample could not be weighed with sufficient precision while at sea.

#### 2.6.4 Data analysis

***Redfish size and spatial analysis*** – Redfish stomach data and FA composition were analysed as a function of redfish size using three major classes: small (< 20 cm), medium (20–30 cm) and large redfish (≥ 30 cm), and according to three subareas: LC, NEG and NWG (**Figure 2.1, Table 2.1**).

***Diet composition*** – SCA is described in detail in [Brown-Vuillemin et al. \(2022\)](#). Briefly, in order to assess the contribution of a prey to the diet of redfish, the mean partial stomach fullness index of prey *i* (PFI<sub>*i*</sub>) ([Lilly & Fleming, 1981](#); [Orr & Bowering, 1997](#)) transformed into a percentage (%FI<sub>*i*</sub>, percentage fullness index, [Bernier & Chabot, 2012](#)) was calculated for each prey taxa in the redfish stomach. Equations used are available in **Supplementary Table 2.1**.

To visualise and interpret the relationship between the relative composition (% of total) of individual FA in redfish among size classes and subareas, non-parametric multidimensional scaling (nMDS) ordinations were performed (Clarke & Warwick, 2001). The Bray-Curtis dissimilarity measure (Legendre & Legendre, 2012) was used to assess groupings within the dataset. The same procedure was conducted to analyse %FA data of potential prey item sources. To test for differences among factors, non-parametric distanced-based permutation multivariate analysis of variance were conducted (PERMANOVA, Anderson, 2014). Following significant PERMANOVA results ( $P < 0.05$ ), multiple pairwise comparisons were used to identify differences ( $P < 0.05$ ). Similarity percentage analysis (SIMPER, Clarke, 1993) were used to identify which FA contributed most to dissimilarities among factors. We designated a cut-off of FA that characterized up to 80 % of dissimilarities. All analyses were conducted using the R software version 4.0.1 (R Core Team, 2020) and packages ‘vegan’ (Oksanen et al., 2019), ‘ggplot2’ (Wickham, 2016) and ‘ggpubr’ (Kassambara, 2020).

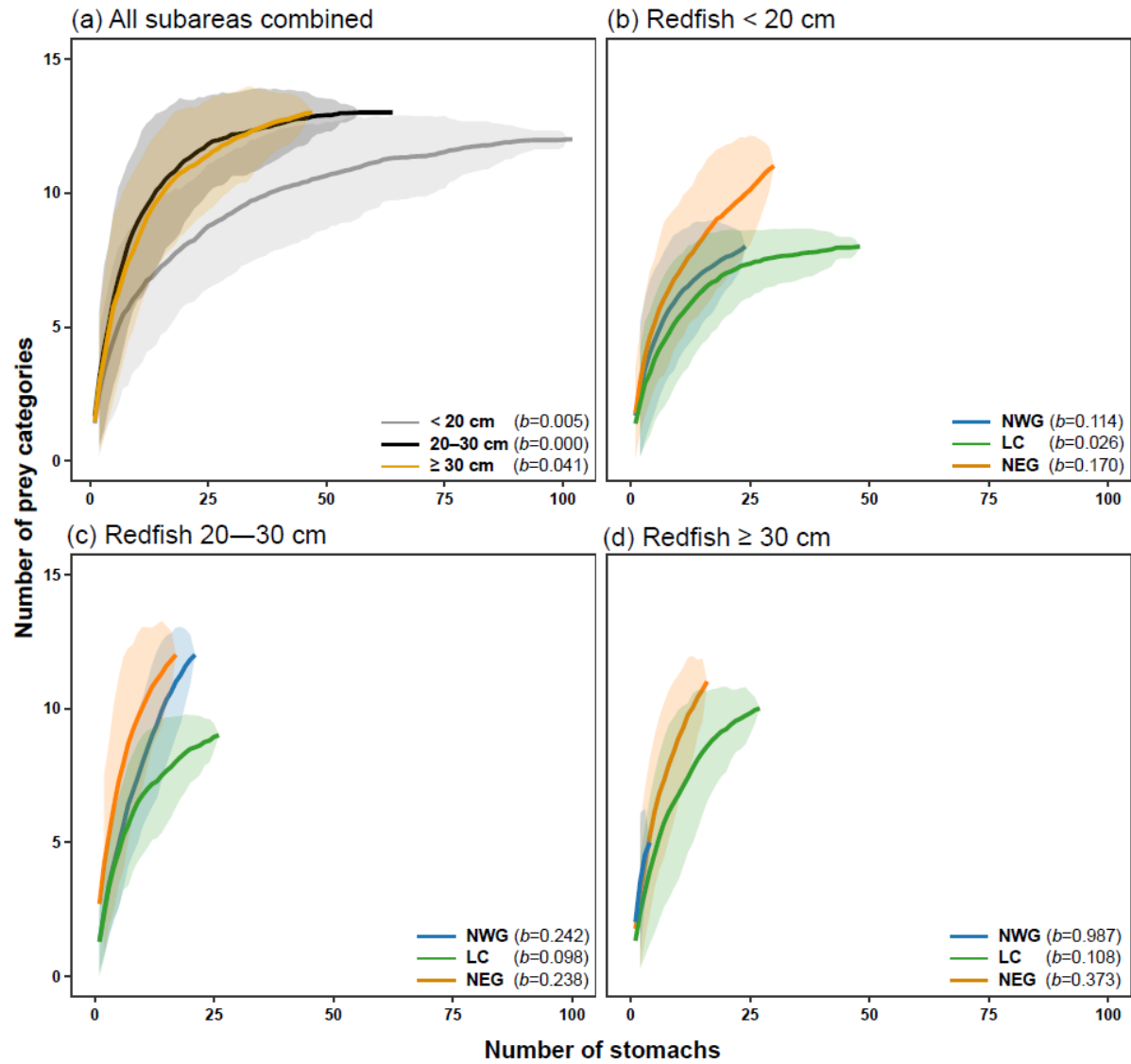
*Sample size sufficiency* – Cumulative curves (Ferry & Cailliet, 1996) were calculated to assess whether the number of redfish samples was sufficient to describe the diet identified with SCA and analysis of FA profiles. Cumulative prey curves plot the total number of prey categories or FA found versus the total number of stomachs or livers analysed. Sample size was considered sufficient once the curve reaches an asymptote and the slope of the linear regression ( $b$ ) through the last five subsamples was  $\leq 0.05$ , which signified acceptable levelling off of the prey curve for diet analyses (Ferry & Cailliet, 1996; Brown *et al.*, 2012). Curves were computed after 100 randomizations of the original data (%FI or %FA) to generated means and associated 95 % confidence intervals (CIs).

## 2.7 RESULTS

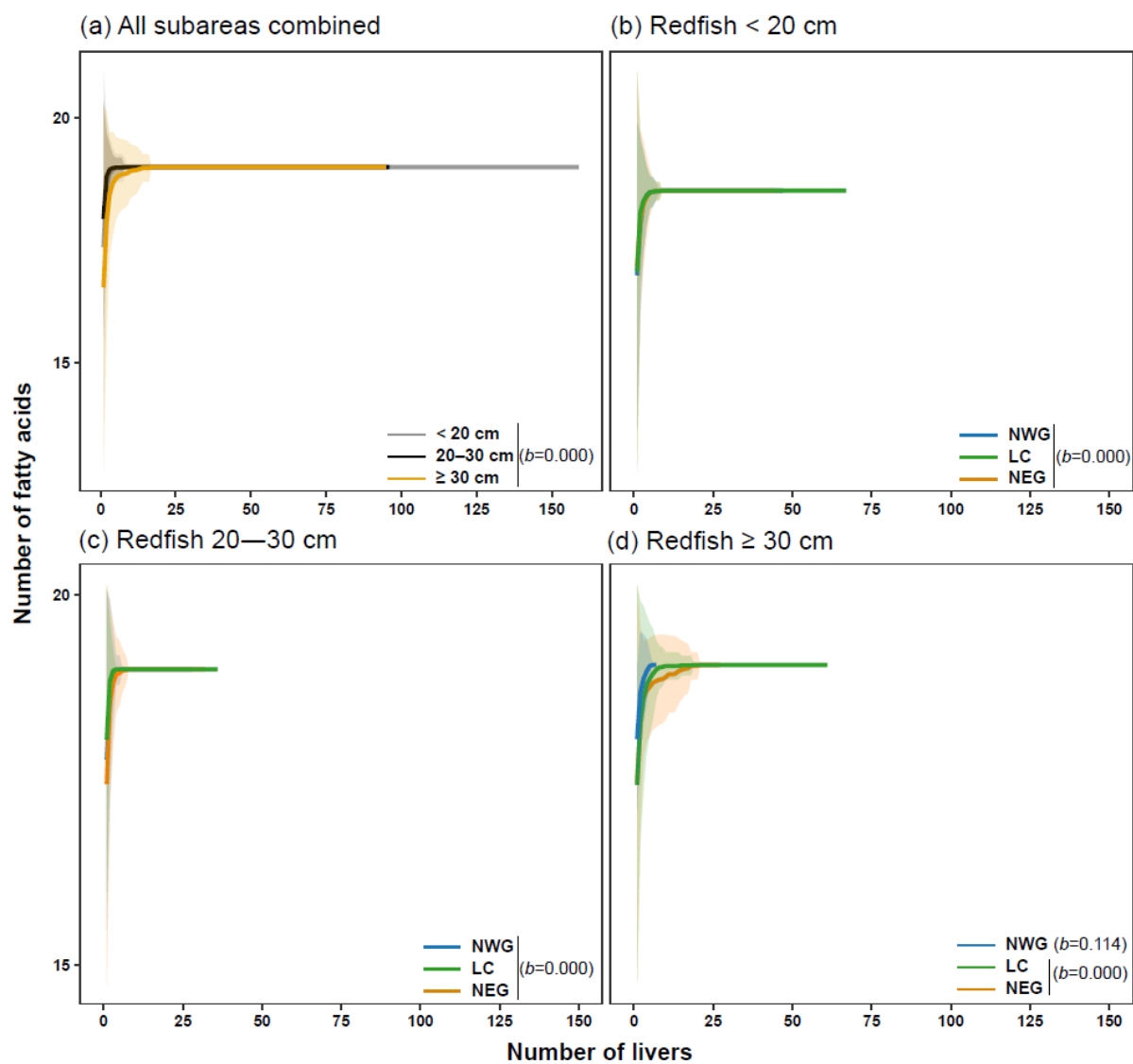
### 2.7.1 Sample size sufficiency

The sufficient sample size was much greater for stomachs (SCA) than for livers (FA). Prey category-stomach curves reached a stable asymptote for small redfish ( $< 20$  cm) ( $b = 0.005$ ) as for medium (20–30 cm) redfish ( $b = 0.000$ ) but was not yet completely stable ( $b = 0.041$ ) for the large redfish that had the fewest redfish number of samples ( $n = 47$ ) (**Figure 2.2a**). When examined by

size class and subarea, only small redfish (< 20 cm) in LC which were twice as many samples as any other group, produced a curve nearing the asymptote ( $b = 0.026$ ), thus indicating they were sufficient for a robust description of regional diet for a given size class (**Figure 2.2b-d**). In contrast to the stomach contents data, curves of liver FA performed adequately and reached more rapidly a stable asymptote ( $b = 0.000$ ) for most of the size class – subarea combinations (**Figure 2.3**), with the exception of large redfish ( $\geq 30$  cm) in NWG ( $b = 0.114$ ), because of the scarcity of this size class in this subarea ( $n = 7$ ; **Figure 2.3d**). Overall, the prey category-stomach curves suggested at least 50 redfish stomachs by group were needed to approach asymptote, while the curves of liver FA suggested that only about ten samples are sufficient for a representative sample.



**Figure 2.2** Cumulative prey category-stomach curves and confidence interval of 95 % upper and lower with  $b$  values through the last five subsamples for (a) three size classes and (b–d) according to each size class and subarea for stomach content data.



**Figure 2.3** Cumulative curves of liver fatty acid and confidence interval of 95 % upper and lower with  $b$  values through the last five subsamples for **(a)** three size classes and **(b–d)** according to each size class and subarea for fatty acid data.

### 2.7.2 Stomach content composition of redfish

A total of 32 different prey types were identified in redfish stomachs (**Supplementary Table 2.2**). Only six main prey specific taxa identified at the genus or species level had important dietary contributions (taxon identified by an asterisk, **Supplementary Table 2.2**) and were retained in the following analyses: *Sebastes* sp., *P. borealis*, *P. multidentata*, *T. libellula*, *Calanus* sp. (*Calanus hyperboreus* was grouped into the genus) and *Thysanoessa* sp. Prey taxa less important in the diet were assigned to one of eight broad categories: Other Fish, Other Shrimp, Other Amphipods, Other Copepods, Mysids, Other Euphausiids, Other Invertebrates, and Digested / Unidentified Material.

***Effect of redfish size and spatial variability on stomach composition*** – The relative importance of the six main specific taxa and 8 broad prey categories, used for the following redfish diet description inferred from SCA, changed with redfish size (**Figure 2.4**). The main size-related shift observed was from zooplankton species in small (< 20 cm) redfish to shrimp and fish in large ( $\geq 30$  cm) redfish. There were also spatial differences in the relative contribution of the dominant prey categories across size classes, specifically for *Calanus* copepods, *Themisto* amphipods, *Thysanoessa* krill, *Sebastes* fish, *P. borealis* and *P. multidentata* shrimp (**Figure 2.4**).

The diet of small (< 20 cm) redfish was dominated by Copepods (%FI = 30), principally with *Calanus* sp. (%FI = 22). Other major prey categories were *P. multidentata* shrimp, Amphipods, and *Thysanoessa* krill (%FI = 13; 12 and 10, respectively). Taking subareas into account, there were high contributions of *Thysanoessa* krill (%FI = 25) and Other Invertebrates (%FI = 45) in NWG, *Calanus* sp. in LC (%FI = 46) and a mix of Amphipods (%FI = 21), Shrimp (%FI = 23) and Copepods (%FI = 23) in NEG.

A transition to shrimp was observed in the diet of medium (20–30 cm) redfish, with *P. borealis* as the main prey (%FI = 27). This was followed by the amphipod *Themisto libellula* (%FI = 19) and Other Euphausiids (Digested Euphausiidae and *Meganyciphanes norvegica*, %FI = 17). *P. borealis* was mainly found in stomachs collected in NWG and LC (%FI = 41 and 30, respectively) while *T. libellula* was exclusively found in NEG, and in very high amounts (%FI = 52).



The diet of large ( $\geq 30$  cm) redfish was strongly dominated by shrimp and fish categories (%FI = 88). The shrimp *P. multidentata* was the major prey type consumed overall (%FI = 58) and was the predominant prey in NEG (%FI = 79). Cannibalism was observed in large redfish (%FI = 14) but this was only observed in LC (%FI = 43). Stomachs from NWG were dominated by Other Fish (mainly *A. risso*) (%FI = 46) and the shrimp *P. borealis* (%FI = 45), but these results are based on only four redfish.

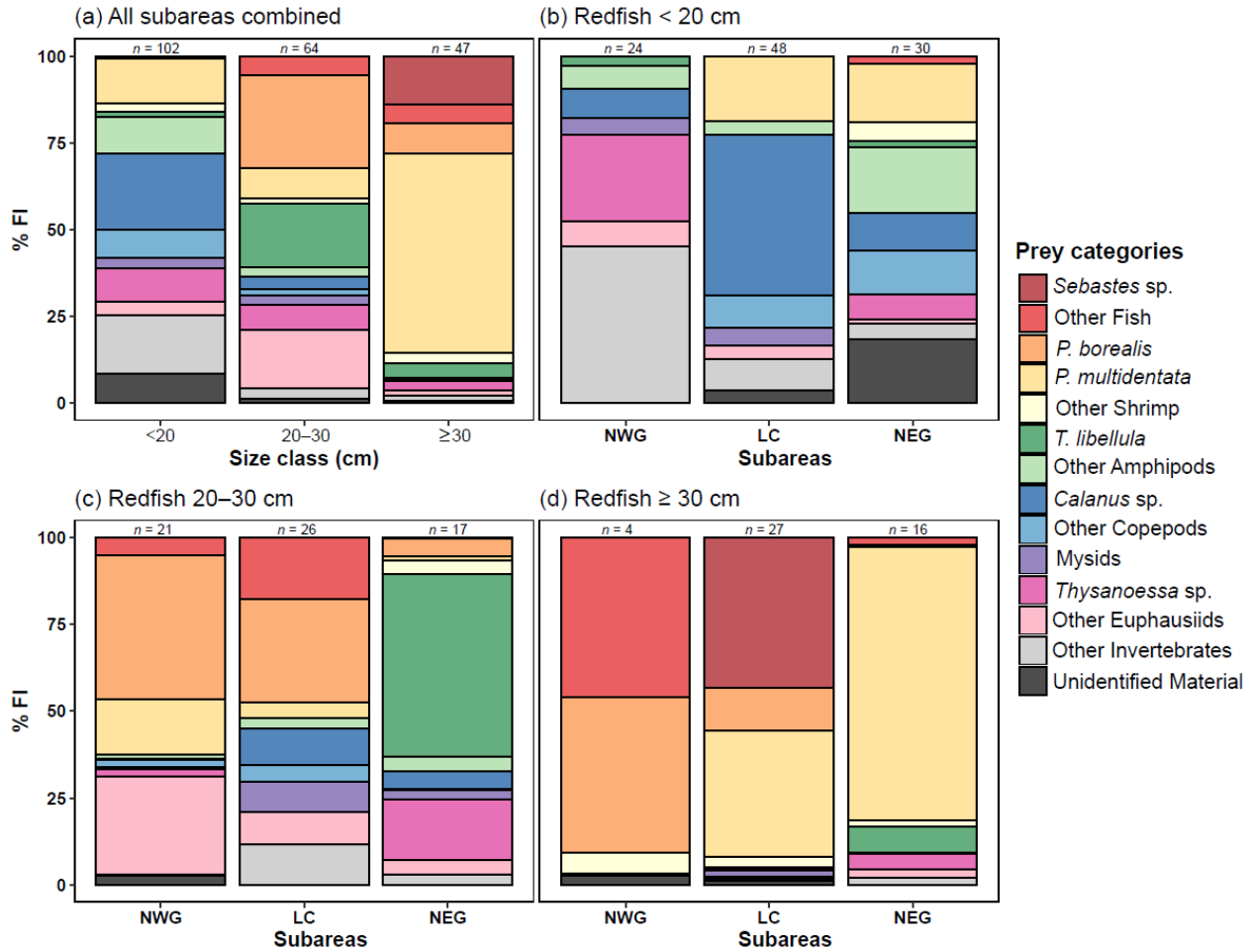
**Supplementary Table 2.1** Equations used to describe the redfish diet according to stomach content analysis.

<b>Equations</b>	
<b>Partial stomach fullness index (PFI)</b>	
$PFI_{ij} = M_{ij} \times L_j^{-b} \times 10^4$	<p><math>M_{ij}</math> is the mass of prey <math>i</math> in redfish <math>j</math>, <math>L_j</math> is the FL (cm) of redfish <math>j</math> and <math>b</math> is the specific allometric exponent calculated for redfish (<math>b = 3.19</math>), corresponding to the slope of the linear relationship of <math>\log(\text{mass})</math> and <math>\log(\text{FL})</math> of redfish (Brown-Vuillemin <i>et al.</i>, 2022)</p>
<b>Mean PFI</b>	
$PFI_i = \frac{1}{N} \times \sum_{j=1}^N PFI_{ij}$	<p>Where <math>N</math> is the number of redfish</p>
<b>Percentage fullness index (%FI)</b>	
$\%FI_i = \frac{PFI_i}{TFI} \times 100$	
<b>Total stomach fullness index (TFI)</b>	
$TFI_j = \sum_{i=1}^I PFI_{ij}$	<p>Total stomach fullness index <math>TFI_j</math> was the sum of all <math>PFI_i</math> for a redfish <math>j</math> and <math>I</math> represents the number of different prey taxa found in the sample</p>
$TFI = \frac{1}{N} \times \sum_{j=1}^N TFI_j$	

**Supplementary Table 2.2** Diet composition of redfish from stomach contents analysis expressed in percentage fullness index (%FI) according to three redfish size classes and subareas (NWG, North-West Gulf; LC, Laurentian Channel and NEG, North-East Gulf).

Prey	n	All stomachs		< 20				20–30				≥ 30			
		213	All	NWG	LC	NEG	All	NWG	LC	NEG	All	NWG	LC	NEG	
<b>FISH</b>		<b>8.2</b>	<b>0.8</b>	-	-	<b>2.1</b>	<b>5.4</b>	<b>5.2</b>	<b>17.8</b>	<b>0.3</b>	<b>19.5</b>	<b>45.9</b>	<b>43.3</b>	<b>2.0</b>	
Digested Fish		1.1	0.8	-	-	2.1	2.4	1.2	11.3	0.3	0.2	-	-	0.4	
Aulopiformes	<i>Arctozenus risso</i>	1.4	-	-	-	-	-	-	-	-	4.4	45.6	-	-	
Osmeriformes	<i>Mallotus villosus</i>	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	0.9	-	-	1.5	
	<i>Melanostigma atlanticum</i>	0.9	-	-	-	-	3.0	4.0	6.5	-	T	0.3	-	-	
Scorpaeniformes	<i>Sebastes</i> sp.*	4.5	-	-	-	-	-	-	-	-	13.9	-	43.3	-	
<b>SHRIMP</b>		<b>38.8</b>	<b>15.2</b>	-	<b>18.6</b>	<b>22.5</b>	<b>37.1</b>	<b>57.2</b>	<b>34.1</b>	<b>10.3</b>	<b>68.9</b>	<b>50.8</b>	<b>51.7</b>	<b>81.4</b>	
Digested Shrimp		1.5	2.2	-	-	5.6	T	T	-	T	2.0	5.4	3.2	0.8	
Pandalidae	<i>Pandalus borealis</i> *	10.5	-	-	-	-	26.7	41.4	29.7	5.0	8.6	44.8	12.3	0.6	
	<i>Pandalus</i> sp.	0.6	-	-	-	-	1.4	-	-	4.0	0.7	0.6	-	1.1	
Pasiphaeidae	<i>Pasiphaea multidentata</i> *	26.2	12.9	-	18.6	16.8	8.9	15.7	4.4	1.3	57.6	-	36.2	78.9	
<b>AMPHIPOD</b>		<b>12.3</b>	<b>12.2</b>	<b>9.4</b>	<b>4.2</b>	<b>20.7</b>	<b>21.2</b>	<b>1.4</b>	<b>3.0</b>	<b>56.7</b>	<b>4.5</b>	-	<b>0.2</b>	<b>7.6</b>	
Digested Amphipod		T	-	-	-	T	-	-	-	-	T	-	T	-	
Gammaridea	Digested Gammaridea	0.1	0.2	-	-	0.6	T	-	-	T	-	-	-	-	
	<i>Themisto abyssorum</i>	0.5	1.3	-	-	3.3	-	-	-	-	T	-	-	0.1	
	<i>Themisto compressa</i>	0.3	0.6	-	-	1.6	0.1	-	-	0.2	0.1	-	-	0.1	
	<i>Themisto libellula</i> *	7.2	1.4	2.8	-	1.6	18.5	-	-	52.4	4.2	-	-	7.3	
	<i>Themisto</i> sp.	4.0	8.3	6.6	4.2	12.8	2.5	1.4	3.0	3.7	0.2	-	0.2	0.1	
	Digested Lysianassidae	T	-	-	-	T	0.2	-	-	0.5	-	-	-	-	
Maeridae	<i>Maera loveni</i>	0.1	0.3	-	-	0.8	-	-	-	-	-	-	-	-	
<b>COPEPOD</b>		<b>13.3</b>	<b>30.0</b>	<b>8.6</b>	<b>55.3</b>	<b>23.2</b>	<b>5.3</b>	<b>2.2</b>	<b>15.5</b>	<b>5.3</b>	<b>0.2</b>	-	<b>0.5</b>	<b>0.1</b>	
Digested Copepod		0.2	0.4	-	0.4	0.8	-	-	-	-	-	-	-	-	
Calanoida	Digested Calanoida	2.8	5.9	0.1	6.5	9.4	1.8	2.0	4.7	0.2	-	-	-	-	
	<i>Calanus hyperboreus</i>	0.6	1.5	-	4.4	-	T	-	-	0.1	T	-	0.1	-	
	<i>Calanus</i> sp.*	9.0	20.5	8.4	41.7	10.7	3.5	0.2	10.7	5.0	0.2	-	0.5	0.1	
Euchaetidae	<i>Paraeuchaeta norvegica</i>	0.1	0.2	-	-	0.5	-	-	-	-	-	-	-	-	
	<i>Metridia</i> sp.	0.6	1.5	T	2.4	1.8	T	-	0.1	-	-	-	-	-	
<b>MYSID</b>		<b>2.1</b>	<b>3.0</b>	<b>4.6</b>	<b>5.4</b>	-	<b>2.6</b>	<b>0.7</b>	<b>8.5</b>	<b>2.7</b>	<b>0.7</b>	<b>0.6</b>	<b>1.9</b>	<b>0.0</b>	
	<i>Boreomysis</i> sp.	1.8	3.0	4.4	5.4	-	1.6	0.7	8.5	-	0.7	0.6	1.9	-	
	<i>Mysis</i> sp.	0.3	-	-	-	-	1.0	-	-	2.7	-	-	-	-	
	<i>Pseudomma</i> sp.	T	0.1	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Digested Mysidae	T	T	-	T	-	-	-	-	-	T	-	-	T	
<b>EUPHAUSIID</b>		<b>13.5</b>	<b>13.3</b>	<b>32.2</b>	<b>3.8</b>	<b>8.7</b>	<b>24.1</b>	<b>30.5</b>	<b>9.4</b>	<b>21.7</b>	<b>4.2</b>	-	<b>0.4</b>	<b>7.0</b>	
Euphausiidae	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	1.1	-	-	-	-	2.3	0.7	9.4	1.4	1.3	-	0.4	2.0	
	<i>Thysanoessa</i> sp.*	6.6	9.7	25.0	-	7.5	7.2	2.1	-	17.3	2.5	-	-	4.4	
	Digested Euphausiidae	5.8	3.7	7.2	3.8	1.2	14.7	27.6	-	3.0	0.4	-	-	0.7	
<b>OTHER INVERTEBRATES</b>		<b>7.9</b>	<b>16.8</b>	<b>45.3</b>	<b>9.0</b>	<b>4.5</b>	<b>3.0</b>	<b>0.3</b>	<b>11.6</b>	<b>2.9</b>	<b>1.4</b>	-	<b>0.7</b>	<b>2.0</b>	
Cephalopoda	<i>Rossia</i> sp.	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	0.5	-	-	0.8	
Crustacea	Digested Crustacea	7.7	16.8	45.3	9.0	4.5	3.0	0.3	11.6	2.9	0.9	-	0.7	1.1	
<b>DIGESTED / UNIDENTIFIED</b>		<b>3.9</b>	<b>8.6</b>	-	<b>3.7</b>	<b>18.3</b>	<b>1.2</b>	<b>2.5</b>	-	-	<b>0.6</b>	<b>2.7</b>	<b>1.2</b>	-	

T, Trace (%FI < 0.1). The contribution of the eight broad taxonomic categories is in bold. \*= Main prey specific taxa.



**Figure 2.4.** Contribution of the fourteen prey categories to redfish diet in visual examination of stomach contents, expressed as percentage of fullness index (%FI) for (a) three redfish size classes in all subareas combined and (b–d) according to each size class and subarea. Stomach sample size is indicated on each panel.

### 2.7.3 Fatty acid profiles of prey

Multivariate analyses were performed on the 19 FA recorded in prey samples (**Supplementary Table 2.3**). Significant variations in FA composition were found among the different prey ( $F_{7,30} = 17.13$ ;  $P$ -value = 0.001). Overall, 13 FA were responsible for 80 % of the dissimilarity among prey (SIMPER analyses) including: 14:0, 16:0, 18:0, 20:0, 16:1n7, 17:1n?, 18:1n9, 20:1n?, 22:1n9, 24:1n9, 18:2n6, 20:5n3 and 22:6n3 (**Figure 2.5**). All prey species differed significantly from each other in their FA composition, except that *Sebastes* sp. could not be distinguished from *M. villosus*, *T. compressa* and *T. abyssorum* ( $P$ -value > 0.05, **Supplementary Table 2.4**). Pairwise analyses and nMDS showed that *Calanus* sp. was largely differentiated from other prey taxa and was associated mainly with the the monosaturated FA (MUFA) 16:1n7 and the the polyunsaturated FA (PUFA) 20:5n3 (26 and 12 %, respectively, **Supplementary Table 2.3**). Similarly, the two shrimp *P. borealis* and *P. multidentata* were differentiated from other prey species mainly due to the influence of the MUFA 24:1n9 (2.8 % and 3.7 %, respectively) and the PUFA 18:2n6 (2.5 % and 3.6 %, respectively) and 22:6n3 (6.1 % and 6.8 %, respectively, **Supplementary Table 2.3**). The amphipod *T. libellula* was also distinct from other prey taxa (pairwise  $P$ -value < 0.05) and seemed to be associated with SFA 14:0 (7.8 %) and MUFA 20:1n? (12.3 %, **Supplementary Table 2.3**).

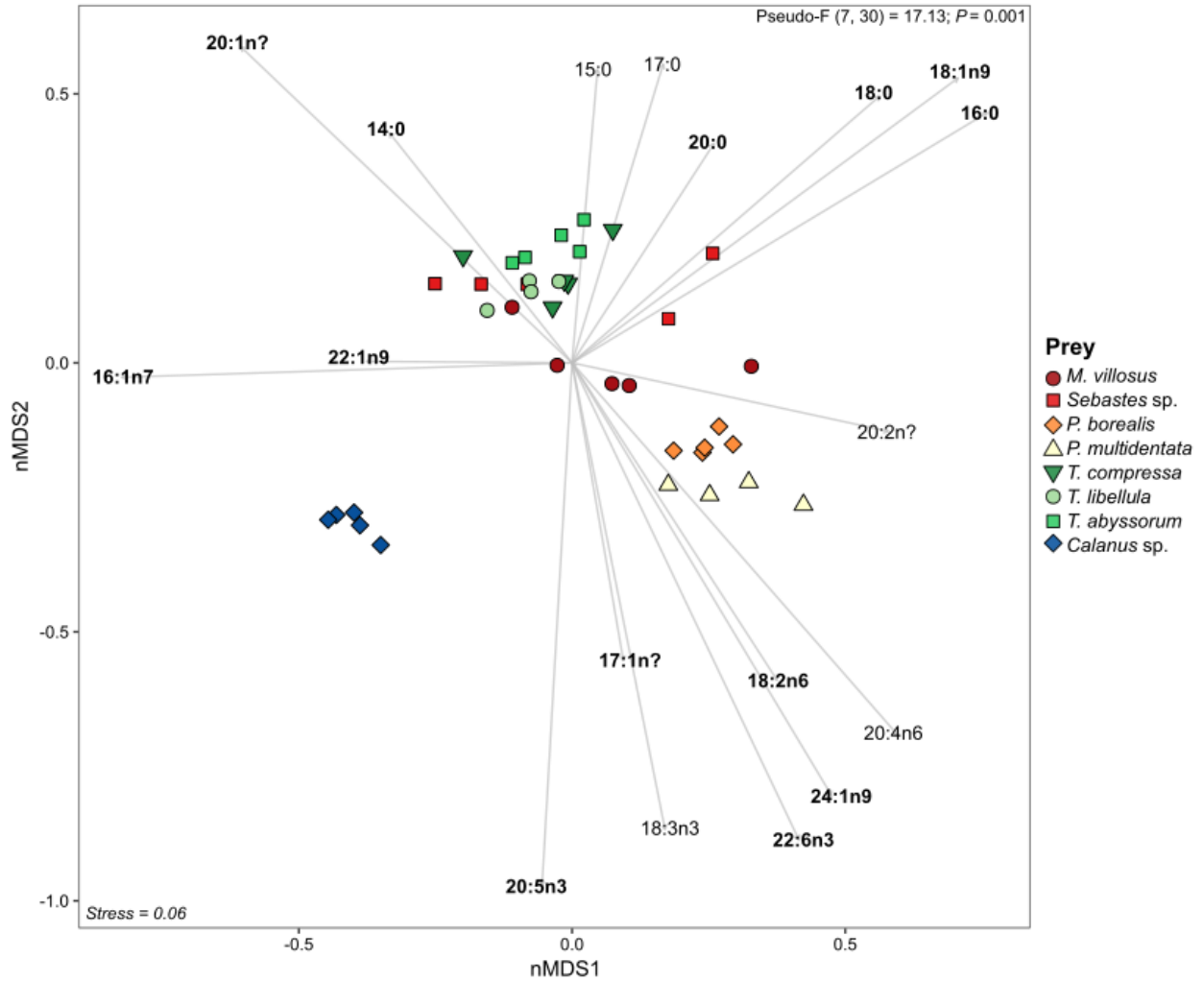
### 2.7.4 Fatty acid profiles of redfish livers and relation with prey

The FA profiles of all livers (350 redfish, **Table 1**) were dominated by MUFA, which comprised 75 % of FA contents. The 18:1n9 (28.4 % of the total FA) was the main FA, followed by 22:1n9 (17.8 %), 20:1n? (16.4 %), 16:1n7 (11.2 %) and the saturated FA (SFA) 16:0 (8.9 %) (**Supplementary Table 2.5**).

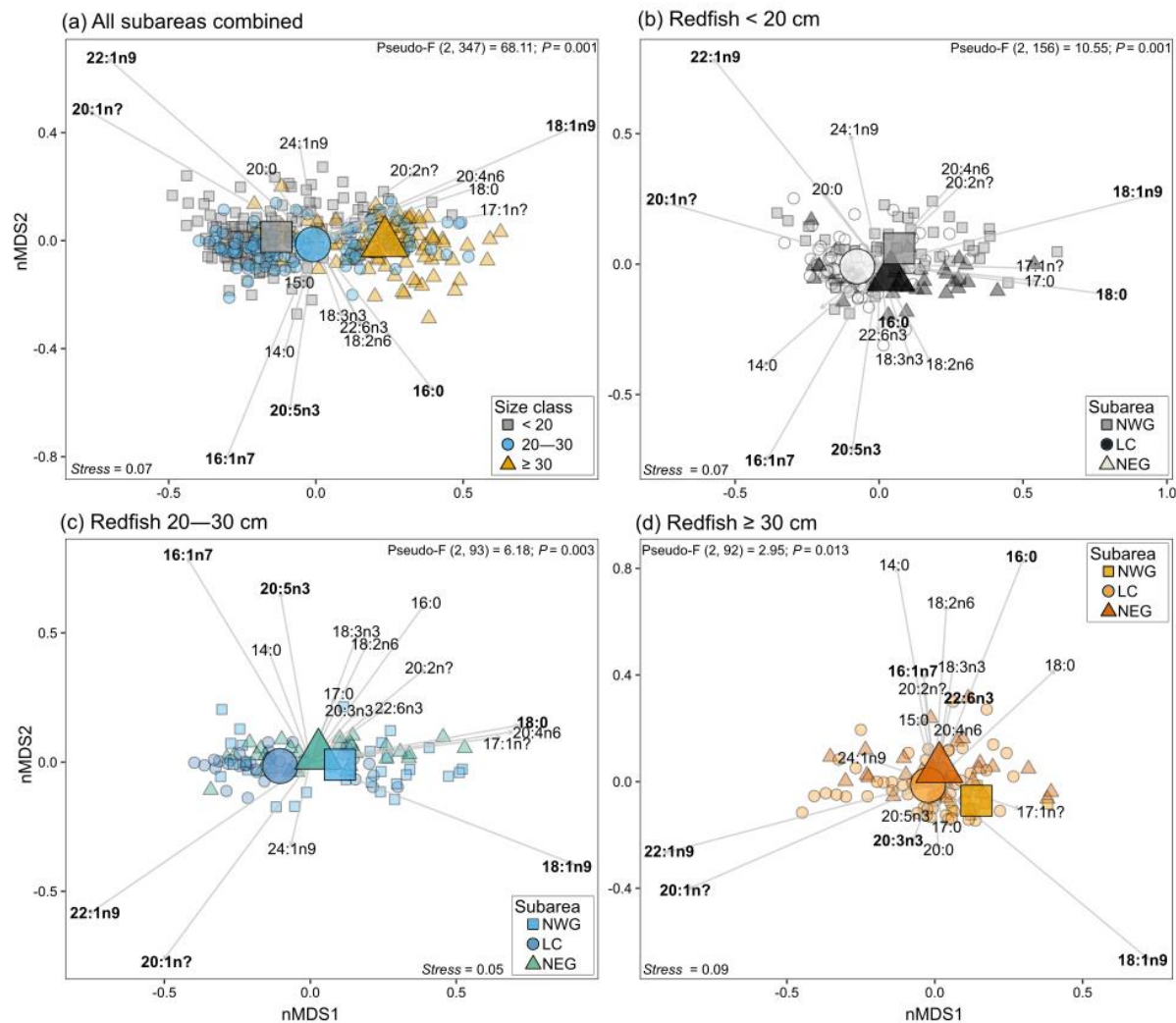
**Effect of redfish size on fatty acid signatures** – Multivariate analysis showed variations in FA composition among the three redfish size classes ( $F_{2,347} = 68.11$ ;  $P$ -value = 0.001) (**Figure 2.6a**). Pairwise comparisons indicated differences ( $P$ -value = 0.001) among all size classes (**Supplementary Table 2.5**). SIMPER analyses identified six FA that explained at least 80 % of the dissimilarities among size classes including: 16:0, 16:1n7, 18:1n9, 20:1n?, 22:1n9 and 20:5n3. According to nMDS, the FA signatures of small (< 20 cm) redfish were associated with the MUFA

22:1n9 and 20:1n? (21.7 and 18.4 %, respectively, **Supplementary Table 2.5**) where 20:1n? could be linked with profile of *T. libellula* (**Figure 2.5-2.6a**). The FA signatures of medium (20–30 cm) redfish was influenced by the MUFA 16:1n7 (12.1 %) and the PUFA 20:5n3 (5.9 %), which related to FA signatures of *Calanus* sp. (**Figure 2.5-2.6a**). The FA signatures of large ( $\geq 30$  cm) redfish were influenced by the MUFA 18:1n9 (36.7 %), followed by the SFA 16:0 (11.2 %) which could be linked with FA profiles of fish prey more than those of amphipods (**Figure 2.5-2.6a**), based on the knowledge acquired through the SCA (**Figure 2.4** and [Brown-Vuillemin et al., 2022](#)). To a lesser extent, the FA signatures of large redfish also seemed influenced by the FA that were instrumental in discriminating the shrimp species *P. borealis* and *P. multidentata* from other prey species (18:2n6 and 22:6n3, **Figure 2.5-2.6a**).

**Spatial variability on redfish fatty acid signatures** – Multivariate analysis performed on redfish livers from different subareas revealed spatial differences in the relationship between FA composition and fish size ( $P$ -value  $< 0.05$ , **Figure 2.6b-d**). For small ( $< 20$  cm) redfish, pairwise comparisons showed that all subareas were different ( $P$ -value  $< 0.05$ , **Supplementary Table 2.6**). nMDS revealed that the MUFA 20:1n? and 22:1n9 were associated with small redfish from the LC subarea (12.5 and 19.3 respectively) (**Figure 2.6b, Supplementary Table 2.5**). For medium-sized (20–30 cm) redfish, pairwise comparisons did not reveal differences between NWG and NEG but these both subareas were different from LC (**Supplementary Table 2.6**). According to nMDS, medium redfish from LC were associated with the MUFA 16:1n7 and the PUFA 20:5n3 (13.1 and 6.0 %, respectively) (**Figure 2.6c**). For large ( $\geq 30$  cm) redfish, pairwise comparisons indicated that only NWG was significantly different from the two other subareas, due to high a MUFA 18:1n9 contribution (44.5 %) (**Figure 2.6d**). For each size class, the MUFA 22:1n9 (24, 20 and 12 % for  $< 20$ , 20–30 and  $\geq 30$  cm, respectively) and 20:1n? (19, 18 and 14 % for  $< 20$ , 20–30 and  $\geq 30$  cm, respectively) was always associated to the subarea LC while the MUFA 18:1n9 was always associated with the subarea NWG (27, 32 and 45 % for  $< 20$ , 20–30 and  $\geq 30$  cm, respectively) (**Supplementary Table 2.5**).



**Figure 2.5** Non-parametric multidimensional scaling (nMDS) ordinations and PERMANOVA results (Pseudo-F with degrees of freedom and residuals) of the fatty acid composition in the prey species. FA in bold represent up to 80 % of dissimilarities (SIMPER analyses).



**Figure 2.6** Non-parametric multidimensional scaling (nMDS) ordinations and PERMANOVA results (Pseudo-F with degrees of freedom and residuals) of the fatty acid composition in redfish livers for **(a)** three redfish size classes in all subareas combined and **(b–d)** according to each size class and subarea. FA in bold represent up to 80 % of dissimilarities (SIMPER analyses). The centroid for each size class and subarea is represented by a largest symbol.



**Supplementary Table 2.3** Fatty acid composition (% total fatty acid) of prey species. Values are mean  $\pm$  standard error.

Prey analysed	FISH		SHRIMP		AMPHIPOD			COPEPOD	
	<i>M. villosus</i>	<i>Sebastes</i> sp.	<i>P. borealis</i>	<i>P. multidentata</i>	<i>T. compressa</i>	<i>T. libellula</i>	<i>T. abyssorum</i>	<i>Calanus</i> sp.	
Fatty acid	<i>n</i>	5	5	4	5	4	5	5	
Saturated FA									
14:0		5.21 $\pm$ 0.23	4.23 $\pm$ 0.47	4.28 $\pm$ 0.29	3.99 $\pm$ 0.24	6.98 $\pm$ 0.90	7.76 $\pm$ 0.10	6.14 $\pm$ 0.29	5.75 $\pm$ 0.12
15:0		0.72 $\pm$ 0.09	0.54 $\pm$ 0.16	0.59 $\pm$ 0.16	-	1.08 $\pm$ 0.31	0.71 $\pm$ 0.07	0.86 $\pm$ 0.06	0.37 $\pm$ 0.16
16:0		20.99 $\pm$ 1.71	17.33 $\pm$ 1.40	19.32 $\pm$ 0.49	15.95 $\pm$ 1.21	16.54 $\pm$ 1.58	17.98 $\pm$ 0.51	15.23 $\pm$ 0.55	5.67 $\pm$ 0.23
17:0		0.05 $\pm$ 0.05	0.32 $\pm$ 0.10	0.29 $\pm$ 0.08	-	0.26 $\pm$ 0.16	0.40 $\pm$ 0.04	0.45 $\pm$ 0.03	-
18:0		2.64 $\pm$ 0.26	5.76 $\pm$ 0.87	2.89 $\pm$ 0.22	3.82 $\pm$ 0.27	3.82 $\pm$ 0.40	2.19 $\pm$ 0.15	2.50 $\pm$ 0.15	-
20:0		0.54 $\pm$ 0.15	1.02 $\pm$ 0.18	0.37 $\pm$ 0.16	1.41 $\pm$ 0.84	2.09 $\pm$ 0.38	0.88 $\pm$ 0.15	0.79 $\pm$ 0.09	-
<b>Subtotal</b>		<b>30.14 <math>\pm</math> 1.92</b>	<b>29.20 <math>\pm</math> 2.44</b>	<b>27.72 <math>\pm</math> 0.75</b>	<b>25.17 <math>\pm</math> 2.46</b>	<b>30.77 <math>\pm</math> 3.19</b>	<b>29.92 <math>\pm</math> 2.83</b>	<b>25.97 <math>\pm</math> 0.72</b>	<b>11.79 <math>\pm</math> 0.35</b>
Monounsaturated FA									
16:1n7		11.18 $\pm$ 0.51	13.48 $\pm$ 2.52	7.29 $\pm$ 0.29	6.59 $\pm$ 0.70	13.01 $\pm$ 1.68	26.33 $\pm$ 0.46	13.11 $\pm$ 0.92	25.82 $\pm$ 0.58
17:1n?		0.21 $\pm$ 0.09	0.40 $\pm$ 0.20	0.69 $\pm$ 0.25	1.32 $\pm$ 0.49	0.30 $\pm$ 0.19	0.47 $\pm$ 0.06	0.51 $\pm$ 0.03	1.09 $\pm$ 0.11
18:1n9		16.32 $\pm$ 1.67	17.56 $\pm$ 2.06	18.49 $\pm$ 0.81	20.08 $\pm$ 1.28	16.17 $\pm$ 1.21	19.49 $\pm$ 1.09	21.74 $\pm$ 0.75	7.22 $\pm$ 0.52
20:1n?		14.32 $\pm$ 2.04	17.48 $\pm$ 1.73	7.47 $\pm$ 0.44	8.57 $\pm$ 0.95	17.82 $\pm$ 2.66	12.26 $\pm$ 0.61	21.74 $\pm$ 0.57	16.36 $\pm$ 0.29
22:1n9		15.60 $\pm$ 2.51	17.32 $\pm$ 1.52	16.34 $\pm$ 1.78	11.01 $\pm$ 1.77	18.35 $\pm$ 2.20	8.54 $\pm$ 0.72	13.39 $\pm$ 0.57	16.66 $\pm$ 0.19
24:1n9		2.12 $\pm$ 0.25	1.45 $\pm$ 0.45	2.79 $\pm$ 0.07	3.66 $\pm$ 0.30	1.00 $\pm$ 0.26	0.66 $\pm$ 0.06	0.69 $\pm$ 0.06	2.06 $\pm$ 0.13
<b>Subtotal</b>		<b>59.75 <math>\pm</math> 3.22</b>	<b>67.68 <math>\pm</math> 2.83</b>	<b>53.06 <math>\pm</math> 1.33</b>	<b>51.24 <math>\pm</math> 2.70</b>	<b>66.64 <math>\pm</math> 2.76</b>	<b>67.75 <math>\pm</math> 4.21</b>	<b>71.17 <math>\pm</math> 0.79</b>	<b>69.21 <math>\pm</math> 0.71</b>
Polyunsaturated FA									
18:2n6		1.86 $\pm$ 0.28	1.35 $\pm$ 0.25	2.52 $\pm$ 0.31	3.61 $\pm$ 0.30	1.89 $\pm$ 0.51	1.43 $\pm$ 0.09	1.74 $\pm$ 0.14	2.03 $\pm$ 0.20
18:3n3		0.76 $\pm$ 0.13	-	0.78 $\pm$ 0.09	1.56 $\pm$ 0.14	-	0.20 $\pm$ 0.12	0.22 $\pm$ 0.14	1.06 $\pm$ 0.10
20:2n?		0.50 $\pm$ 0.11	0.12 $\pm$ 0.12	0.49 $\pm$ 0.08	1.15 $\pm$ 0.10	0.47 $\pm$ 0.20	0.44 $\pm$ 0.04	0.51 $\pm$ 0.03	-
20:4n6		0.63 $\pm$ 0.21	-	1.85 $\pm$ 0.19	2.07 $\pm$ 0.16	-	-	-	0.27 $\pm$ 0.27
20:3n3		-	-	-	-	-	-	-	-
20:5n3		3.44 $\pm$ 0.74	0.56 $\pm$ 0.37	7.52 $\pm$ 0.21	8.38 $\pm$ 0.16	0.11 $\pm$ 0.11	0.09 $\pm$ 0.09	0.20 $\pm$ 0.12	11.76 $\pm$ 0.17
22:6n3		2.91 $\pm$ 0.61	1.09 $\pm$ 0.60	6.06 $\pm$ 0.21	6.82 $\pm$ 0.68	0.13 $\pm$ 0.13	0.17 $\pm$ 0.10	0.18 $\pm$ 0.11	3.88 $\pm$ 0.09
<b>Subtotal</b>		<b>10.11 <math>\pm</math> 1.57</b>	<b>3.12 <math>\pm</math> 1.18</b>	<b>19.22 <math>\pm</math> 0.63</b>	<b>23.59 <math>\pm</math> 1.18</b>	<b>2.59 <math>\pm</math> 0.65</b>	<b>2.33 <math>\pm</math> 0.19</b>	<b>2.86 <math>\pm</math> 0.50</b>	<b>19.00 <math>\pm</math> 0.43</b>

?, position of the double bond closest to the terminal methyl group unknown

**Supplementary Table 2.4** Statistical comparison of FA composition of common prey species of redfish: PERMANOVA results followed by pairwise comparisons, including FAs that contributed most to dissimilarity.

Source	DF	Pseudo-F	P-value
Prey taxa (Figure 5)	7	17.127	<b>0.001</b>
Residuals	30		

Levels	P-value	Contribution (%) to dissimilarity
<i>M. villosus</i> : <i>Sebastes</i> sp.	0.100	
<i>M. villosus</i> : <i>P. borealis</i>	<b>0.016</b>	20:1n? (19); 22:1n9 (14); 20:5n3 (11); 16:1n7 (11); 18:1n9 (11); 22:6n3 (9); 16:0 (8)
<i>M. villosus</i> : <i>P. multidentata</i>	<b>0.016</b>	20:1n? (13); 22:1n9 (13); 16:0 (11); 20:5n3 (10); 18:1n9 (10); 16:1n7 (10); 22:6n3 (8); 18:2n6 (4); 24:1n9 (3)
<i>M. villosus</i> : <i>T. compressa</i>	<b>0.033</b>	20:1n? (15); 22:1n9 (15); 16:0 (13); 18:1n9 (9); 20:5n3 (9); 22:6n3 (7); 16:1n7 (7); 14:0 (5); 20:0 (4)
<i>M. villosus</i> : <i>T. libellula</i>	<b>0.007</b>	16:1n7 (31); 22:1n9 (16); 18:1n9 (9); 20:1n? (8); 16:0 (70); 20:5n3 (7); 22:6n3 (6)
<i>M. villosus</i> : <i>T. abyssorum</i>	<b>0.007</b>	20:1n? (20); 18:1n9 (15); 16:0 (15); 22:1n9 (12); 20:5n3 (9); 22:6n3 (7); 16:1n7 (6)
<i>M. villosus</i> : <i>Calanus</i> sp.	<b>0.009</b>	16:0 (24); 16:1n7 (23); 18:1n9 (14); 20:5n3 (13); 22:1n9 (7)
<i>Sebastes</i> sp. : <i>P. borealis</i>	<b>0.004</b>	20:1n? (20); 20:5n3 (14); 16:1n7 (12); 22:6n3 (10); 18:1n9 (8); 22:1n9 (8); 16:0 (7); 18:0 (6)
<i>Sebastes</i> sp. : <i>P. multidentata</i>	<b>0.010</b>	20:1n? (15); 20:5n3 (13); 16:1n7 (12); 22:1n9 (11); 22:6n3 (10); 18:1n9 (8); 16:0 (5); 18:2n6 (4); 24:1n9 (4)
<i>Sebastes</i> sp. : <i>T. compressa</i>	0.587	
<i>Sebastes</i> sp. : <i>T. libellula</i>	<b>0.007</b>	16:1n7 (28); 22:1n9 (19); 20:1n? (12); 18:1n9 (9); 18:0 (8); 14:0 (8)
<i>Sebastes</i> sp. : <i>T. abyssorum</i>	0.109	
<i>Sebastes</i> sp. : <i>Calanus</i> sp.	<b>0.008</b>	16:1n7 (18); 16:0 (17); 20:5n3 (17); 18:1n9 (15); 18:0 (9); 20:1n? (5)
<i>P. borealis</i> : <i>P. multidentata</i>	<b>0.007</b>	22:1n9 (22); 16:0 (14); 18:1n9 (10); 20:1n? (7); 20:0 (5); 16:1n7 (5); 22:6n3 (5); 18:2n6 (4); 17:1n? (4); 18:0 (4)
<i>P. borealis</i> : <i>T. compressa</i>	<b>0.006</b>	20:1n? (20); 20:5n3 (14); 22:6n3 (11); 16:1n7 (11); 22:1n9 (9); 16:0 (6); 14:0 (5); 18:1n9 (5)
<i>P. borealis</i> : <i>T. libellula</i>	<b>0.010</b>	16:1n7 (32); 22:1n9 (13); 20:5n3 (12); 22:6n3 (10); 20:1n? (8); 14:0 (6)
<i>P. borealis</i> : <i>T. abyssorum</i>	<b>0.010</b>	20:1n? (27); 20:5n3 (14); 22:6n3 (11); 16:1n7 (11); 16:0 (8); 22:1n9 (7); 18:1n9 (6)
<i>P. borealis</i> : <i>Calanus</i> sp.	<b>0.009</b>	16:1n7 (26); 16:0 (19); 18:1n9 (16); 20:1n9 (12); 20:5n3 (6); 22:1n9 (5)
<i>P. multidentata</i> : <i>T. compressa</i>	<b>0.011</b>	20:1n? (15); 20:5n3 (13); 22:1n9 (12); 22:6n3 (11); 16:1n7 (10); 18:1n9 (6); 16:0 (5); 14:0 (5); 24:1n9 (4)
<i>P. multidentata</i> : <i>T. libellula</i>	<b>0.022</b>	16:1n7 (30); 20:5n3 (13); 22:6n3 (10); 14:0 (6); 20:1n? (6); 22:1n9 (6); 24:1n9 (5); 18:1n9 (4) 16:0 (4)
<i>P. multidentata</i> : <i>T. abyssorum</i>	<b>0.006</b>	20:1n? (23); 20:5n3 (14); 22:6n3 (11); 16:1n7 (11); 22:1n9 (5); 24:1n9 (5); 18:1n9 (5); 14:0 (4); 16:0 (4)
<i>P. multidentata</i> : <i>Calanus</i> sp.	<b>0.009</b>	16:1n7 (25); 18:1n9 (17); 16:0 (13); 20:1n? (10); 22:1n9 (7); 18:0 (5); 20:5n3 (4)
<i>T. compressa</i> : <i>T. libellula</i>	<b>0.020</b>	16:1n7 (30); 22:1n9 (22); 20:1n? (13); 18:1n9 (9); 16:0 (6)
<i>T. compressa</i> : <i>T. abyssorum</i>	<b>0.017</b>	20:1n? (19); 18:1n9 (18); 22:1n9 (16); 16:1n7 (12); 16:0 (10); 14:0 (5); 18:0 (4)
<i>T. compressa</i> : <i>Calanus</i> sp.	<b>0.004</b>	16:1n7 (18); 20:5n3 (17); 16:0 (16); 18:1n9 (13); 20:1n? (7); 18:0 (5); 22:6n3 (5)
<i>T. libellula</i> : <i>T. abyssorum</i>	<b>0.005</b>	16:1n7 (36); 20:1n? (26); 22:1n9 (13); 16:0 (8)
<i>T. libellula</i> : <i>Calanus</i> sp.	<b>0.015</b>	16:0 (19); 18:1n9 (19); 20:5n3 (18); 22:1n9 (13); 20:1n? (6); 22:6n3 (6)
<i>T. abyssorum</i> : <i>Calanus</i> sp.	<b>0.010</b>	18:1n9 (21); 16:1n7 (18); 20:5n3 (17); 16:0 (14); 20:1n? (8); 22:6n3 (5)

**Bold indicates significant values adjusted (P < 0.05). DF, degrees of freedom.**

**Supplementary Table 2.5** Fatty acid composition (% total fatty acid) of the redfish livers according to three redfish size classes and subareas. Values are mean  $\pm$  standard error.

Fatty acid	n	All livers				< 20				20–30				$\geq 30$			
		350	All	NWG	LC	NEG	All	NWG	LC	NEG	All	NWG	LC	NEG			
<b>Saturated FA</b>																	
14:0		1.84 $\pm$ 0.04	1.86 $\pm$ 0.06	1.78 $\pm$ 0.12	2.01 $\pm$ 0.10	1.71 $\pm$ 0.09	1.73 $\pm$ 0.05	1.78 $\pm$ 0.10	1.78 $\pm$ 0.08	1.65 $\pm$ 0.08	1.90 $\pm$ 0.07	1.43 $\pm$ 0.12	1.86 $\pm$ 0.08	2.13 $\pm$ 0.16			
15:0		0.24 $\pm$ 0.01	0.25 $\pm$ 0.01	0.23 $\pm$ 0.02	0.26 $\pm$ 0.01	0.25 $\pm$ 0.02	0.23 $\pm$ 0.01	0.26 $\pm$ 0.02	0.22 $\pm$ 0.01	0.20 $\pm$ 0.02	0.25 $\pm$ 0.02	0.26 $\pm$ 0.03	0.27 $\pm$ 0.03	0.20 $\pm$ 0.04			
16:0		8.94 $\pm$ 0.13	7.78 $\pm$ 0.10	7.92 $\pm$ 0.22	7.80 $\pm$ 0.13	7.62 $\pm$ 0.18	8.62 $\pm$ 0.19	9.70 $\pm$ 0.47	7.88 $\pm$ 0.18	8.50 $\pm$ 0.28	11.20 $\pm$ 0.30	10.70 $\pm$ 0.61	10.84 $\pm$ 0.38	12.17 $\pm$ 0.55			
17:0		0.10 $\pm$ 0.01	0.10 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.02	0.09 $\pm$ 0.01	0.10 $\pm$ 0.01	0.10 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.02	0.10 $\pm$ 0.01	0.09 $\pm$ 0.01	0.08 $\pm$ 0.01	0.14 $\pm$ 0.04	0.06 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.02			
18:0		2.75 $\pm$ 0.08	2.72 $\pm$ 0.13	2.88 $\pm$ 0.31	2.34 $\pm$ 0.13	3.11 $\pm$ 0.26	2.61 $\pm$ 0.16	2.97 $\pm$ 0.41	2.11 $\pm$ 0.18	2.86 $\pm$ 0.21	2.94 $\pm$ 0.12	3.21 $\pm$ 0.59	2.77 $\pm$ 0.14	3.24 $\pm$ 0.25			
20:0		0.11 $\pm$ 0.01	0.13 $\pm$ 0.01	0.14 $\pm$ 0.02	0.14 $\pm$ 0.02	0.12 $\pm$ 0.02	0.12 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.02	0.13 $\pm$ 0.02	0.11 $\pm$ 0.02	0.05 $\pm$ 0.01	0.09 $\pm$ 0.03	0.06 $\pm$ 0.01	0.02 $\pm$ 0.01			
<b>Subtotal</b>		<b>13.97 <math>\pm</math> 0.18</b>	<b>12.84 <math>\pm</math> 0.19</b>	<b>13.05 <math>\pm</math> 0.50</b>	<b>12.64 <math>\pm</math> 0.26</b>	<b>12.91 <math>\pm</math> 0.24</b>	<b>13.41 <math>\pm</math> 0.30</b>	<b>14.93 <math>\pm</math> 0.73</b>	<b>12.23 <math>\pm</math> 0.30</b>	<b>13.41 <math>\pm</math> 0.43</b>	<b>16.42 <math>\pm</math> 0.41</b>	<b>15.83 <math>\pm</math> 1.01</b>	<b>15.85 <math>\pm</math> 0.52</b>	<b>17.87 <math>\pm</math> 0.72</b>			
<b>Monounsaturated FA</b>																	
16:1n7		11.15 $\pm$ 0.19	11.84 $\pm$ 0.29	10.56 $\pm$ 0.73	12.46 $\pm$ 0.34	12.27 $\pm$ 0.41	12.13 $\pm$ 0.39	11.00 $\pm$ 1.03	13.06 $\pm$ 0.56	12.08 $\pm$ 0.41	8.99 $\pm$ 0.21	7.80 $\pm$ 0.50	8.71 $\pm$ 0.26	9.91 $\pm$ 0.41			
17:1n?		0.30 $\pm$ 0.01	0.24 $\pm$ 0.01	0.22 $\pm$ 0.03	0.20 $\pm$ 0.02	0.31 $\pm$ 0.02	0.28 $\pm$ 0.02	0.37 $\pm$ 0.04	0.21 $\pm$ 0.02	0.28 $\pm$ 0.03	0.43 $\pm$ 0.02	0.45 $\pm$ 0.04	0.43 $\pm$ 0.03	0.43 $\pm$ 0.05			
18:1n9		28.41 $\pm$ 0.53	23.30 $\pm$ 0.63	27.00 $\pm$ 1.35	19.96 $\pm$ 0.66	24.40 $\pm$ 1.16	28.72 $\pm$ 0.98	32.28 $\pm$ 2.02	25.21 $\pm$ 1.33	29.55 $\pm$ 1.62	36.66 $\pm$ 0.73	44.53 $\pm$ 1.61	36.40 $\pm$ 0.83	35.21 $\pm$ 1.52			
20:1n?		16.37 $\pm$ 0.21	18.35 $\pm$ 0.22	17.24 $\pm$ 0.49	19.28 $\pm$ 0.25	18.12 $\pm$ 0.40	16.48 $\pm$ 0.40	14.69 $\pm$ 0.79	18.06 $\pm$ 0.41	16.28 $\pm$ 0.78	12.96 $\pm$ 0.37	10.38 $\pm$ 1.11	13.69 $\pm$ 0.41	11.98 $\pm$ 0.79			
22:1n9		17.79 $\pm$ 0.37	21.73 $\pm$ 0.44	22.12 $\pm$ 0.84	23.47 $\pm$ 0.58	18.74 $\pm$ 0.80	17.47 $\pm$ 0.61	15.72 $\pm$ 1.17	20.25 $\pm$ 0.88	15.87 $\pm$ 0.98	11.52 $\pm$ 0.51	8.65 $\pm$ 1.12	12.17 $\pm$ 0.66	10.78 $\pm$ 0.93			
24:1n9		0.56 $\pm$ 0.02	0.60 $\pm$ 0.02	0.66 $\pm$ 0.05	0.55 $\pm$ 0.03	0.60 $\pm$ 0.04	0.48 $\pm$ 0.02	0.55 $\pm$ 0.04	0.47 $\pm$ 0.03	0.43 $\pm$ 0.04	0.58 $\pm$ 0.04	0.61 $\pm$ 0.14	0.63 $\pm$ 0.06	0.47 $\pm$ 0.08			
<b>Subtotal</b>		<b>74.59 <math>\pm</math> 0.26</b>	<b>76.06 <math>\pm</math> 0.33</b>	<b>77.80 <math>\pm</math> 0.64</b>	<b>75.92 <math>\pm</math> 0.51</b>	<b>74.45 <math>\pm</math> 0.47</b>	<b>75.56 <math>\pm</math> 0.41</b>	<b>74.60 <math>\pm</math> 0.85</b>	<b>77.25 <math>\pm</math> 0.56</b>	<b>74.49 <math>\pm</math> 0.62</b>	<b>71.14 <math>\pm</math> 0.53</b>	<b>72.42 <math>\pm</math> 1.26</b>	<b>72.03 <math>\pm</math> 0.64</b>	<b>68.78 <math>\pm</math> 1.01</b>			
<b>Polysaturated FA</b>																	
18:2n6		1.23 $\pm$ 0.03	1.20 $\pm$ 0.05	1.11 $\pm$ 0.06	1.19 $\pm$ 0.09	1.33 $\pm$ 0.09	0.99 $\pm$ 0.04	1.01 $\pm$ 0.07	0.88 $\pm$ 0.05	1.11 $\pm$ 0.07	1.53 $\pm$ 0.08	1.19 $\pm$ 0.13	1.53 $\pm$ 0.09	1.59 $\pm$ 0.17			
18:3n3		0.54 $\pm$ 0.02	0.57 $\pm$ 0.03	0.51 $\pm$ 0.03	0.56 $\pm$ 0.05	0.66 $\pm$ 0.06	0.43 $\pm$ 0.02	0.47 $\pm$ 0.04	0.37 $\pm$ 0.02	0.47 $\pm$ 0.04	0.60 $\pm$ 0.04	0.55 $\pm$ 0.08	0.58 $\pm$ 0.05	0.68 $\pm$ 0.09			
20:2n?		0.29 $\pm$ 0.01	0.25 $\pm$ 0.01	0.30 $\pm$ 0.03	0.21 $\pm$ 0.01	0.28 $\pm$ 0.02	0.23 $\pm$ 0.01	0.25 $\pm$ 0.02	0.18 $\pm$ 0.01	0.26 $\pm$ 0.03	0.42 $\pm$ 0.03	0.29 $\pm$ 0.05	0.42 $\pm$ 0.03	0.45 $\pm$ 0.06			
20:4n6		0.55 $\pm$ 0.02	0.41 $\pm$ 0.02	0.52 $\pm$ 0.04	0.33 $\pm$ 0.02	0.41 $\pm$ 0.03	0.46 $\pm$ 0.03	0.64 $\pm$ 0.07	0.32 $\pm$ 0.03	0.46 $\pm$ 0.05	0.87 $\pm$ 0.04	0.82 $\pm$ 0.08	0.90 $\pm$ 0.05	0.83 $\pm$ 0.08			
20:3n3		0.19 $\pm$ 0.01	0.16 $\pm$ 0.02	0.13 $\pm$ 0.03	0.16 $\pm$ 0.03	0.18 $\pm$ 0.04	0.16 $\pm$ 0.02	0.08 $\pm$ 0.02	0.22 $\pm$ 0.04	0.17 $\pm$ 0.04	0.28 $\pm$ 0.04	0.09 $\pm$ 0.06	0.30 $\pm$ 0.05	0.28 $\pm$ 0.06			
20:5n3		5.41 $\pm$ 0.11	5.49 $\pm$ 0.17	3.71 $\pm$ 0.17	6.09 $\pm$ 0.24	6.46 $\pm$ 0.30	5.85 $\pm$ 0.21	4.52 $\pm$ 0.31	5.97 $\pm$ 0.32	6.86 $\pm$ 0.34	4.83 $\pm$ 0.21	4.27 $\pm$ 0.52	4.73 $\pm$ 0.26	5.20 $\pm$ 0.43			
22:6n3		3.23 $\pm$ 0.07	3.01 $\pm$ 0.08	2.87 $\pm$ 0.14	2.89 $\pm$ 0.11	3.34 $\pm$ 0.19	2.91 $\pm$ 0.11	3.49 $\pm$ 0.25	2.58 $\pm$ 0.14	2.77 $\pm$ 0.12	3.92 $\pm$ 0.17	4.55 $\pm$ 0.29	3.67 $\pm$ 0.21	4.31 $\pm$ 0.36			
<b>Subtotal</b>		<b>11.45 <math>\pm</math> 0.17</b>	<b>11.10 <math>\pm</math> 0.25</b>	<b>9.15 <math>\pm</math> 0.31</b>	<b>11.44 <math>\pm</math> 0.36</b>	<b>12.64 <math>\pm</math> 0.48</b>	<b>11.03 <math>\pm</math> 0.26</b>	<b>10.47 <math>\pm</math> 0.41</b>	<b>10.52 <math>\pm</math> 0.43</b>	<b>12.10 <math>\pm</math> 0.46</b>	<b>12.44 <math>\pm</math> 0.36</b>	<b>11.75 <math>\pm</math> 0.90</b>	<b>12.12 <math>\pm</math> 0.42</b>	<b>13.35 <math>\pm</math> 0.83</b>			

?, position of the double bond closest to the terminal methyl group unknown

**Supplementary Table 2.6** Statistical comparison of FA composition between the three size classes of redfish and subareas: PERMANOVA results followed by pairwise comparisons, including FAs that contributed most to dissimilarity.

Source	DF	Pseudo-F	<i>P</i> -value
<b>Three redfish size classes (Figure 6a)</b>	2	68.113	<b>0.001</b>
Residuals	347		
	<b>Levels</b>	<b><i>P</i>-value</b>	<b>Contribution (%) to dissimilarity</b>
	<b>Small redfish (&lt; 20 cm) : Medium redfish (20–30 cm)</b>	<b>0.001</b>	18:1n9 (30); 22:1n9 (21); 16:1n7 (12); 20:1n? (11); 20:5n3 (7); 16:0 (5)
	<b>Medium redfish (20–30 cm) : Large redfish (≥ 30 cm)</b>	<b>0.001</b>	18:1n9 (28); 22:1n9 (19); 20:1n? (12); 16:1n7 (10); 16:0 (8); 20:5n3 (6)
	<b>Large redfish (≥ 30 cm) : Small redfish (&lt; 20 cm)</b>	<b>0.001</b>	18:1n9 (30); 22:1n9 (22); 20:1n? (12); 16:1n7 (8); 16:0 (8)
Source	DF	Pseudo-F	<i>P</i> -value
<b>Three subareas (Figure 6b)</b>	2	10.554	<b>0.001</b>
Residuals	156		
	<b>Levels</b>	<b><i>P</i>-value</b>	<b>Contribution (%) to dissimilarity</b>
	<b>NWG : LC</b>	<b>0.001</b>	18:1n9 (30); 22:1n9 (17); 16:1n7 (14); 20:1n? (10); 20:5n3 (8); 16:0 (5)
<b>Small redfish (&lt; 20 cm)</b>	<b>LC : NEG</b>	<b>0.001</b>	18:1n9 (27); 22:1n9 (22); 16:1n7 (10); 20:1n? (9); 20:5n3 (7); 18:0 (5)
	<b>NEG : NWG</b>	<b>0.004</b>	18:1n9 (28); 22:1n9 (19); 16:1n7 (13); 20:1n? (10); 20:5n3 (8); 18:0 (5)
Source	DF	Pseudo-F	<i>P</i> -value
<b>Three subareas (Figure 6c)</b>	2	6.183	<b>0.003</b>
Residuals	93		
	<b>Levels</b>	<b><i>P</i>-value</b>	<b>Contribution (%) to dissimilarity</b>
	<b>NWG : LC</b>	<b>0.005</b>	18:1n9 (30); 22:1n9 (17); 16:1n7 (14); 20:1n? (10); 20:5n3 (8); 18:0 (5)
<b>Medium redfish (20–30 cm)</b>	<b>LC : NEG</b>	<b>0.008</b>	18:1n9 (27); 22:1n9 (22); 16:1n7 (10); 20:1n? (9); 20:5n3 (7); 18:0 (5)
	<b>NEG : NWG</b>	0.111	
Source	DF	Pseudo-F	<i>P</i> -value
<b>Three subareas (Figure 6d)</b>	2	2.946	<b>0.013</b>
Residuals	92		
	<b>Levels</b>	<b><i>P</i>-value</b>	<b>Contribution (%) to dissimilarity</b>
	<b>NWG : LC</b>	<b>0.009</b>	18:1n9 (29); 22:1n9 (16); 20:1n? (14); 16:0 (8); 16:1n7 (6); 20:3n3 (6); 22:6n3 (5)
<b>Large redfish (≥ 30 cm)</b>	<b>LC : NEG</b>	0.119	
	<b>NEG : NWG</b>	<b>0.036</b>	18:1n9 (32); 22:1n9 (13); 20:1n? (12); 16:0 (8); 16:1n7 (8); 20:3n3 (6); 22:6n3 (4)

**Bold indicates significant values adjusted ( $P < 0.05$ ). DF, degrees of freedom.**

## 2.8 DISCUSSION

To our knowledge, the present study constitutes the first attempt of combining FA with SCA to assess the diet of redfish. As a boreal species characterized by relatively low metabolism compared to temperate species exposed to higher temperature, and with a life history involving the accumulation of significant energy reserves, the FA composition of energy reserve lipids in the liver could represent a longer-than-average integration period for redfish (Kirsch et al., 1998; Dalsgaard et al., 2003; Budge et al., 2011). By combining both methods of redfish diet determination and the database of FA composition for the most important redfish prey in nGSL, we were able to take advantage of FA as a biochemical tracer and infer diet over a longer time period, probably in the order of several weeks, compared to a few days for SCA.

SCA indicated that redfish captured in 2017 shifted from a zooplankton-based diet to a shrimp and fish-dominated diet as size increased, a result consistent with trends described by Brown-Vuillemin et al. (2022) for the periods 1993–1999 and 2015–2019. Small zooplankton with Copepods (*Calanus* sp.) and macrozooplankton like Amphipods (*Themisto* sp.) and Euphausiids (especially *Thysanoessa* sp.) dominated the diet of small redfish (< 20 cm) and showed decreasing importance with increasing predator size (20–30 cm) as redfish shifted to shrimp (*P. borealis* and *P. multidentata*) and small redfish (cannibalism) in the diet of large ( $\geq 30$  cm) redfish. FA analyses confirmed size-related changes in diet of redfish in the present study. Multivariate analysis of redfish FA composition showed that a subset of FA accounts for a large part of the variation in redfish FA signatures, suggesting dietary changes that can be reported to prey FA signatures. According to comparisons of prey-redfish FA results, small and medium-sized redfish (< 20 and 20–30 cm) showed FA signatures similar to small and macrozooplankton trophic markers (16:1n7, 20:1n?, 22:1n9 and 20:5n3) while large redfish ( $\geq 30$  cm) seemed to be influenced by 18:1n9 and 16:0 (probably fish prey) and showed shrimp-related FA signatures (18:2n6 and 22:6n3).

Similar size-related shifts in redfish diet composition observed in the nGSL (Ouellette-Plante et al., 2020; Senay et al., 2021; Brown-Vuillemin et al., 2022; this study) have also been shown through SCA for other redfish populations (Albikovskaya & Gerasimova, 1993; González et al., 2000; Dolgov & Drevetnyak, 2011). Size-related dietary transition from small to large prey items is commonly observed in fishes and is generally attributable to a combination of factors such as

the increase of gape opening and swimming ability (Cook & Bundy, 2010; Sánchez-Hernández et al., 2019), changes in energy requirements (Dwyer et al., 2010) and changes in habitat use since larger redfish generally occupy deeper waters than smaller ones (e.g., Planque et al., 2013; Senay et al., 2021).

In addition to size, there were local effects, with differences in diet among subareas observed with the two methods. Usually, diet differences shown by SCA between subareas were for species of a type, e.g., copepods vs. euphausiids or amphipods, or shrimp vs/ fish. The present study showed that the FA composition of redfish changed with increasing size and also according to subarea. Feeding Atlantic cod (*Gadus morhua*) first with squid and then with Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*), Kirsch et al. (1998) observed that cod FA composition became more similar to that of Atlantic mackerel. However, the authors also noted that cod maintained a specific FA signature different from that of their sole prey. Iverson et al. (1997) showed that predatory fish species can be easily differentiated from each other even when predators of similar size and located in the same area are characterized by similar diets. Thus, species-specific differences in the FA signatures of prey and predators support the use of FA signatures to study the diet of redfish, including for the description of size-related and spatial variability. Nevertheless, inferences may be complex to draw because of absolute differences among predator and prey FA signatures attributable to differences in predator metabolism (Iverson, 2009). In future redfish diet studies, stronger conclusion could be made based on long-term feeding trials in controlled conditions.

### **2.8.1 Pelagic zooplankton consumption suggested by *Calanus*-type markers**

There is a large body of information on the lipids of calanoid copepods that dominate the zooplankton biomass in several parts of the world's oceans, and which are particularly important in northern temperate and polar latitude pelagic food webs (e.g., Dalsgaard et al., 2003). Several authors showed that FA composition of calanoid copepods diverge from that of other copepods and other zooplankton species through a lower proportion of 16:0 and 18:0 SFA, which is supported by our results (**Supplementary Table 2.3**). They are also differentiated by their high content of 20:1 and 22:1 MUFA biosynthesized *de novo*, which only strictly herbivorous copepods such as calanoid species of the genus *Calanus* can do in considerable amounts (Lee, 1974; Sargent, 1976; Falk-Petersen et al., 1987; Fraser et al., 1989; Falk-Petersen et al., 1990; Dahl et al., 2000;

Dalsgaard et al., 2003; Brewster et al., 2018). Consequently, high levels of  $\Sigma$  20:1 + 22:1 MUFA (*Calanus*-type and pelagic marine feeding markers) have been used to trace and resolve food web relationships in, for example, hyperiid amphipods, euphausiids and fish, which consume typically large quantities of calanoid copepods (Sargent, 1976; Falk-Petersen et al., 1987; Falk-Petersen et al., 2002; Dalsgaard et al., 2003; Brewster et al., 2018; Meyer et al., 2019). In this study, the sum of these FAs in the liver tissue of large redfish (24 %) is almost half that found in small redfish (40 %), suggesting that the importance of copepods in redfish diet decreases with increasing fish size, possibly reflecting the decreasing payoff of hunting small prey for a larger fish, and/or a reduction in spatial overlap as larger redfish generally occupy deeper waters than smaller redfish. The finding of Voronin et al. (2021) offer evidence for the reduction in spatial overlap hypothesis, as MUFA in muscles, including dietary markers of zooplankton (copepods) 20:1 and 22:1, were lower in redfish *S. mentella* sampled at greater depths in the Irminger Sea. In the present study, multivariate analyses indicated that 16:1n7 and 20:5n3 were most useful in discriminating *Calanus* sp. from other potential redfish prey. As, 16:1n7 and 20:5n3 are fatty acid trophic markers of diatoms (Viso & Maty, 1993; Budge & Parrish, 1998; Dalsgaard et al., 2003), these results could suggest high diatoms feeding by *Calanus* sp. in nGSL. In this study, 20:1n? was mostly associated to *T. libellula* according to multivariate analysis and could indicate that this species occupying the same food web consumes calanoid copepods in significant quantities in the nGSL, assuming that amphipods cannot biosynthesize 20:1 *de novo*. This probability of calanoid ingestion highlights the fact that no single FA can be assigned uniquely to any one particular species. This needs to be considered when using the FA approach to study specific trophic relationships in an uncontrolled environment and within a complex network (Brett et al., 2016).

Feeding on copepods by small (< 20 cm) redfish was demonstrated through SCA and was particularly important in the LC subarea (%FI = 55 %). Combining SCA and FA signatures, it seems likely that the large contributions of 20:1 and 22:1 MUFA to the FA profile of small redfish is the result of direct consumption of copepods in the LC subarea, rather than secondary ingestion of copepods through amphipods. The FA profiles of medium redfish showed contributions of 16:1n7 and 20:5n3, associated with *Calanus* FA signatures, particularly important in LC subarea. Because FA signatures integrate diet contributions over a longer time period, this could mean small and medium redfish have greater access to this calanoid resource earlier in the summer, whereas copepods were less available in August, when stomachs were sampled, due to the fact that *Calanus*

sp. sink in the deep channels in the nGSL, diapausing from August to early spring (Harvey et al., 2004; Dufour & Ouellet, 2007).

Accumulation of eicosapentaenoic acid (EPA, 20:5n-3) could be particularly relevant for redfish since this essential FA, that cannot be synthesized de novo or in sufficient amounts by marine animals, was found to be retained in the muscles of fast-swimming fish in cold water (Sargent et al., 1987, 2002; Meyer et al., 2019). Furthermore, EPA is the precursor of several eicosanoids, which are signal molecules playing a role in modulating many biological and biochemical processes (Tocher et al., 1996, Sargent et al., 2002). Work by Dall et al. (1993) suggests that EPA plays an important role in tissue biosynthesis and Rawn (1989) demonstrated that EPA is required for the synthesis of eicosanoid hormones, which have a wide range of functions, including regulation of steroid biosynthesis, inhibition of gastric secretions and stimulation of smooth muscle contraction. EPA was reported to be important to larval survival and development (Watanabe, 1982; Dickey-Collas & Geffen, 1992). Furthermore, EPA, like DHA are incorporated in membrane phospholipids to maintain the structural and functional integrity of biological membranes, particularly in cold conditions (Hulbert & Else, 1999). The consumption of calanoids by small redfish may be a feeding trait originating from the larval stage (Burns et al., 2020; Burns et al., 2021) and a good source of EPA, with mean values observed here of 12 % of their total FAs. Work by Burns et al. (2020) showed positive selection by redfish larvae on *C. finmarchicus* eggs, supporting the hypothesis of a strong link between larvae and a key calanoid copepod in the GSL ecosystem.

FA analysis thus generated some complementary hypotheses relative to the importance of pelagic zooplankton in the diet composition of small (< 20 cm) and medium-sized (20–30 cm) redfish with the Calanus-type markers, but also highlighted the complexity to establish strong and direct trophic links with this method. Like in the example given above with cod diet (Kirsch et al., 1998), it would be relevant to understand the influence of FA on redfish by studying in a controlled environment how different diets are reflected in the FA profile of redfish and evaluate which dietary FA may be used for inferring diet.



## 2.8.2 Validation of the predation pressure on shrimp with fatty acid signatures?

In SCA, two specific shrimp species stood out in the diet of medium (20–30 cm) and especially of large ( $\geq 30$  cm) redfish, northern shrimp (*P. borealis*) and pink glass shrimp (*P. multidentata*). These shrimp were the main prey of redfish  $\geq 30$  cm, making up to 68 % (FI) of the diet. These results were supported by inferences from FA profiles, as contributions of 18:2n6 and 22:6n3 (DHA) suggest an integration of shrimp to the diet of large ( $\geq 30$  cm) redfish, especially in the deep LC and NEG subareas, where redfish catch rates are the highest and where the overlap with the distribution of northern shrimp suggests a strong predation impact (Senay et al., 2021; Bourdages et al., 2022). As an important food source for several demersal fish species (Parsons, 2005), shrimp form a link between the benthic infauna and higher trophic levels and represent a source of DHA for redfish, as their level were observed around 7 % of their total FAs. The long-chain n-3 PUFA docosahexaenoic acid (DHA, 22:6n3), which is linked with deep and cold-water habitats (Meyer et al., 2019), could serve as a trophic marker for an important trophic link between shrimp and redfish in the nGSL. This FA is critical for neural and visual development in higher trophic level marine organisms (Navarro et al., 1997; Bell et al., 1999; Sargent et al., 2002), by its involvement in neurotransmission, cell survival, and neuro-inflammation prevention (Bazinet & Layé, 2014). DHA tend to increase with trophic level in the marine biome, by its transfer and selective retention when it is consumed (Kainz et al., 2004; Twining et al., 2016, Colombo et al., 2017). Contrary to EPA, which is highly retained in zooplankton species, DHA is highly retained in fish, suggesting that it is the primary synthesis of polyunsaturated fatty acids in most of marine fish species (Colombo et al., 2017). This is particularly important in cold environments, as DHA integration in phospholipid membranes counteract the rigidity effect linked to low temperature, as already observed in fish (Dey et al., 1993; Logue et al., 2000, Mejri et al., 2021).

Redfish predation on shrimp and implications for the demersal community in the nGSL were raised in Brown-Vuillemin et al. (2022), and this new analysis based on FA suggest that shrimp consumption by large redfish is important all summer long and not just in August, when stomachs were collected. However, unlike SCA, FA signatures do not allow quantification of the relative predation mortality of *P. borealis* and *P. multidentata* due to large redfish. More specific studies on the interactions between redfish and shrimp need to be carried out.

### 2.8.3 Complexity of marine food webs for fatty acid analysis

**Importance of a representative sampling** – In the marine system, the FA biomarker approach is based on observations that phytoplankton, at the base of the food web, produces essential FA not biosynthesized by consumers, like the DHA and EPA, which are then deposited in species tissue (Dalsgaard et al., 2003; Budge et al., 2006) via trophic accumulation up the food chain (Sargent et al., 2002). The current paradigm in ecological FA-related studies is that EPA and DHA are synthesised only by particular phytoplankton taxa (Gladyshev et al., 2013; Taipale et al., 2013, 2016) and transferred to fish via zooplankton, allowing the growth and functions of delicate and complex organs of fishes, e.g., muscle, eye, brain and gonads (e.g., Arts et al., 2001; Tocher, 2003). Phytoplankton composition fluctuates seasonally, and the FA composition varies among classes of phytoplankton (Volkman et al., 1989; Viso & Marty, 1993). FA of dietary interest may sometimes reflect the characteristics of the environment, inclusive of water temperature, salinity, incident light and available nutrients, all of which may differ geographically (Budge et al., 2002). This can result in spatiotemporal variability in the FA signatures of phytoplankton in a given area and thus the FA composition of food available to redfish may differ among the three subareas of the nGSL. Thus, the use of FA signature to compare diet of a predator in different areas or subareas requires a prey data set as complete as possible and ideally with complete spatial coverage (Nozères, 2006) and knowledge of the predator's movements. In the present study, the different redfish prey were randomly sampled throughout the nGSL. Nozères (2006) demonstrated that prey FA could vary by size, subarea, season, and year in the nGSL. It would be useful to obtain a specific sample of prey earlier in the summer to obtain FA profiles that drive redfish FA profiles in August, for future redfish diet studies regarding summer feeding habits. Moreover, it will be valuable to complement prey FA data by acquiring the FA signatures of other zooplankton species playing a pivotal role in nGSL food webs and which have been identified in the SCA. For example, krill species were important prey for redfish according to SCA in this study. This is supported by another study in the same area based on a much larger sample size (Brown-Vuillemin et al., 2022). It would be thus useful to obtain FA profiles for the three main krill species in the study area, *Thysanoessa raschii*, *T. inermis* and *M. norvegica*.

**Ubiquity of fatty acid** – Making inferences on links between prey and predators based on FA composition is no simple task. For example, large ( $\geq 30$  cm) redfish were shown to be associated

with 16:0,18:1n9 and with DHA (22:6n3) which could be attributed to shrimp in the present study. These FA have important roles in fish physiology, ranging from energy source, hormone mobilisation, buoyancy regulation, and acting as structural elements (Dalsgaard et al., 2003; Ortega & Mourente, 2010).

The lipid signature of large redfish liver was characterised by high content of oleic acid 18:1n9 (37 %). According to our results, this FA could constitute the main lipid energy reserve of large redfish in summer. It has been hypothesized that 18:1 FA have active role in the compensatory response to changes in temperature and depth (Velansky & Kostetsky, 2008; Arts & Kohler, 2009). Marine fish have the ability to synthesise 18:1n9 by desaturation of dietary 18:0, via the enzyme  $\Delta 9$  desaturase (Sargent, 1976; Dalsgaard et al., 2003). In the case of redfish, this conversion can be considered negligible given the low amount of 18:0 (0 to 6 %) and the high availability of 18:1n9 (7 to 22 %) available among potential prey. The high concentration of 18:1n9 in the liver would then likely result from its incorporation from dietary lipids. Nevertheless, FA 18:1n9 is very abundant in marine environments and a major FA of most marine animals and demonstrated as dominant in carnivorous and omnivorous crustaceans (Falk-Petersen et al., 1990). It must be considered that such a FA may influence the lipid imprint of many other species, including the potential prey of redfish. Therefore, FA such as 18:1n9, 16:0 and 18:0, which are ubiquitous in marine systems and can be biosynthesised by zooplankton and fish, or freely absorbed (Dalsgaard et al., 2003) are sometimes excluded when assessing diet from FA composition in predator tissues. However, our results showed value in considering these FA. For instance, according to our results and the premise that these FA are incorporated from prey, the contribution of 18:1n9, 16:0 and 18:0 to the FA signatures of large redfish makes it possible to exclude copepods, which are characterized by a low proportion in these FA, as important prey of large redfish since copepods do not seem to be the precursors of this intake.

#### **2.8.4 Complementarity of fatty acid profiling and implication for the study of redfish diet**

*Sample size considerations* – Independent of the method of dietary analysis used, an adequate sample size is required to obtain a representative portrait of the diet composition of predators (e.g., Cortés, 1997; Ferry & Cailliet, 1996; Brown et al., 2012; Baker et al., 2014). Moreover, accurate diet composition analysis requires representative sampling across a predators’

geographical range, time and life history stages, as diet can change spatially, temporally and with specimen size (Hovde et al., 2002; Link & Garrison, 2002) as already demonstrated for redfish (Brown-Vuillemin et al., 2022). In this study, cumulative prey category-stomach curves showed that results for the large majority of size class and subarea combinations relied on an insufficient number of stomachs containing prey to provide a robust description of the redfish diet composition. This is not surprising since our data represents a subsample, and thus a reduced number of stomach contents, of a larger study about redfish diet with SCA (Brown-Vuillemin et al., 2022). Characterizing diet and quantifying contribution of different prey items through SCA is a challenging task due to individual variability in stomach contents, the fact that stomachs represent a snapshot of diet based on one or a few last meals before capture, and differential digestion of potentially important prey taxa. Successful SCA requires large sample sizes, which is difficult for deep water predatory fish and in particular physoclist species like redfish and hake, which often regurgitate their stomach contents upon capture, which is more generally common for deepwater predators (Pethybridge et al., 2011; Drazen & Sutton, 2017). The FA method offers new perspectives on redfish diet beyond information that can be extracted from SCA alone, by overcoming the effect of barotrauma and the associated regurgitation, which does not prevent a liver tissue to be taken for FA analysis.

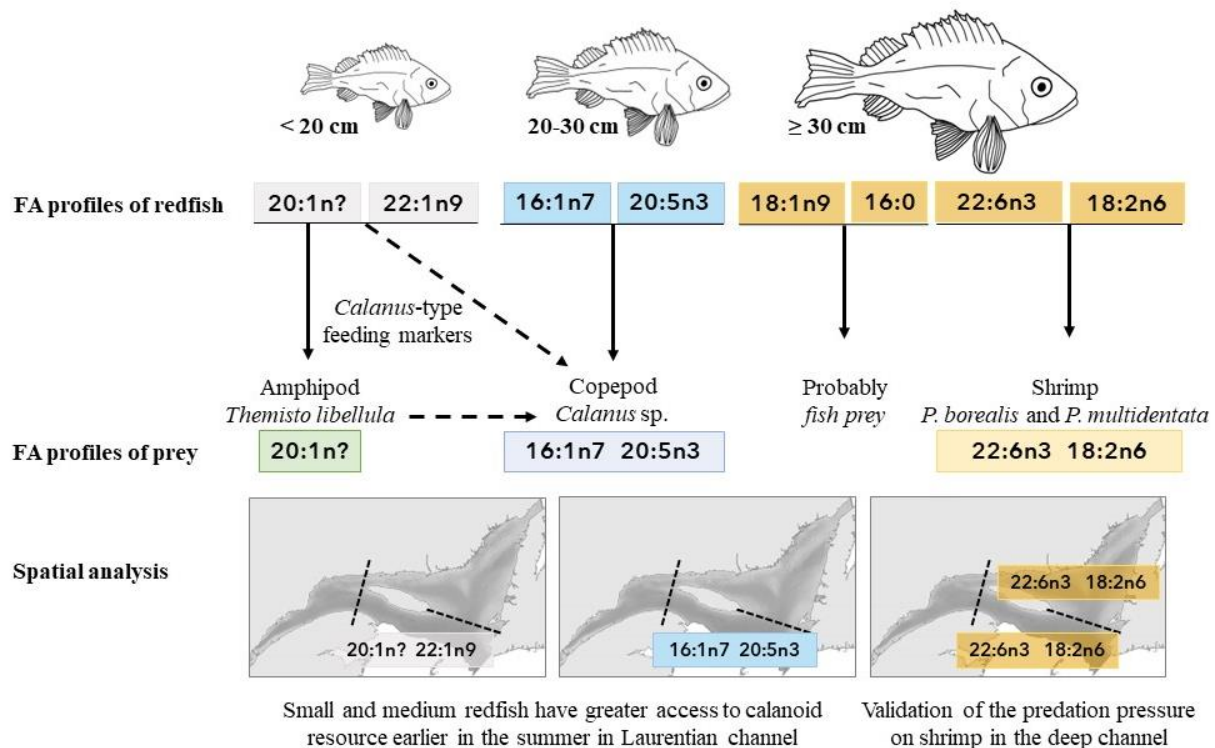
The results of the cumulative curves of liver FA showed that only about ten samples of liver tissue are required to assess redfish diet in a given sector and size class, which highlights the advantage of utilising FA profiles as diet tracers to overcome the logistical difficulties in the collection of large sample sizes required for SCA. As such, FA analysis represents a cost-effective option to assess diet for redfish or more largely for species that are difficult to obtain due to conservation needs or remote locations as suggested and demonstrated for shark and chimaera species in Pethybridge et al. (2011). However, SCA will remain an essential step to identify which prey need to be collected for FA analysis and to help interpret the results obtained with this method. To complement SCA and help to refine taxonomical prey resolution, the DNA metabarcoding of stomach contents may assist in avoiding important potential pitfalls of SCA. This method enables the identification of prey by using “universal” PCR primers that amplify sequence standardized DNA barcode regions from organisms in the stomach contents at high sequence read counts. This method has proven efficient, even for predators characterized by a diverse diet (e.g., Symondson, 2002; Pompanon et al., 2012).

### 2.8.5 Conclusion

Marine environments are complex and obtaining accurate information on trophic linkages constitutes a difficult task. No single method allows a comprehensive assessment of a predator's diet composition and its inherent variability on various time scales. The present study relied on use of multitrophic markers coupling SCA and FA analysis as a first step for documenting the spatial variability across size classes of the redfish (**Supplementary Figure 2.1**). We conclude that FA analysis is promising for assessing seasonal or monthly variation in redfish diet composition integrating all feeding regime. It requires smaller samples of fish, and these could be collected during the fishery, as there is no need for specialised personnel to excise liver. These advantages would come at the cost of a coarser taxonomic resolution than that of SCA, and a possibly reduced spatial coverage relative to redfish distribution, compared with research surveys. These disadvantages could be mitigated with the addition of stomach samples from one or a few additional months, for example, during the winter scientific surveys initiated by Fisheries and Oceans Canada in 2022 for three years.

Results of the present study support the concept that the combination of several techniques provide the maximum level of information on a predator's feeding ecology. SCA is the only method that can detect cannibalism on small redfish, a behaviour expected to intensify as individuals from the 2011-2013 cohorts become larger and will need to be monitored ([Brown-Vuillemin et al., 2022](#)). However, FA provide important information on the nutritional quality of prey, which could be particularly important in the context of climate change within the St. Lawrence system. As noted by [Colombo et al. \(2017\)](#) high latitude marine organisms provide a disproportionately large global share of DHA and EPA to consumers, and an increase of water temperature is predicted to result in decreased proportion of DHA and EPA by the primary producers. Redfish currently reach a modal size about 24 cm ([DFO, 2022](#)), corresponding to a shift between a zooplankton dominated diet to one primarily based on fish and shrimp. Predation on shrimp by large redfish, validated by FA analysis, is thus expected to increase in the short term and accelerate the decline of northern shrimp, which is already impacted by rapidly increasing temperature in the system ([Bourdages et al., 2020](#)). Since the biomass and specific composition of prey assemblages are greatly influenced by changes in the structure of water masses, particularly in terms of temperature, it is important to keep acquiring data on redfish diet composition and on the abundance of its main prey to detect

future changes in trophic linkages among the main components of the food web. The variability in phenology, abundance and distribution of calanoid copepods and shrimp in relation to the environmental variability will be important to consider for future redfish trophodynamic studies and for the development of marine resource management strategies for the GSL.



**Supplementary Figure 2.1.** Conceptual figure representing the main findings of the present study, linking size-related and spatial differences in fatty acid (FA) profiles to key prey taxa for redfish. The FA profiles of small and medium redfish is associated to *Calanus* sp., particularly in Laurentian channel subarea while FA signatures of large redfish suggested an integration of shrimp to the diet, especially in deep channels.

## **2.9 AUTHOR CONTRIBUTION STATEMENT**

All authors conceived the project objectives and methodology. SB-V performed the analysis of fatty acid profiles. SB-V, RT and DC conducted the data analyses. SB-V wrote the first draft of the manuscript. All authors have contributed to the revision and improvements of the manuscript and take responsibility for its content.

## **2.10 FUNDING INFORMATION**

This project was part of the partnership program “Return of groundfish in the Estuary and Northern Gulf of St. Lawrence”, co-funded by Fisheries and Oceans Canada (DFO) and Ressources Aquatiques Québec (RAQ), a strategic research network funded by the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT). DR was supported by the Canada Research Chair program. SB-V was supported by a Réseau Québec Maritime (RQM) excellence scholarship.

## **2.11 ACKNOWLEDGEMENTS**

We are grateful to M. Babin, J-B. Nadalini and J. Lamare who helped with fatty acid extraction and data analysis. We would also like to extend our thanks to crews of the Canadian Coast Guard research vessels. We also thank C. Nozères whose comments helped improve this manuscript. This work benefited from valuable comments from two anonymous reviewers.





### CHAPITRE 3

## LE MÉTABARCODING AMÉLIORE LA RÉOLUTION TAXONOMIQUE DE LA COMPOSITION DU RÉGIME ALIMENTAIRE DÉTERMINÉE VISUELLEMENT CHEZ LE SÉBASTE (*SEBASTES SP.*)

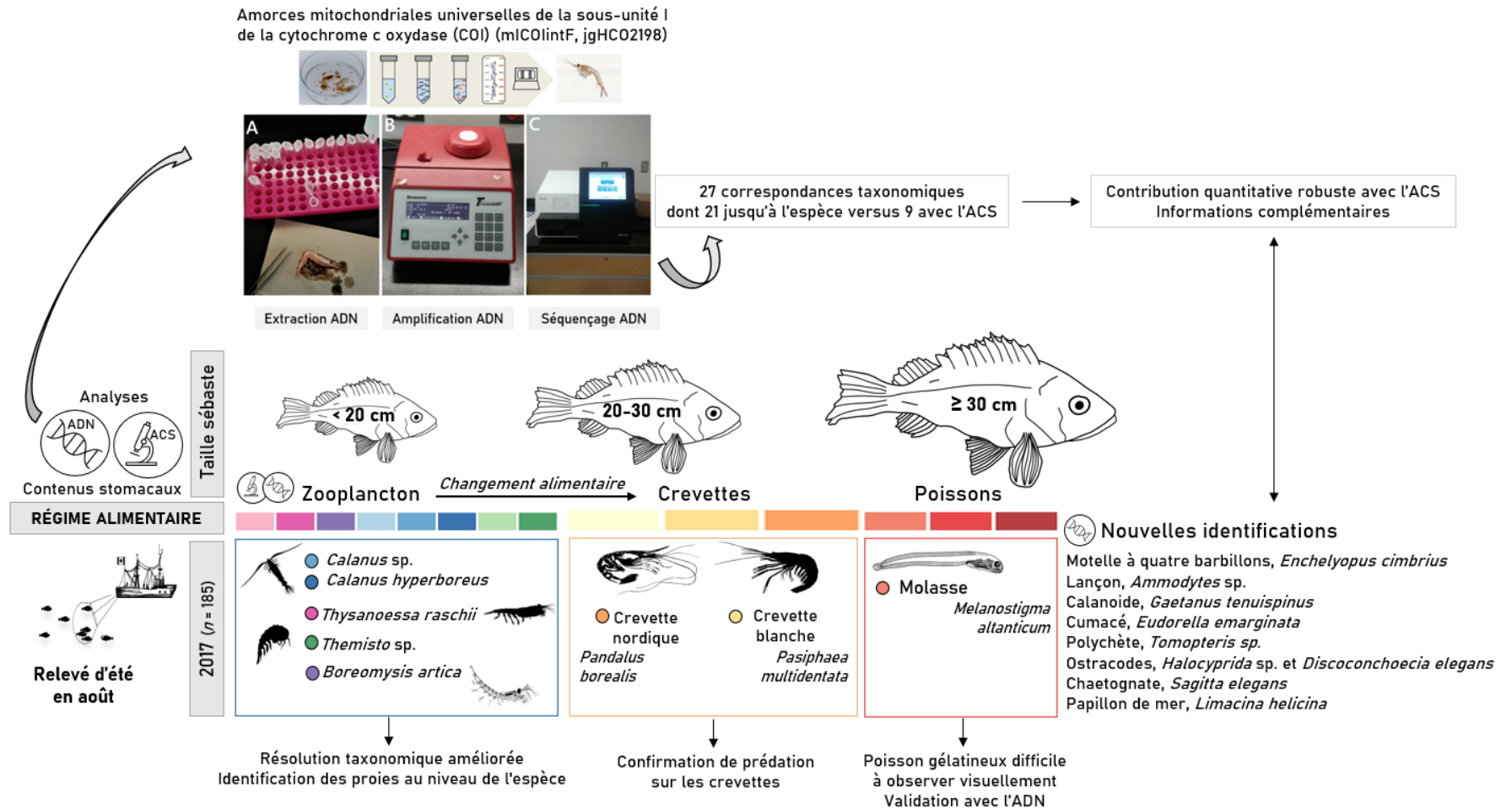
### 3.1 RÉSUMÉ

Les sébastes, dominés par *Sebastes mentella*, ont récemment atteint des niveaux d'abondance record dans le golfe du Saint-Laurent (GSL). Connaître la composition de leur régime alimentaire est essentiel pour comprendre le rôle trophique que ces poissons de fond jouent dans l'écosystème. L'objectif de cette étude était de comparer les performances de l'analyse visuelle et du métabarcoding des proies dans les contenus stomacaux de sébastes capturés dans l'estuaire et le nord du Golfe du Saint-Laurent (EGSL). En utilisant des amorces mitochondriales universelles de la sous-unité I de la cytochrome c oxydase (COI), un total de 27 correspondances de séquences taxonomiques, dont 16 identifiées jusqu'à l'espèce et considérées comme des proies primaires, a été obtenu à partir de 185 estomacs avec le métabarcoding et comparé aux 26 proies, dont 16 identifiées au genre ou à l'espèce, détectées avec l'analyse du contenu de l'estomac (ACS). Bien que les deux techniques aboutissent à une description similaire de la composition du régime alimentaire, nos résultats révèlent que l'ACS et le métabarcoding fonctionnent différemment selon les catégories de proies, tant en termes de détectabilité, de résolution taxonomique et d'estimation de la contribution des proies au régime alimentaire. L'utilisation du métabarcoding en combinaison avec l'ACS améliore la résolution taxonomique des proies déterminées visuellement, ce qui soutient le concept selon lequel les deux techniques fournissent des informations complémentaires pour obtenir un niveau maximum d'informations sur le régime alimentaire d'un prédateur.

**Mots-clés :** Analyse du contenu de l'estomac, Golfe du Saint-Laurent, Identification des proies, Sous-unité I de la cytochrome c oxydase (COI)

Cet article intitulé « *DNA metabarcoding improves the taxonomical resolution of visually determined diet composition of beaked redfish (Sebastes sp.)* » a été co-écrit avec Louis Bernatchez (IBIS), Eric Normandeau (IBIS), Cécilia Hernandez (IBIS), Denis Chabot (IML-MPO), Réjean Tremblay (UQAR-ISMER), Pascal Sirois (UQAC), Claude Nozères (IML-MPO) et Dominique Robert (UQAR-ISMER). Sa version finale a été soumise pour révision par les pairs le 25 novembre 2022 dans la revue *Environmental DNA*. L'ensemble des auteurs a participé à la réflexion et à la conception des objectifs ainsi qu'à l'écriture. Claude Nozères a réalisé l'identification taxonomique visuelle des proies des contenus stomacaux. Cécilia Hernandez et moi-même avons effectué les analyses du métabarcoding. Eric Normandeau a dirigé les analyses bio-informatiques. J'ai réalisé les différentes analyses des données et la production des résultats. J'ai rédigé la première version complète du manuscrit, qui a été ensuite révisée et améliorée avec la collaboration des co-auteurs.

### 3.2 RÉSUMÉ GRAPHIQUE



### **3.3 DNA METABARCODING IMPROVES THE TAXONOMICAL RESOLUTION OF VISUALLY DETERMINED DIET COMPOSITION OF BEAKED REDFISH (*SEBASTES* SP.)**

**Sarah Brown-Vuillemin<sup>1,\*</sup>, Louis Bernatchez<sup>2</sup>, Eric Normandeau<sup>2</sup>, Cécilia Hernandez<sup>2</sup>, Denis Chabot<sup>3</sup>, Réjean Tremblay<sup>1</sup>, Pascal Sirois<sup>4</sup>, Claude Nozères<sup>3</sup>, Dominique Robert<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Institut des Sciences de la Mer, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, Canada.

<sup>2</sup>Département de biologie, Institut de Biologie Intégrative et des Systèmes, Université Laval, Québec, QC, Canada

<sup>3</sup>Maurice-Lamontagne Institute, Fisheries and Oceans Canada, Mont-Joli, QC, Canada.

<sup>4</sup>Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, QC, Canada.

### 3.4 ABSTRACT

Beaked redfish, dominated by *Sebastes mentella*, have recently reached record abundance levels in the Gulf of St. Lawrence (GSL) and knowledge of their diet composition is essential to understand the trophic role that these groundfish play in the ecosystem. The objective of the present study was to compare the performance of the visual examination and DNA metabarcoding of stomach contents of the same individual redfish caught in the estuary and northern Gulf of St. Lawrence. Using a universal metazoan mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (COI) marker, a total of 27 taxonomic sequence matches, 16 at the species level considered as primary prey, were obtained from 185 stomachs with DNA metabarcoding and compared to the 26 prey types, 16 at genus or species level, obtained with stomach content analysis (SCA). While both techniques pointed to a similar definition of diet composition, our results also revealed that the SCA and DNA metabarcoding perform differently among prey categories, both in terms of detectability and taxonomical resolution, as well as in estimated contribution to diet. The use of DNA metabarcoding along with SCA improves the taxonomical resolution of visually determined prey, which supports the concept that both techniques provide useful complementary information that are best used together to gain a maximum level of information on the predator's diet.

**Keywords:** Cytochrome c oxidase subunit I (COI), Gulf of St. Lawrence, Prey identification, Stomach content analysis

### 3.5 INTRODUCTION

The study of food webs dynamics is fundamental to understand how the feeding habits of different species can affect the community (e.g., [Cohen et al., 1993](#); [Ings et al., 2009](#); [Arditi & Ginzburg, 2012](#)). Dietary information of dominant species within a given ecosystem is important to gain an in-depth understanding of its functioning, including valuable ecological information on trophic structure, predation and competition relationships, energy flow, habitat use, as well as temporal variability in these features. Knowledge of trophodynamics is thus essential to develop ecosystem approaches to management (e.g., [Duffy et al., 2007](#); [Arditi & Ginzburg, 2012](#); [Long et al., 2015](#)).

The classic approach used to study the diet composition of a predator consists in visually inspecting stomach contents and identifying prey taxa at the highest taxonomical resolution possible. Stomach content analysis (SCA) allows estimating the contribution of the different prey taxa to the diet and how diet composition varies in space and time, as well as according to intrinsic factors such as predator size. One challenge of SCA, even for well-trained taxonomists, is that prey taxa are generally found in various states of digestion, and heavily digested prey can be difficult to identify because of the loss of distinctive morphological features, especially in the case of overlapping meristic features among closely related taxa. Biased identification caused by advanced digestion state can distort the actual diet composition by an over- or under-representation of certain prey taxa (e.g., [Hyslop, 1980](#); [Baker et al., 2014](#); [Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019](#)).

An alternative approach to obtain information on diet composition is to use the DNA metabarcoding to sequence stomach contents, which combines DNA-based identification and next-generation DNA high-throughput (HTS) sequencing. This method enables the identification of prey by using universal PCR primers that amplify simultaneously the DNA of diverse groups of taxa from a mixed sample (stomach content or feces) (e.g., [Symondson, 2002](#); [Pompanon et al., 2012](#)). This technique is increasingly being used to complement classic SCA and is helpful to refine taxonomical resolution in morphologically similar taxa

(e.g., [Dunn et al., 2010](#); [Carreon-Martinez et al., 2011](#); [Côté et al., 2013](#); [Oyafuso et al., 2016](#); [Jakubavičiūtė et al., 2017](#); [Aguilar et al., 2017](#); [Dahl et al., 2017](#); [Riccioni et al., 2018](#)). However, using DNA metabarcoding on stomach contents may be limited in some cases by the DNA degradation caused by digestion ([Symondson, 2002](#); [Jakubavičiūtė et al., 2017](#)), the detection probabilities which can vary by species ([Olds et al., 2016](#)) and the fact that sequence data for some prey taxa are currently wrong or unavailable in public gene databases ([Jakubavičiūtė et al., 2017](#); [Sakaguchi et al., 2017](#)), resulting in imprecise amplification and identification of prey taxa. Another limitation of DNA metabarcoding is the qualitative nature of this technique, relative to the quantitative SCA ([Pompanon et al., 2012](#); [Riccioni et al., 2018](#); [Stapleton et al., 2022](#)).

Following strong recruitment events during the period 2011–2013, the previously collapsed populations of beaked redfish (principally *Sebastes mentella*) reached record levels in the estuary and northern Gulf of St. Lawrence (ENGSL), accounting for more than 80 % of the total biomass sampled by Fisheries and Oceans Canada (DFO) on the multispecies trawl survey in 2021 ([Senay et al., 2021](#); [DFO, 2022](#)). While this exceptional biomass is of interest for commercial fishing in the coming years, it is also anticipated to have significant implications for functioning of the ENGSL ecosystem, including predation pressure and interspecific competition on forage species. In a previous study based on several years of stomach content sampling, [Brown-Vuillemin et al. \(2022\)](#) relied on SCA weighted by temporal variations in redfish abundance to estimate diet composition at the scale of the stock in the ENGSL. They concluded that the main prey for small redfish (< 20 cm) were zooplankton taxa represented by copepods of the genus *Calanus* (mostly of *C. hyperboreus*), euphausiids and amphipods (mostly of genus *Themisto*). With increasing size, redfish shifted to larger prey items. In particular, shrimp consumption in the recent period increased when redfish reached 30 cm, with two species accounting for more than 50 % of the diet of large ( $\geq 30$  cm) redfish: pink glass shrimp (*Pasiphaea multidentata*) and northern shrimp (*Pandalus borealis*). Cannibalism was also observed in large redfish diet, suggesting density-dependent control at high density ([Brown-Vuillemin et al., 2022](#)).

In the context of developing an ecosystem-based approach to the management of Canadian fisheries (Pepin et al., 2022), the trophic impact of redfish on other components of the GSL ecosystem requires a high level of accuracy. The objective of this study was to validate the potential supplementary information from DNA metabarcoding approach in complement to the current description of redfish diet composition based on SCA. In particular, we addressed the following questions: (1) how SCA and DNA metabarcoding compare in terms of prey taxonomical resolution in the same individuals; (2) is the detection of size-related shifts in diet composition method-dependent; and (3) does DNA metabarcoding improve the detection of certain prey taxa and thus provide a more complete picture of redfish diet.

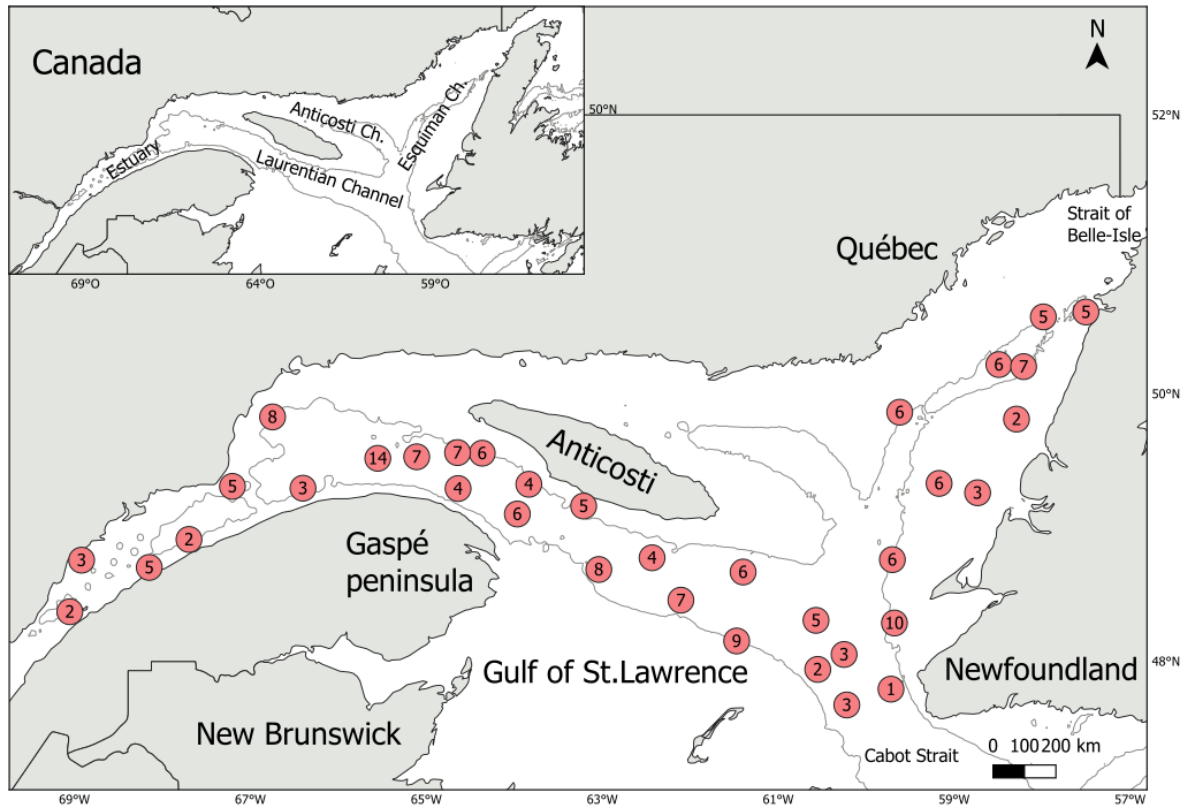
### **3.6 MATERIALS AND METHODS**

#### **3.6.1 Study area and collection of redfish stomach content**

In the ENGSL, two beaked redfish species coexist in the deep waters: Acadian Redfish, *Sebastes fasciatus* and Deepwater Redfish, *Sebastes mentella* (DFO, 2022). A third species, the non-beaked *Sebastes norvegicus* (historically, *Sebastes marinus*) is infrequent in the region. Often not distinguished in both scientific surveys and commercial fisheries (Senay et al., 2021), the two beaked species are referred to as redfish (*Sebastes* sp.) hereafter. Redfish were sampled in August 2017 during the annual random depth-stratified trawl survey conducted by DFO onboard the CCGS Teleost, which covers the lower estuary and northern GSL (Figure 3.1). The survey vessel was equipped with a Campelen 1800 trawl with a 13-mm net liner. Details on sampling design and protocol can be found in Bourdages et al. (2018). For each haul, a length-stratified subsample of individual redfish was taken, and only those individuals with no signs of regurgitation or feeding within the trawl were retained for further analyses. Upon capture, each redfish was measured (fork length, FL) to the nearest millimeter and weighed to the nearest gram. Stomachs were excised at sea from the esophagus to the pyloric sphincter, individually labeled and bagged, and stored frozen



(- 20 °C) until analysis in the laboratory. A total of 185 non-empty stomach contents of redfish was selected for combined SCA and DNA metabarcoding analysis.



**Figure 3.1** Map of the study area showing sampling hauls where redfish stomachs were sampled for the present study ( $n = 35$ ) with the number of redfish stomachs preserved ( $n = 185$ ) during the August 2017 depth-stratified randomly trawl survey in the estuary and northern Gulf of St. Lawrence. The gray line indicates the 250 meters isobath.

### 3.6.2 Stomach content analysis

Methods for SCA were detailed in [Brown-Vuillemin et al. \(2022\)](#). Briefly, stomachs were thawed for visual analysis at the Maurice-Lamontagne Institute (Mont-Joli, Canada) and each prey taxon found in the stomach contents was weighed and identified to the lowest taxonomic level possible under a dissecting microscope and using keys and identification guides (e.g., [Squires, 1990](#); [Campana, 2004](#); [Vassilenko & Petryashov, 2009](#); [ICES, 2014](#)).

To avoid among-sample contamination for further DNA metabarcoding analysis, dissecting tools were disinfected with alcohol (90 %) between the SCA of consecutive samples, and stomach contents were immediately and individually refrozen (-20 °C) until DNA analysis in the laboratory.

### 3.6.3 DNA metabarcoding of stomach contents

*Selection of primers and sample processing* – DNA was extracted from the 185 redfish stomach contents using a DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen 69504), according to manufacturer' instructions. A pair of universal metazoan mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (COI) primers (Hebert et al., 2003; Ward et al., 2005; Aguilar et al., 2017; Dahl et al., 2017) was chosen as the barcoding region for prey species identification that have been developed and tested on a broad array of marine species: the forward mICOIntF (5' GGWACWGGWTGAACWGTWTAYCCYCC 3') (Leray et al., 2013) and reverse jgHCO2198 (5' TAIACYTCIGGRTGICCRAARAAYCA 3') (Geller et al., 2013). DNA amplifications were performed in a one step PCR using tagged primers consisting of Illumina adapters, indexed barcodes for each sample, and the COI primers. PCRs were done in three replicates per sample. The final reaction volume for each replicate was 24 µl, including 12.5 µl Qiagen Multiplex Mastermix, 5.5 µl diH<sub>2</sub>O, added to 2 µl of each primer and 3.0 µl of DNA. PCRs were performed following these cycling conditions: 95 °C for 15 min, followed by 35 cycles (94 °C for 30 s, 52 °C for 90 s, 72 °C for 60 s) and a final elongation at 72 °C for 10 min. All amplifications were visualized on a 1.5 % agarose gel for quality and contamination control. Negative controls were extracted as regular samples and sequenced. Primer dimers were removed with Axygen beads and all samples were then quantified by picogreen and pooled in equal quantities. Illumina MiSeq sequencing was performed at the genomic platform of IBIS (Institut de Biologie Intégrative et des Systèmes [www.ibis.ulaval.ca](http://www.ibis.ulaval.ca)) at Université Laval following the manufacturer's instructions.

*Bioinformatics data processing* – We used Barque (<https://github.com/enormandeau/barque>) to examine the biodiversity of stomach contents at the species level. Shortly,

raw reads were trimmed with trimmomatic v0.36 (MINLEN:100, CROP:200). Forward and reverse reads were merged using flash v1.2.11 (-z, -m 30, -M 280). Amplicons were extracted using the primer information and expected amplicon size range for the COI1\_mICOI-intF\_jgHCO2198 primer. Chimeras were removed using vsearch v2.15.2 using the default values. Using a custom database derived from the public sequences of the BOLD database (<https://www.boldsystems.org/>) and some additional species from GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>), we annotated each unique read of each sample to the most similar species of the database if the sequences had at least 95 % similarity. In cases of ties, referred to as multiple hits, when more than one species from the databased had the same distance from the queried sequence, all the tied annotations were reported. Matched reads with equal quality scores for more than one species were assigned to a higher taxonomic level since it was impossible to discriminate species with certainty. Barque then produced a table of prey taxa counts (including the multiple hits) for each sample.

#### **3.6.4 Data analysis**

Following [Brown-Vuillemin et al. \(2022\)](#), redfish diet composition data were analysed as a function of redfish size using three classes: small (< 20 cm), medium (20–30 cm) and large redfish ( $\geq$  30 cm), for both visual and molecular methods. To compare SCA and DNA metabarcoding data, the diet of redfish was described using two metrics: (1) measure of relative contribution and (2) measure of the occurrence (presence/absence) of prey taxa to the diet.

***Relative contribution*** – In order to assess the contribution of prey taxa to the diet of redfish for the SCA data, the mean partial stomach fullness index of prey  $i$  ( $PFI_i$ ) ([Lilly & Fleming, 1981](#); [Orr & Bowering, 1997](#)) transformed into a percentage ( $\%FI_i$ , percentage fullness index, [Bernier & Chabot, 2012](#)) was calculated for each prey taxa in the redfish stomach using the following five equations:

$$PFI_{ij} = M_{ij} \times L_j^{-b} \times 10^4 \quad (1)$$

where  $M_{ij}$  is the mass of prey  $i$  in redfish  $j$ ,  $L_j$  is the FL (cm) of redfish  $j$  and  $b$  is the specific allometric exponent calculated for redfish ( $b = 3.19$ ), corresponding to the slope of the linear relationship of  $\log(\text{mass})$  and  $\log(\text{FL})$  of redfish (Brown-Vuillemin et al., 2022). The mean PFI of prey  $i$  was then obtained as follows:

$$PFI_i = \frac{1}{N} \times \sum_{j=1}^N PFI_{ij} \quad (2)$$

where  $N$  is the number of redfish.

Percentage fullness index was further calculated as:

$$\%FI_i = \frac{PFI_i}{TFI} \times 100 \quad (3)$$

where total stomach fullness index (TFI <sub>$j$</sub> ) was the sum of all PFI <sub>$i$</sub>  for a redfish  $j$ .

TFI was calculated as:

$$TFI_j = \sum_{i=1}^I PFI_{ij} \quad (4)$$

$$TFI = \frac{1}{N} \times \sum_{j=1}^N TFI_j \quad (5)$$

where  $I$  represents the number of different prey taxa found in the sample.

In order to assess the contribution of prey taxa to the diet of redfish for the DNA metabarcoding data, the relative sequence read abundance transformed into a percentage (%RS <sub>$i$</sub> ) using the sequence counts was used and calculated as:

$$\%RS_i = \frac{\text{Number of sequence reads for taxa } i}{\text{Total number of sequence reads}} \times 100 \quad (6)$$

In order to assess to what extent the %RS can be compared to %FI, linear regressions were performed between the results of these two variables for the 185 redfish and each broad prey category.

**Occurrence** – For both methods, the percent frequency of occurrence (%O) of prey taxa was calculated as:

$$\%O_i = \frac{\text{Number of stomach containing taxa } i}{\text{Total number of stomachs}} \times 100 \quad (7)$$

In order to assess the relative occurrence (%RO) of each taxon and provide a convenient view of each taxon' contribution as a percentage of total diet, %O was simply rescaled so that the sum across all taxa was 100 %.

## 3.7 RESULTS

### 3.7.1 Taxonomic sequence matches from redfish stomachs as revealed by DNA metabarcoding

Given that this is the first DNA metabarcoding analysis of redfish diet, the complete list of the 140 taxonomic sequences matches detected in stomach contents is provided in **Supplementary Table 3.1**. A total of 34 taxonomic sequences matches representing 99.5 % of the total number of sequence reads were kept from further analyses. However, seven matches were not retained. General levels such as Arthropoda (insect or crustacean) and Amphipoda were not useful for identification and thus discarded. *Anisakis simplex* (a nematode stomach parasite), *Cordyceps* sp. (kingdom Fungi), *Dasybranchus* sp. (subtropical polychaete worms) and Dinoflagelatta (phytoplankton) were discarded since they were not considered target prey for redfish. In contrast, other matched taxa, principally small crustaceans such ostracods and cumaceans, were retained though their value as target prey was uncertain because they have never been reported in stomachs and thus were difficult to validate. While redfish themselves are a known major prey item from SCA, from the method used here, it was not possible to determine whether sequences identified as one of the three

species *Sebastes* in the region were the result of cannibalism (Brown-Vuillemin et al., 2022) or cross-contamination from the predator itself, and thus *Sebastes* reads was also discarded. Overall, 27 taxonomic sequence matches (84.8 % of the total number of sequence reads, **Supplementary Table 3.1**), for 16 primary species, along with five other species, were considered as likely redfish prey and were compared to the taxa identified through the SCA (**Table 3.1**).

### 3.7.2 Taxonomic comparisons using the two-stomach content analysis methods

To provide and facilitate taxonomic comparisons for both analyses, each prey taxa were assigned to one of eight broad categories under the common denominations: Fish, Shrimp, Amphipod, Copepod, Mysid, Euphausiid, Other Invertebrates and Unidentified Material. The Unidentified Material category was only applied for SCA (**Table 3.1**).

DNA metabarcoding analysis resulted in a more precise overall prey characterisation of redfish, with more prey taxa identified to species level ( $n = 21$ ) compared to the SCA ( $n = 9$ ) (**Table 3.1**). A total of seven prey species was identified with both methods included: one fish, *Melanostigma atlanticum*; two shrimp, *Pandalus borealis* and *Pasiphaea multidentata*; one amphipod, *Themisto libellula*; two calanoid copepods, *Calanus hyperboreus* and *Paraeuchaeta norvegica* and one euphausiid, *Meganyctiphanes norvegica* (**Table 3.1**).

Compared with SCA, DNA metabarcoding improved the number of prey taxa identified at the species level in the overall diet. For Fish, the method detected the demersal rockling *Enchelyopus cimbrius* and the pelagic sand lances *Ammodytes* sp., neither of which were identified with SCA. For Shrimp, both techniques revealed the primary species of *Pandalus borealis* and *Pasiphaea multidentata*, while metabarcoding also matched to *Pandalus montagui* and *Pasiphaea* sp., with the latter possibly representing another species. For Copepod, along with the principal prey *Calanus hyperboreus*, metabarcoding identified four additional, smaller calanoid species *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis*, *Gaetanus tenuispinus*, *Metridia longa*, that were recorded at genus or more general level in SCA. In

the Mysid category, the genus *Boreomysis* detected by SCA was assigned to *B. arctica* with DNA metabarcoding, while two other taxa in SCA, *Pseudomma* sp. and Mysidae (cf. *Mysis* sp.) were not detected with DNA. For Euphausiid, *Thysanoessa* sp. in SCA were matched to the species *T. inermis* and *T. raschii*. The greatest difference between the techniques was for the Other Invertebrates category, with DNA metabarcoding assigning six new species or genus names of small zooplankton that were not known from SCA. In this group, another difference was the match to the benthic sepiolid *Semirossia tenera*, a southern species with a known incorrect sequence in GenBank and should instead be labeled as *Rossia* (cf. *megaptera* or *palpebroso*), as is the case in SCA (Nozères et al., 2014).

The DNA metabarcoding method also showed some limitations in taxonomic detection compared to SCA. For Amphipod, the visually identified *T. abyssorum* and *T. compressa* were not detected by DNA metabarcoding. For this genus, identification to the species level was limited to their congener *T. libellula*. In fact, for Amphipod, a relatively large proportion of the detected DNA sequences could not be assigned to a finer resolution than order Amphipoda, which was not useful for identification (**Supplementary Table 3.1**).

**Supplementary Table 3.1** Taxonomic sequence matches in redfish stomachs as revealed by DNA metabarcoding. Taxa in bold and highlighted in gray represented more than 0.1 % in term of relative number sequence reads (in percent) and were kept for further analyses, except those with an asterisk which were discarded since they were not considered as prey of redfish. T = Trace (%RS < 0.1).

<b>Taxa</b>	<b>Number of sequence reads</b>	<b>Relative number of sequence reads (%RS)</b>
<i>Acanthamoeba hatchetti</i>	343	T
<i>Aedes vexans</i>	2	T
<i>Aglantha digitale</i>	269	T
<i>Amblyraja radiata</i>	75	T
<i>Amblyraja</i> sp.	60	T
<i>Ammodytes americanus</i>	12	T
<i>Ammodytes dubius</i>	665	T
<b><i>Ammodytes</i> sp.</b>	<b>15476</b>	<b>0.1</b>
<b>Amphipoda*</b>	<b>479508</b>	<b>2.5</b>
<i>Anguilla rostrata</i>	142	T
<b><i>Anisakis simplex</i>*</b>	<b>32062</b>	<b>0.2</b>
<i>Anthoptilum grandiflorum</i>	23	T
<i>Arctozenus risso</i>	943	T
<b>Arthropoda*</b>	<b>573917</b>	<b>3.0</b>
<i>Aspergillus parasiticus</i>	154	T
<i>Aurelia aurita</i>	243	T
<i>Baetis rhodani</i>	5	T
<i>Benthosema glaciale</i>	3331	T
<b><i>Boreomysis arctica</i></b>	<b>2798384</b>	<b>14.5</b>
<i>Boroecia borealis</i>	3339	T
<i>Bos taurus</i>	11	T
<i>Brisaster latifrons</i>	353	T
<i>Calanoida</i> sp.	3711	T
<b><i>Calanus finmarchicus</i></b>	<b>60389</b>	<b>0.3</b>
<b><i>Calanus glacialis</i></b>	<b>50026</b>	<b>0.3</b>
<b><i>Calanus hyperboreus</i></b>	<b>1664333</b>	<b>8.6</b>
<i>Calanus marshallae</i>	2	T
<b><i>Calanus</i> sp.</b>	<b>4857794</b>	<b>25.2</b>
<i>Canis lupus</i>	15	T
<i>Canis</i> sp.	112	T
<i>Catablema vesicarium</i>	2510	T
<i>Centroscyllum fabricii</i>	175	T



Supplementary Table 3.1 Continued.

Taxa	Number of sequence reads	Relative number of sequence reads (%RS)
<i>Chionoecetes opilio</i>	170	T
Chordata	1292	T
<i>Choristoneura fumiferana</i>	153	T
<i>Choristoneura</i> sp.	2638	T
<i>Clione limacina</i>	2148	T
<i>Clupea harengus</i>	38	T
Cnidaria	495	T
<b><i>Cordyceps</i> sp.*</b>	<b>748554</b>	<b>3.9</b>
<i>Crassostrea virginica</i>	184	T
<i>Culex quinquefasciatus</i>	3	T
<i>Culex</i> sp.	57	T
<i>Cyanea capillata</i>	4	T
<i>Cyclopterus lumpus</i>	18	T
<b><i>Dasybranchus</i> sp.*</b>	<b>165115</b>	<b>0.9</b>
<b>Dinoflagelatta*</b>	<b>803472</b>	<b>4.2</b>
<b><i>Discoconchoecia elegans</i></b>	<b>94012</b>	<b>0.5</b>
<i>Drosophila hydei</i>	4	T
<i>Earleria cellularia</i>	2390	T
<i>Ectopsocopsis cryptomeriae</i>	147	T
<b><i>Enchelyopus cimbrius</i></b>	<b>55339</b>	<b>0.3</b>
<b><i>Eudorella emarginata</i></b>	<b>106481</b>	<b>0.6</b>
<i>Eukrohnia hamata</i>	9093	T
<i>Eusergestes arcticus</i>	452	T
<i>Felis</i> sp.	2	T
<i>Fusarium proliferatum</i>	362	T
<i>Gadus morhua</i>	133	T
<b><i>Gaetanus tenuispinus</i></b>	<b>12399</b>	<b>0.1</b>
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	16	T
<i>Gasterosteus</i> sp.	302	T
<i>Genypterus</i> sp.	143	T
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	5	T
<i>Gryllus veletis</i>	8	T
<i>Halipterus willemoesi</i>	6	T
<i>Halirages fulvocinctus</i>	77	T
<b><i>Halocyprida</i> sp.</b>	<b>20813</b>	<b>0.1</b>
<i>Heterorhabdus norvegicus</i>	299	T

Supplementary Table 3.1 Continued.

Taxa	Number of sequence reads	Relative number of sequence reads (%RS)
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	2420	T
<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	28	T
<i>Homo sapiens</i>	5776	T
<i>Isopoda</i> sp.	5781	T
<i>Lemanea fucina</i>	357	T
<i>Leptoclinus maculatus</i>	14	T
<b><i>Limacina helicina</i></b>	<b>81512</b>	<b>0.4</b>
<i>Linepithema humile</i>	2	T
<i>Lophius americanus</i>	64	T
<i>Malacoraja senta</i>	43	T
<i>Mallotus catervarius</i>	360	T
<i>Mallotus</i> sp.	5	T
<b><i>Meganyctiphanes norvegica</i></b>	<b>256055</b>	<b>1.3</b>
<b><i>Melanostigma atlanticum</i></b>	<b>930199</b>	<b>4.8</b>
<i>Melicerium octocostatum</i>	8	T
<i>Merluccius bilinearis</i>	1681	T
<b><i>Metridia longa</i></b>	<b>94605</b>	<b>0.5</b>
<i>Metridia lucens</i>	4515	T
<i>Myxine glutinosa</i>	40	T
<i>Nanomia cara</i>	2164	T
<i>Nezumia bairdii</i>	88	T
<i>Notoscopelus elongatus</i>	772	T
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	16	T
<i>Osmerus mordax</i>	28	T
<b><i>Pandalus borealis</i></b>	<b>1098178</b>	<b>5.7</b>
<i>Pandalus goniurus</i>	19	T
<i>Pandalus jordani</i>	4661	T
<b><i>Pandalus montagui</i></b>	<b>140199</b>	<b>0.7</b>
<i>Pandalus</i> sp.	66	T
<i>Pantachogon haeckeli</i>	627	T
<b><i>Paraeuchaeta norvegica</i></b>	<b>128256</b>	<b>0.7</b>
<b><i>Pasiphaea multidentata</i></b>	<b>11234</b>	<b>0.1</b>
<b><i>Pasiphaea</i> sp.</b>	<b>2762765</b>	<b>14.4</b>
<i>Pasiphaea tarda</i>	97	T
<i>Penicillium sclerotiorum</i>	96	T
<i>Pennatula aculeata</i>	7	T

Supplementary Table 3.1 Continued.

Taxa	Number of sequence reads	Relative number of sequence reads (%RS)
<i>Pennatula grandis</i>	4	T
<i>Periphylla periphylla</i>	58	T
<i>Phycis chesteri</i>	146	T
<i>Pleuromamma antarctica</i>	3	T
<i>Pleuromamma sp.</i>	5847	T
<i>Pontophilus norvegicus</i>	2042	T
<i>Pseudocalanus minutus</i>	1075	T
<i>Pseudocalanus newmani</i>	5950	T
<i>Psilaster pectinatus</i>	2	T
<i>Ptychogena lactea</i>	359	T
<i>Pyrausta augustalis</i>	99	T
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	182	T
<i>Rhodotorula mucilaginosa</i>	613	T
<i>Rhynchosporium orthosporum</i>	6207	T
<i>Rotaria rotatoria</i>	9	T
<b><i>Sagitta elegans</i></b>	<b>79796</b>	<b>0.4</b>
<i>Salmo salar</i>	376	T
<i>Salmo sp.</i>	3	T
<i>Salvelinus fontinalis</i>	273	T
<i>Salvelinus sp.</i>	120	T
<i>Scomber scombrus</i>	183	T
<i>Sebastes fasciatus</i>	28	T
<i>Sebastes mentella</i>	143	T
<i>Sebastes norvegicus</i>	39	T
<b><i>Sebastes sp.*</i></b>	<b>17632</b>	<b>0.1</b>
<i>Sebastes viviparus</i>	2	T
<b><i>Semirossia tenera</i></b>	<b>148354</b>	<b>0.8</b>
<i>Sus scrofa</i>	104	T
<b><i>Themisto libellula</i></b>	<b>150308</b>	<b>0.8</b>
<b><i>Themisto sp.</i></b>	<b>142299</b>	<b>0.7</b>
<b><i>Thysanoessa inermis</i></b>	<b>188732</b>	<b>1.0</b>
<b><i>Thysanoessa raschii</i></b>	<b>365283</b>	<b>1.9</b>
<b><i>Tomopteris sp.</i></b>	<b>10601</b>	<b>0.1</b>
<i>Unidentified taxa</i>	7358	T
<i>Urophycis tenuis</i>	200	T
<i>Willowsia nigromaculata</i>	81	T
<b>Total of 140 taxonomic sequences matches</b>	<b>19242457</b>	<b>100.0</b>
<b>Total of 34 taxonomic sequences matches (%RS ≥ 0.1)</b>	<b>19144082</b>	<b>99.5</b>
<b>Total of 27 taxonomic sequences matches kept</b>	<b>16323822</b>	<b>84.8</b>

**Table 3.1** Diet composition of redfish expressed in percentage fullness index (%FI), relative number sequence reads in percent (%RS), percentage occurrence (%O) and percentage of relative occurrence (%RO) according to SCA and DNA metabarcoding of the 185 redfish. The contribution of the eight broad prey categories is shown in bold.

Prey categories	Prey taxa	SCA			DNA metabarcoding		
		%FI	%O	%RO	%RS	%O	%RO
<b>FISH</b>		<b>2.13</b>	<b>4.32</b>	<b>3.02</b>	<b>6.13</b>	<b>32.43</b>	<b>8.55</b>
	Teleostei	1.50	2.16	1.39	-	-	-
Perciformes	<i>Melanostigma atlanticum</i>	0.63	2.16	1.39	5.70	34.59	4.74
	<i>Ammodytes</i> sp.	-	-	-	0.09	27.57	3.78
Gadiformes	<i>Enchelyopus cimbrius</i>	-	-	-	0.34	21.62	2.96
<b>SHRIMP</b>		<b>44.32</b>	<b>20.54</b>	<b>14.34</b>	<b>24.58</b>	<b>53.51</b>	<b>14.10</b>
	Decapoda	1.97	3.78	2.44	-	-	-
Pandalidae	<i>Pandalus borealis</i>	17.31	6.49	4.18	6.73	27.03	3.70
	<i>Pandalus montagui</i>	-	-	-	0.86	15.68	2.15
	<i>Pandalus</i> sp.	0.33	1.08	0.70	-	-	-
Pasiphaeidae	<i>Pasiphaea multidentata</i>	24.71	10.81	6.97	0.07	30.81	4.22
	<i>Pasiphaea</i> sp.	-	-	-	16.92	8.65	1.19
<b>AMPHIPOD</b>		<b>7.82</b>	<b>17.84</b>	<b>12.45</b>	<b>1.79</b>	<b>46.49</b>	<b>12.25</b>
	Amphipoda	0.14	1.08	0.70	-	-	-
Hyperiididae	<i>Themisto abyssorum</i>	0.76	1.62	1.05	-	-	-
	<i>Themisto compressa</i>	0.38	1.62	1.05	-	-	-
	<i>Themisto libellula</i>	1.18	1.08	0.70	0.92	3.78	0.52
	<i>Themisto</i> sp.	5.35	14.59	9.41	0.87	35.68	4.89
<b>COPEPOD</b>		<b>18.65</b>	<b>51.89</b>	<b>36.23</b>	<b>42.07</b>	<b>96.22</b>	<b>25.36</b>
	Copepoda	0.25	1.62	1.05	-	-	-
	Calanoida	4.00	14.59	9.41	-	-	-
Calanidae	<i>Calanus hyperboreus</i>	0.90	3.24	2.09	10.20	89.19	12.22
	<i>Calanus finmarchicus</i>	-	-	-	0.37	24.32	3.33
	<i>Calanus glacialis</i>	-	-	-	0.31	35.68	4.89
	<i>Calanus</i> sp.	12.55	32.97	21.25	29.76	91.89	12.59
Aetideidae	<i>Gaetanus tenuispinus</i>	-	-	-	0.08	17.30	2.37

**Table 3.1** Continued

Prey categories	Prey taxa	SCA			DNA metabarcoding		
		%FI	%O	%RO	%RS	%O	%RO
Euchaetidae	<i>Paraeuchaeta norvegica</i>	0.12	0.54	0.35	0.79	8.11	1.11
Metrinidae	<i>Metridia longa</i>	-	-	-	0.58	9.19	1.26
	<i>Metridia</i> sp.	0.84	5.95	3.83	-	-	-
<b>MYSID</b>		<b>3.00</b>	<b>12.97</b>	<b>9.06</b>	<b>17.14</b>	<b>35.68</b>	<b>9.40</b>
Mysidae	<i>Boreomysis arctica</i>	-	-	-	17.14	17.30	2.37
	<i>Boreomysis</i> sp.	2.96	11.35	7.32	-	-	-
	<i>Pseudomma</i> sp.	0.03	0.54	0.35	-	-	-
	Mysidae	0.00	1.08	0.70	-	-	-
<b>EUPHAUSIID</b>		<b>8.05</b>	<b>5.95</b>	<b>4.15</b>	<b>4.96</b>	<b>53.51</b>	<b>14.10</b>
Euphausiidae	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	1.25	2.16	1.39	1.57	11.35	1.56
	<i>Thysanoessa inermis</i>	-	-	-	1.16	23.78	3.26
	<i>Thysanoessa raschii</i>	-	-	-	2.24	13.51	1.85
	<i>Thysanoessa</i> sp.	4.90	1.08	0.70	-	-	-
	Euphausiidae	1.91	3.78	2.44	-	-	-
<b>OTHER INVERTEBRATES</b>		<b>10.46</b>	<b>22.16</b>	<b>15.47</b>	<b>3.32</b>	<b>61.62</b>	<b>16.24</b>
	Crustacea	10.24	21.62	13.94	-	-	-
Cephalopoda	<i>Rossia</i> sp.	0.22	0.54	0.35	-	-	-
	<i>Semirossia tenera</i>	-	-	-	0.91	11.89	1.63
Cumacea	<i>Eudorella emarginata</i>	-	-	-	0.65	48.11	6.59
Polychaeta	<i>Tomopteris</i> sp.	-	-	-	0.06	26.49	3.63
Ostracoda	<i>Halocyprida</i> sp.	-	-	-	0.13	37.84	5.19
	<i>Discoconchoecia elegans</i>	-	-	-	0.58	15.14	2.07
Sagittidae	<i>Sagitta elegans</i>	-	-	-	0.49	10.81	1.48
Gastropoda	<i>Limacina helicina</i>	-	-	-	0.50	32.43	4.44
<b>DIGESTED / UNIDENTIFIED</b>		<b>5.56</b>	<b>7.57</b>	<b>5.28</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>
	Unidentified taxa	5.56	7.57	4.88	-	-	-

### 3.7.3 Contribution of prey taxa to redfish diet composition

The measures used to estimate the contribution of the different taxa to the redfish diet, %FI in SCA and %RS in DNA metabarcoding, showed similar general patterns (**Table 3.1**). For SCA, Shrimp was the most abundant prey category (%FI = 44.3), led by *P. multidentata* (%FI = 24.7), then followed by Copepod (%FI = 18.7), mainly driven by the genus *Calanus* (%FI = 12.6). These two categories and the same specific prey taxa were also the most represented in terms of %RS in DNA metabarcoding, but in reverse order: Copepods were the most represented category (%RS = 42.1) dominated by *Calanus* sp. (%RS = 29.8), followed by Shrimp (24.6 %) led by the genus *Pasiphaea* sp. (%RS = 16.92). In terms of occurrence, the Copepod category was the most frequently found in stomach contents for both methods (%O = 51.9 and %RO = 36.2 for SCA and %O = 96.2 and %RO = 25.4 for DNA metabarcoding) with *Calanus* as the most common genus (%O = 33.0 and %RO = 21.3 for SCA and %O = 91.9 and %RO = 12.6 for DNA metabarcoding). The Other Invertebrates category was the second most frequently reported prey group (%O = 22.2 and %RO = 15.5 for SCA and %O = 61.6 and %RO = 16.2 for DNA metabarcoding) with a predominance of the subphylum Crustacea for SCA (%O = 21.6 and %RO = 13.9) and the cumacean, *Eudorella emarginata*, for DNA metabarcoding (%O = 48.1 and %RO = 6.6) (**Table 3.1**).

***Redfish diet composition as a function of fish size*** – The same trends in size-related dietary shifts were observed both with the SCA and DNA metabarcoding when comparing %FI and %RS, while a notable difference was revealed between %O and %RO (**Figure 3.2**). While both %O and %RO confirmed this results in SCA, measures of occurrence showed an absence of size-related pattern in DNA metabarcoding (**Figure 3.2**). Relying on %FI and %RS, the same shift from a dominance of copepods to one of shrimp in the diet of small to large redfish was observed. For each prey category, a correlation higher than 0.50 ( $p < 0.001$ ) was obtained for all prey categories, except for Other Invertebrates ( $r = 0.19$ ), generally supporting that DNA metabarcoding can be used as a semi-quantitative tool to interpret redfish diet (**Figure 3.3**).

In terms of dietary size differences, both methods showed that the diet of small (< 20 cm) redfish was dominated by Copepods (%FI = 31.2 and %RS = 60.6), and the contribution of Copepods decreased with redfish size although remaining important in DNA metabarcoding relative to SCA for medium-sized redfish (20–30 cm) (%FI = 8.9 and %RS = 40.9) and large-sized redfish ( $\geq$  30 cm) (%FI = 0.7 and %RS = 16.1) (**Figure 3.2, Supplementary Table 3.2**). At the genus level, *Calanus* (%FI = 21.1 and %RS = 41.9) was the most important Copepod taxon in the diet of redfish with both methods. DNA metabarcoding suggested that the contribution of *C. hyperboreus* was underestimated by the SCA, especially for small (%FI = 1.6 and %RS = 14.9) and medium redfish (%FI = 0.0 and %RS = 9.3) (**Figure 3.4, Supplementary Table 3.2**).

For each size class, the contribution of Amphipod was comparable between methods, although slightly more important in the SCA for small (< 20 cm) redfish (%FI = 11.3 and %RS = 1.8) and represented mainly by the genus *Themisto* (%FI = 8.2 and %RS = 1.4). Regardless of the method used, the Fish category was most important in medium-sized redfish (%FI = 6.6 and %RS = 11.8), driven by *M. atlanticum* (%FI = 2.5 and %RS = 11.46). For the Euphausiid category, the observed trend is the same between both methods with a more important contribution in small (< 20 cm) redfish, especially from *Thysanoessa* sp. (%FI = 7.1), primarily composed of *T. raschii* according to DNA metabarcoding (%RS = 4.95). While the contribution of the Mysid category to the redfish diet estimated from the SCA varied between 1.3 and 3.8 %FI, DNA metabarcoding yielded much higher values, ranging between 14.2 and 20.5 %RS (**Figure 3.2 and 3.4, Supplementary Table 3.2**).

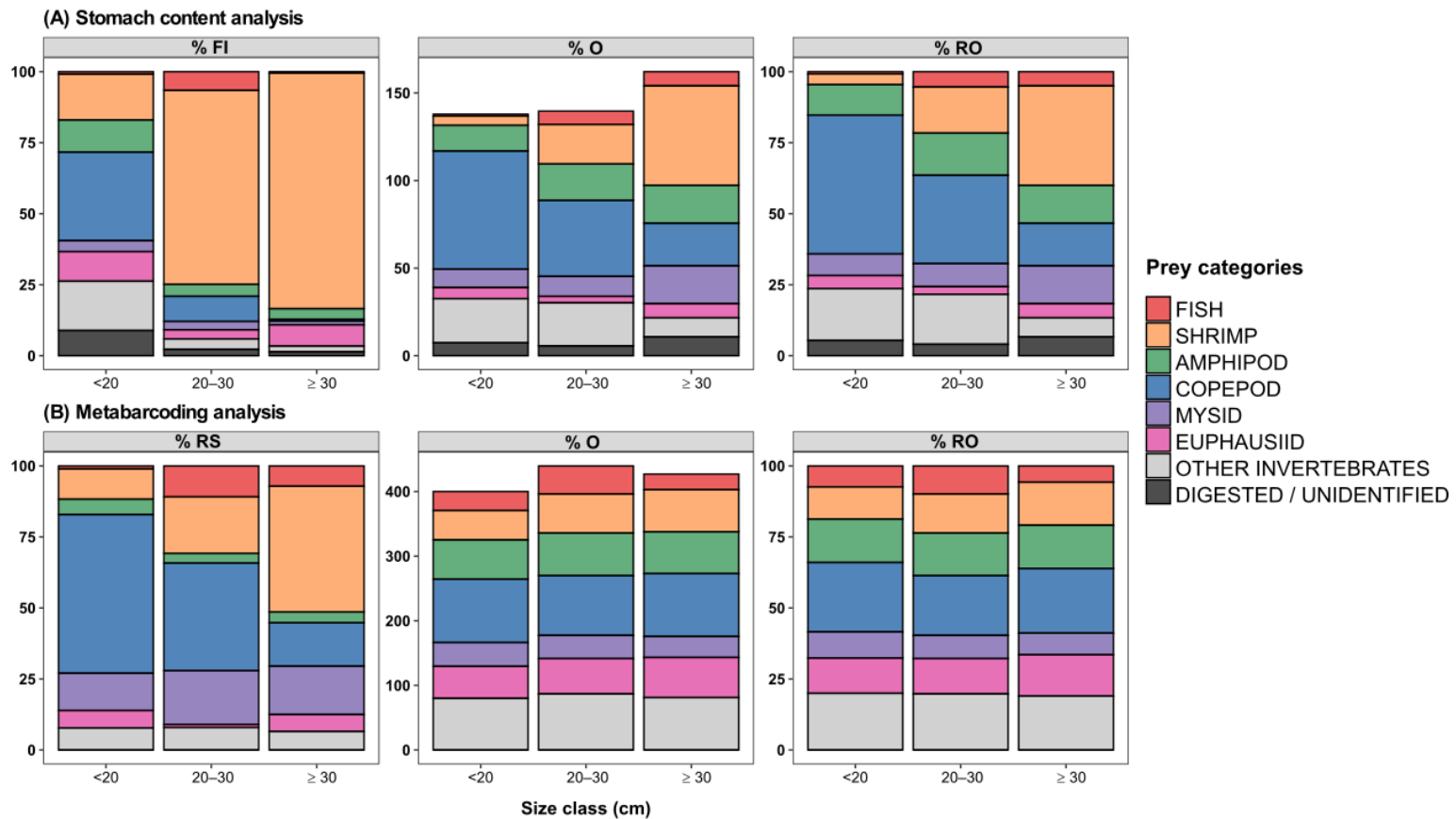
The contribution of Shrimp increased with redfish size for both methods and the diet of large ( $\geq$  30 cm) redfish was dominated by this category (%FI = 82.9 and %RS = 46.8) (**Figure 3.2, Supplementary Table 3.2**). At the species level, *P. borealis* was the most important shrimp in medium-sized (20–30 cm) redfish, even though the SCA provided higher values than the DNA metabarcoding (%FI = 52.6 and %RS = 12.5). *P. multidentata* became the most important shrimp in large ( $\geq$  30 cm) redfish, as observed in both the SCA (%FI = 57.45) and DNA metabarcoding (*Pasiphaea* sp. and *P. multidentata*; %RS = 36.34). The

genus *Pasiphaea* sp. detected by the DNA metabarcoding had multiple hits composed of the species *Pasiphaea tarda* and *P. multidentata*. However, it is presumed that the genus detected corresponded to *P. multidentata* since the larger, oceanic species *P. tarda* is extremely rare in survey captures from the region (Savard & Nozères, 2012) and has never been identified in redfish or other groundfish SCA captured in the region (Ouellette-Plante et al., 2020; Brown-Vuillemin et al., 2022).

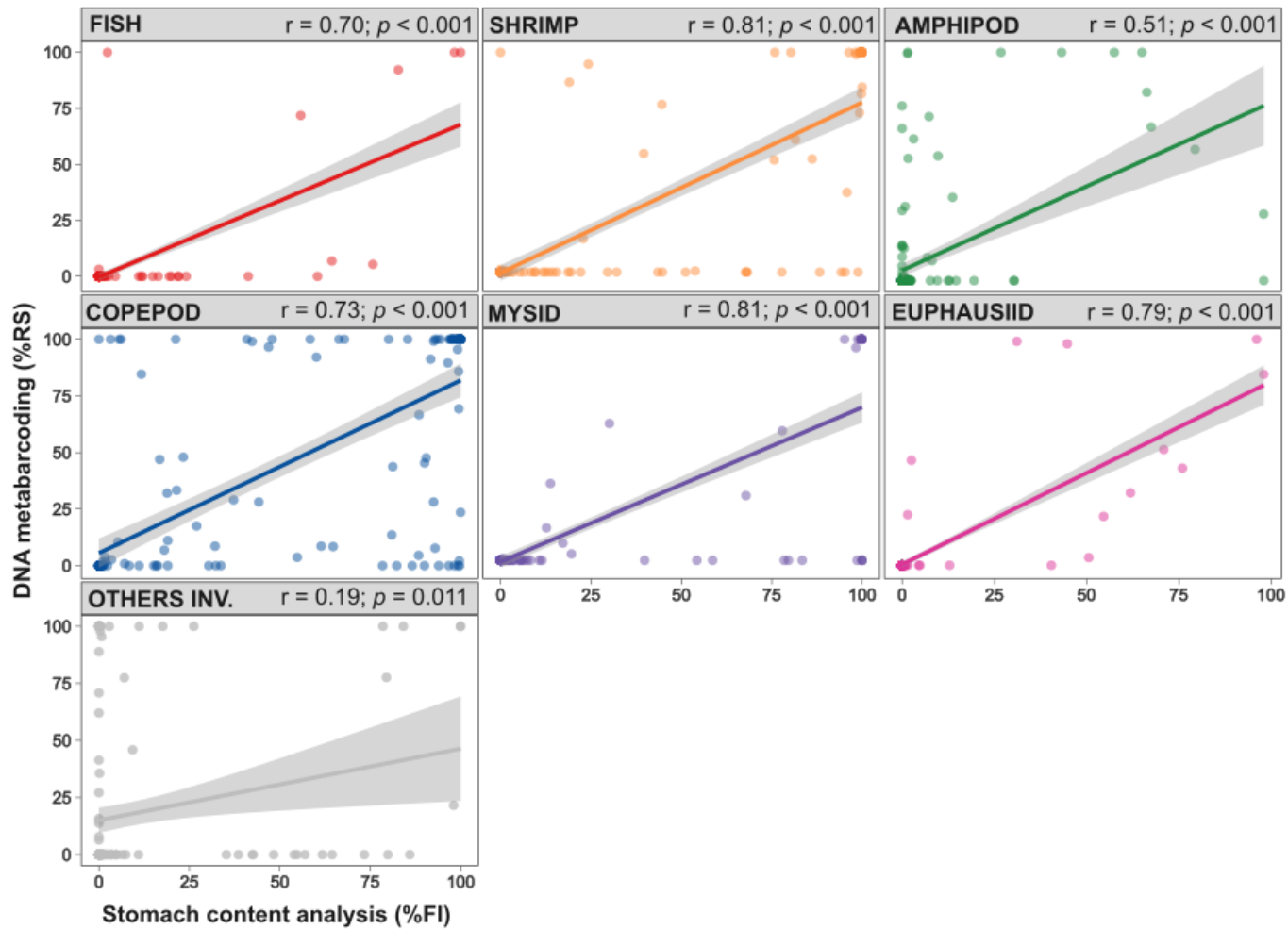
### 3.8 DISCUSSION

The purpose of this study was to assess the diet composition of redfish based on the combination of two methods to identify taxa found in individual stomachs: SCA and DNA metabarcoding. Our results add to the growing body of evidence that DNA metabarcoding improves the taxonomical resolution of the identification of prey taxa of marine predators, particularly in concert with the classic SCA (e.g., Dunn et al., 2010; Côté et al., 2013; Oyafuso et al., 2016; Jakubavičiūtė et al., 2017; Aguilar et al., 2017; Dahl et al., 2017; Riccioni et al., 2018). Our study also reveals that in redfish, a generalist feeder foraging on a wide variety of prey, the SCA and molecular methods perform differently among prey categories, both in terms of detectability and taxonomical resolution, as well as in estimated contribution to diet. This supports the concept that both techniques provide useful complementary information to estimate prey ingested, and that they are best used together to gain a maximum level of information on the predator's diet (e.g., Alonso et al., 2014; Matley et al., 2018; Cordone et al., 2022; Lejeune et al., 2022).

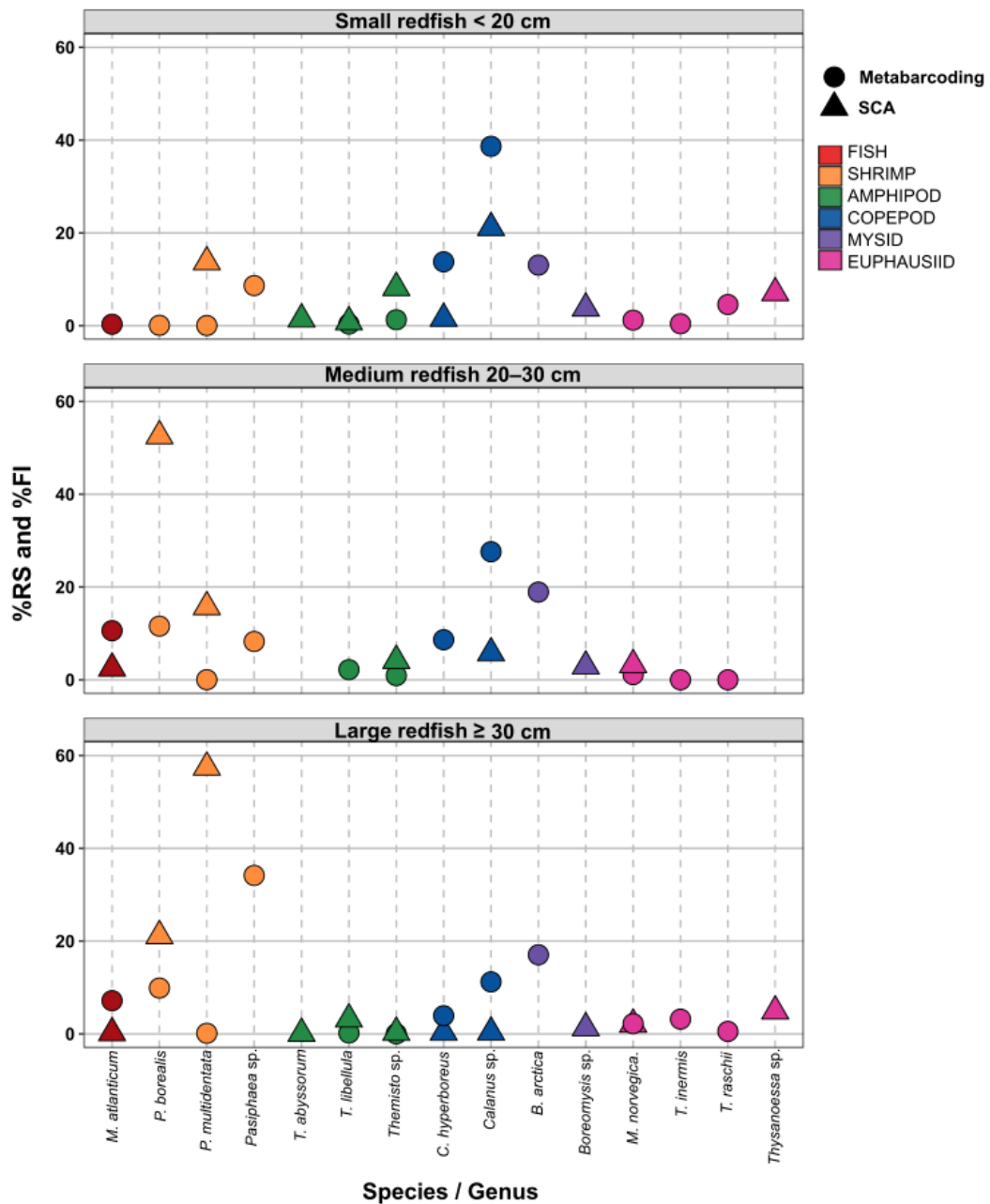




**Figure 3.2** Contribution of the eight prey categories to redfish diet as a function of redfish size classes (small, medium and large individuals), expressed as percent fullness index (%FI), relative number sequence reads (%RS), occurrence (%O) and relative occurrence (%RO) according to SCA and DNA metabarcoding.



**Figure 3.3** Linear regression analyses between the relative number of sequences reads (%RS) from DNA metabarcoding and percent fullness index (%FI) from SCA for each prey category. *P-values* for all correlations coefficients are indicate on each panel.



**Figure 3.4** Contribution of the most important prey identified at the species or genus level to redfish diet as a function of size class (small, medium and large individuals), expressed as percentage fullness index (%FI) and relative number sequence reads (%RS) according to SCA and DNA metabarcoding.





### 3.8.1 The importance of universal primer selection

A large number of previous studies confirmed the reliability of COI as a taxonomic tool across a wide diversity of taxa (Hebert et al., 2003; Ward et al., 2005; Dawnay et al., 2007; Dahl et al., 2017). Our results also suggest that the selected universal primers set (mICO1intF, jgHCO2198) allowed for an efficient detection of prey in redfish stomachs, which supports conclusions of other studies on fish (Aguilar et al., 2017; Dahl et al., 2017; Jakubavičiūtė et al., 2017).

Some important prey taxa, including pink glass shrimp *P. multidentata*, were detected in larger numbers by SCA (25 %) relative to DNA metabarcoding (< 1 %), which rather detected *Pasiphaea* sp., a corresponding taxon at a higher taxonomic level (16 %), presumably of the same species as *P. multidentata* is the only common species in the region (Savard & Nozères, 2012). An explanation is that even through the COI primers are designed to be taxonomically broad, they may not bind equally well to all prey species. Wrong, missing reference sequences or even minor primer-template mismatches could lead to substantial underrepresentation of the prey in the diet (Deagle et al., 2007). Similar issues occurred for two amphipod species identified by SCA which were not revealed by DNA metabarcoding: *T. abyssorum* and *T. compressa*. This suggests that gaps exist in COI databases with respect to ENGSL species. The levels of genus, e.g., for *Ammodytes* and *Calanus*, in the DNA metabarcoding may have similar issues. Global metabarcoding initiatives that aim to obtain COI records may result in more ENGSL species being barcoded, with the help of taxonomists, in the near future. Indeed, one way to ensure that dietary taxa of known importance are detectable is to test primer sets with DNA extracts isolated from those taxa and to incorporate the resulting DNA sequences into a reference database (Ortega et al., 2020; Sarkis et al., 2022).

### 3.8.2 Taxonomic resolution in prey identification

Molecular analyses based on DNA metabarcoding resulted in a validation of the broad description of redfish diet obtained from the SCA, confirming main prey categories as well as key prey taxa dominating diet composition. Several prey were identified in both SCA and DNA metabarcoding. These included the genus *Calanus* sp. and *Themisto* sp. as the two shrimp species *P. borealis* and *P. multidentata*, which are considered as main prey of redfish following previous SCA based work (Brown-Vuillemin et al., 2022). Our results clearly indicated that DNA metabarcoding can complement SCA with robust species-level prey identification in a generalist groundfish predator. The composition of all broad categories could be refined through the use of DNA metabarcoding, enabling species-level identification for genus-level prey seen in SCA. However, the contribution of additional species identified by metabarcoding may require further study for validation. While the detection of soft-bodied pelagic zooplankton could be a useful difference from SCA, their quantitative contribution as primary prey is uncertain. The matches for several small crustacean species was an example. While expected for shrimp and copepods, the presence of ostracods and cumaceans might be uncertain as main prey because they have distinctive, hard body types that should have been detected in SCA. A possibility is that some small prey, especially in larger fish, were detected as secondary prey, such as benthic cumaceans ingested in the demersal fish, *E. cimbrius*, a fish that was detected as primary prey.

In diet studies, taxonomists regularly deal with a large amount of visually unidentifiable material consisting of highly digested prey. These items typically cannot be assigned with confidence to any specific prey category, potentially representing a source of bias in the definition of diet composition (e.g., Baker et al., 2014). Furthermore, the proportion or incidence of ‘unidentified’ may depend on the experience of personnel, as was noticed in our earlier analysis across time periods, with recent stomach contents having more shrimp identified at the species level than in past years (Brown-Vuillemin et al., 2022). In addition, recent years of stomach contents have had their contents photographed, enabling validation and correction (updating) of taxa upon review in later years. Lastly, the traditional

approach in SCA is to be conservative in identification, going to the most certain level that a technician feels comfortable recording. The nature of data analysis makes it difficult to incorporate notes or comments, making it seem coarse when finer detail might be expected but not provided due to a reasonable doubt of the possibility of other species in a genus, i.e., with *Boreomysis*, *Thysanoessa*, *Calanus*, *Themisto*, *Pandalus*. In the case of *Pasiphaea* shrimp, the level of species is obtained because effectively only one species is expected of the genus, as a second species (*P. tarda*) is extremely rare in the region. While *P. multidentata* can be confirmed visually, degraded specimens can also be assumed to be of the species. In redfish, DNA metabarcoding enhanced the identification of prey items, especially in the Other Invertebrates category. The SCA presumed these were of degraded remains of common prey also seen in contents, e.g., amphipods, copepods, shrimp, or krill. Unexpectedly, DNA detections of Other Invertebrates were for mostly small, benthic crustacean species of ostracods and cumaceans, that were not expected as major prey. Also, some prey detected were soft-bodied species (e.g., *Sagitta elegans*, *Limacina helicina*, *M. atlanticum*) and thus unlikely to be identified in SCA. However, it is uncertain if these detections represent rare prey, contamination or secondary prey, e.g., are the prey of fish *Enchelyopus cimbrius* or of the large crustacean prey such as amphipods, euphausiids or shrimp, that in turn was the prey of redfish.

### **3.8.3 Quantitative prey assessment**

Although the application of DNA metabarcoding to diet studies is well established (Hebert et al., 2003; Carreon-Martinez et al., 2011), the technique remains limited by the lack of a standardised method for assessing the relative importance of prey in the diet, mainly because using sequence read counts as a proxy for prey contribution to the diet is not straightforward (Deagle et al., 2019). The concept that DNA metabarcoding provides accurate quantitative information is under debate since variability in technical and biological aspects can generate major sources of bias. For example, cell densities, primer mismatch, unequal primer binding with different primer affinities during the PCR, differential quality and degradation of DNA by digestive enzymes in stomachs, wrong or missing reference



sequences, are all factors that can affect the amplification, and thus the relative number of sequences reads, for a given taxon (e.g., [Pompanon et al., 2012](#); [Thomas et al., 2016](#); [McInnes et al., 2017](#); [Buglione et al., 2018](#); [Deagle et al., 2019](#); [Stapleton et al., 2022](#); [Damian-Serrano et al., 2022](#)).

Many studies conservatively interpret sequence counts as occurrence data. However, occurrence-based diet summaries do not necessarily provide a more accurate representation of overall diet since they can potentially overestimate the contribution of rare taxa while underestimating the contribution of major prey ([Deagle et al., 2019](#)). In the present study, from the comparison between analyses derived from SCA and DNA metabarcoding, we argue that occurrence results derived from metabarcoding cannot be used to interpret dietary size-related trends, and only %RS provided semi-quantitative estimates of diet in accordance with the quantitative results obtained from SCA (**Figure 3.2**). In fact, the %RS values for all main prey taxa was relatively close to their respective %FI values, with main prey representing together more than 50 % of the total diet in terms of both %FI and %RS. Both methodologies pointed to the same important zooplankton taxa in small redfish (< 20 cm): copepods of the genus *Calanus* including *C. hyperboreus* and microzooplankton taxa such as the mysids of the genus *Boreomysis* dominated by the species *B. arctica*, euphausiids of the genus *Thysanoessa* driven by the species *T. raschii*, and amphipods of the genus *Themisto* dominated by the species *T. libellula*. In addition to these zooplankton taxa, shrimp consumption was important in medium-sized (20–30 cm) redfish with a dominance by *P. borealis*. In large ( $\geq 30$  cm) redfish, the bulk of the diet was composed of shrimp, with a dominance of *P. multidentata*. However, in order to use the results in a semi-quantitative way, cannibalism, not observed in this SCA study but previously recorded in large redfish diet ([Brown-Vuillemin et al., 2022](#)) should be considered, which is impossible with DNA metabarcoding. Moreover, since metabarcoding involves the extraction of the total DNA from the stomach contents and universal sets of primers are used to maximize DNA detection from the widest possible range of prey species, secondary prey or non-target prey consumed during feeding, may thus be detected and confound the results in DNA-based studies and then resulting in an overestimation ([Sheppard et al., 2005](#); [Oehm et al., 2017](#)). Although prey

taxa were removed from our analysis ( $\%RS < 0.1$ ) as an attempt to reduce the impact of contamination, with the added benefit of removing some secondary prey, the threshold for removal was arbitrary and some secondary prey could have been retained and treated as primary prey, whereas some primary prey could have exaggerated  $\%RS$  because they were also found in the stomachs as prey of prey, such as copepods in large redfish diet, a key food web component for several redfish prey as, for example, *T. libellula*, *M. norvegica* and *P. borealis* (Ouellet & Lefaivre, 1994; Marion et al., 2008; Schmidt, 2010). However, these should be expected to represent only a minor part of total sequence reads compared to primary prey, due to a much lower total contribution and to a higher level of degradation expected.

Furthermore, additional taxa that were only detected through DNA metabarcoding all presented a low number of sequences reads ( $\%RS < 2$ ), suggesting that no major prey were missed by either method, increasing our confidence that the diet composition reported in the present study is an accurate portrait of what redfish were actually consuming in the region during the study period. Overall, our results strongly suggest that DNA metabarcoding is an effective technique for confirming key prey taxa driving the diet composition of redfish. To improve our ability in using  $\%RS$  as a semi-quantitative tool to assess diet composition of redfish, experimental studies could be conducted to evaluate how prey detectability varies among prey species and estimate correction factors to account for different states of digestion (Deagle et al., 2010; Thomas et al., 2014; Egeter et al., 2015; Stapleton et al., 2022), in addition with corrected and validated reference sequences database.

### **3.8.4 Conclusion**

DNA metabarcoding provides a promising complementary approach to SCA for refining the resolution of diet composition of redfish by revealing taxa that would otherwise go unnoticed (Jakubavičiūtė et al., 2017; Riccioni et al., 2018; Cordone et al., 2022). As sequencing technology and reference databases for different primer sets continue to develop and become increasingly affordable, the use of metabarcoding for diet determination will

increase (Stapleton et al., 2022) and taxonomical resolution will keep improving. This will yield an increasingly precise portrait of trophic linkages among species and facilitate the implementation of an ecosystem-based approach to resource management. In contrast, even though SCA can be limited in terms of taxonomical resolution, it allows for a more robust quantitative measure of diet composition, including cannibalism. SCA is also essential for taxonomic validation by confirming whether species detected through metabarcoding are primary or secondary prey, which is a crucial piece of information in food web studies. Given the highly complementary nature of the two methods, we advocate for increasing collaborations between taxonomists and molecular ecologists for resolving specific diet composition as well as trophic linkages at the ecosystem level.

### **3.9 DATA AVAILABILITY STATEMENT**

The data that support the findings of this study are openly available in Dryad at <https://doi.org/10.5061/dryad.37pvmcvpr>.

### **3.10 ETHIC STATEMENT**

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

### **3.11 AUTHOR CONTRIBUTIONS**

All authors conceived the project objectives and methodologies. CN conducted the prey taxa identification from the stomach contents. SB-V and CH performed the analysis of DNA metabarcoding. EN performed the bioinformatics data processing. SB-V conducted the data analyses and wrote the first draft of the manuscript. All authors have contributed to the writing, revision and improvements of the manuscript and take responsibility for its content.

### **3.12 FUNDING STATEMENT**

This project is part of the partnership program “Return of groundfish in the Estuary and Northern Gulf of St. Lawrence”, co-funded by Fisheries and Oceans Canada (DFO) and Ressources Aquatiques Québec (RAQ), a strategic research network funded by the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT). DR was supported by the Canada Research Chair program. SB-V was supported by a Réseau Québec Maritime (RQM) excellence scholarship.

### **3.13 ACKNOWLEDGMENTS**

We are grateful to all participants who helped with sample collection, laboratory analysis of stomach contents and prey identification. We also thank all the personnel of the Canadian Coast Guard Research Vessel *Teleost*.

### **3.14 CONFLICT OF INTEREST STATEMENT**

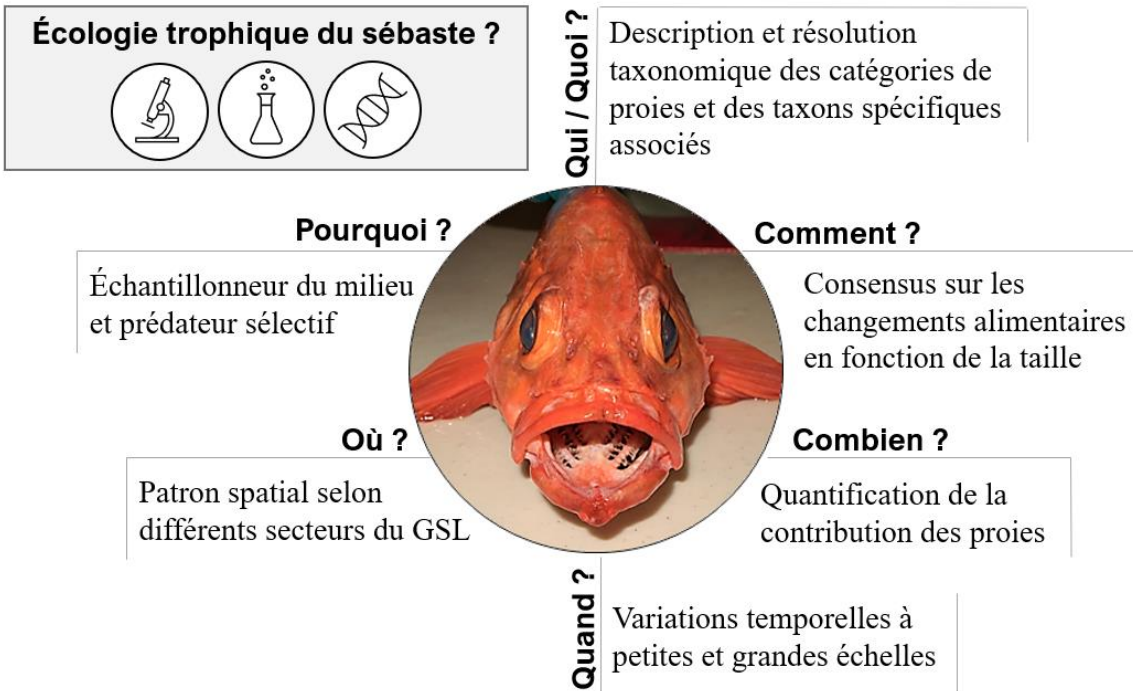
The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans un contexte de préoccupation mondiale concernant la question de la durabilité des ressources marines et des pêcheries, la mise en place d'une gestion intégrative prenant en compte le maximum de paramètres écosystémiques semble être la solution la plus prometteuse pour la protection et la conservation des espèces marines. C'est pourquoi la compréhension de l'ensemble des mécanismes qui structurent les communautés écologiques d'un écosystème, comprenant l'étude du fonctionnement de ses réseaux trophiques, est nécessaire pour trouver un équilibre durable entre le renouvellement de la ressource et son exploitation.

Étant donné l'importance écologique, économique et sociale de tout changement majeur de l'écosystème et du secteur halieutique du GSL pour le Québec et les quatre provinces de l'Atlantique canadien, il est essentiel de comprendre l'ampleur et les impacts du retour du sébaste. L'objectif général de ces travaux de thèse était d'étudier l'écologie trophique de ce poisson de fond à travers la description et la compréhension de son alimentation sur la base de différentes méthodologies comprenant l'analyse visuelle de ses contenus stomacaux (ACS) ; l'analyse comparative de la composition en acides gras (AG) des sébastes et de ses principales proies et l'application du métabarcoding aux contenus stomacaux (ADN). À travers l'utilisation complémentaire de ces trois méthodologies, les trois articles scientifiques constituant cette thèse contribuent à dresser un portrait global du régime alimentaire et des relations trophiques du sébaste dans le GSL. Les résultats obtenus dans le cadre de ce projet soutiennent le concept selon lequel plusieurs techniques combinées permettent d'obtenir un maximum d'informations sur l'écologie alimentaire d'un prédateur en abordant différents angles et en répondant à plusieurs problématiques fondamentales de recherche (**Figure 26**). Les recherches menées au cours de ce doctorat ont permis d'établir et de documenter plusieurs éléments descriptifs et quantitatifs de référence sur l'écologie

trophique du sébaste, d'initier une réflexion sur le choix et la pertinence des méthodologies employées pour le cas du sébaste dans le GSL et d'offrir des perspectives d'études trophiques précieuses.



**Figure 26.** La question de l'écologie trophique du sébaste étudiée au cours de ce projet de doctorat, les problématiques fondamentales de recherches associées et les informations générales qui se dégagent au travers de l'utilisation des trois méthodologies employées.









## 1. QUE MANGE LE SÉBASTE DANS LE GOLFE DU SAINT-LAURENT ? PORTRAIT GLOBAL DE SES PROIES

L'analyse des contenus stomacaux à travers l'identification visuelle et le métabarcoding des proies offre une description du régime alimentaire du sébaste à un haut niveau de précision taxonomique. Ces méthodes ont permis de recenser et de fournir une liste exhaustive et affinée des différents taxons qui peuvent être ingérés et digérés par le sébaste, avec un total de 53 proies identifiées jusqu'à l'espèce (**Tableau 2**).

*Consensus sur les changements alimentaires en fonction de la taille des sébastes et sur les taxons clés* – Les principales catégories de proies, ainsi que les taxons clés dominant la composition du régime alimentaire du sébaste ont été confirmés au travers de l'ensemble des trois chapitres. Plus précisément, chaque méthodologie confirme un changement de régime alimentaire au fur et à mesure que la taille des sébastes augmente. Le zooplancton domine le régime alimentaire des plus petits sébastes (< 20 cm) qui consomment principalement des amphipodes du genre *Themisto* (*T. abyssorum*, *T. compressa* et *T. libellula*), des copépodes du genre *Calanus* avec notamment *C. hyperboreus*, des mysides du genre *Boreomysis* avec *B. arctica* et des euphausides avec le krill nordique *Meganyctiphanes norvegica* et le genre *Thysanoessa* (*T. inermis* et *T. raschii*) (**Tableau 2**).

L'importance des taxons zooplanctoniques diminue progressivement avec l'augmentation de la taille des sébastes. Les plus grands sébastes ( $\geq 30$  cm) deviennent des consommateurs de crevettes et de poissons. La crevette nordique *Pandalus borealis* et la crevette blanche *Pasiphaea multidentata* constituent les deux espèces singulièrement consommées par les grands sébastes. Les principaux poissons consommés par les grands sébastes comprennent le capelan *Mallotus villosus*, la molasse atlantique *Melanostigma atlanticum* et le sébaste *Sebastes* sp. lui-même (**Tableau 2**).

**Tableau 2.** Liste de l'ensemble des proies, avec leurs noms usuels, identifiées au genre ou à l'espèce, recensées lors de l'identification visuelle des contenus stomacaux des 3690 sébastes et de l'utilisation du métabarcoding. Les taxons surlignés en gris ont été définis comme les plus importants au travers des trois chapitres de cette thèse. Illustrations des proies les plus importantes par ©NOAA et ©Claude Nozères.

POISSON		CREVETTE		AMPHIPODE	
<i>Ammodytes</i> sp.	Langon	<i>Eualus fabricii</i>	Bouc Arctique	<i>Byblis</i> sp.	Gammaride
<i>Arctozenus risso</i>	Lussion blanc	<i>Eualus gaimardii</i>	Bouc de Gaimard	<i>Harpinia</i> sp.	Gammaride
<i>Clupea harengus</i>	Hareng atlantique	<i>Eualus macilentus</i>	Bouc du Groenland	<i>Hippomedon</i> sp.	Gammaride
<i>Enchelyopus cimbrius</i>	Motelle à quatre barbillons	<i>Pandalus borealis</i>	Crevette nordique	<i>Hyperia galba</i>	Hypéridé
<i>Gadus</i> sp.	Morue	<i>Pandalus montagui</i>	Crevette ésope	<i>Hyperia</i> sp.	Hypéridé
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Épinoche à trois épines	<i>Pandalus</i> sp.	Crevette	<i>Hyperoche medusarum</i>	Hypéridé
<i>Lumpenus fabricii</i>	Lompénie élancée	<i>Pasiphaea multidentata</i>	Crevette blanche	<i>Maera loveni</i>	Hypéridé
<i>Mallotus villosus</i>	Capelan atlantique	<i>Pasiphaea</i> sp.	Crevette	<i>Melita</i> sp.	Gammaride
<i>Melanostigma atlanticum</i>	Molasse atlantique	<i>Pontophilus norvegicus</i>	Crevette de Norvège	<i>Monoculodes</i> sp.	Gammaride
<i>Nemichthys scolopaceus</i>	Avocette ruban	<i>Sabinea septemcarinata</i>	Crevette à sept lignes	<i>Neohela monstrosa</i>	Gammaride
<i>Nezumia bairdii</i>	Grenadier du Grand Banc	<i>Spirotocaris spinus</i>	Bouc perroquet	<i>Rhachotropis aculeata</i>	Gammaride
<i>Notoscopelus kroyeri</i>	Lanterne-voilière nordique			<i>Scina borealis</i>	Hypéridé
<i>Paralepis</i> sp.	Lussion à bec de canard			<i>Themisto abyssorum</i>	Hypéridé
<i>Sebastes</i> sp.	Sébastes			<i>Themisto compressa</i>	Hypéridé
				<i>Themisto libellula</i>	Hypéridé
				<i>Themisto</i> sp.	Hypéridé
				<i>Tmetonyx cicada</i>	
COPEPODE		MYSIDE		EUPHAUSIDE	
<i>Bradyidius similis</i>	Calanoïde	<i>Boreomysis arctica</i>	Mysidacé	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	Krill nordique
<i>Calanus finmarchicus</i>	Calanoïde	<i>Boreomysis</i> sp.	Mysidacé	<i>Thysanoessa inermis</i>	Euphausiacé
<i>Calanus glacialis</i>	Calanoïde	<i>Boreomysis tridens</i>	Mysidacé	<i>Thysanoessa raschii</i>	Krill arctique
<i>Calanus hyperboreus</i>	Calanoïde	<i>Erythrops erythrophthalma</i>	Mysidacé	<i>Thysanoessa</i> sp.	Euphausiacé
<i>Calanus</i> sp.	Calanoïde	<i>Erythrops</i> sp.	Mysidacé		
<i>Chiridius gracilis</i>	Calanoïde	<i>Mysis mixta</i>	Mysidacé		
<i>Euchaeta</i> sp.	Calanoïde	<i>Mysis</i> sp.	Mysidacé		
<i>Gaetanus tenuispinus</i>	Calanoïde	<i>Pseudomma roseum</i>	Mysidacé		
<i>Metridia longa</i>	Calanoïde	<i>Pseudomma</i> sp.	Mysidacé		
<i>Metridia lucens</i>	Calanoïde	<i>Stilomysis</i> sp.	Mysidacé		
<i>Metridia</i> sp.	Calanoïde				
<i>Paraeuchaeta norvegica</i>	Calanoïde				
<i>Scolecithricella</i> sp.	Calanoïde				
AUTRES INVERTÉBRÉS		PROIES LES PLUS IMPORTANTES			
<i>Aphrodita hastata</i>	Souris de mer	<i>Themisto</i> sp.		Capelan	Molasse
<i>Chionoecetes opilio</i>	Crabe des neiges				
<i>Cuspidaria</i> sp.	Mye	<i>Calanus</i> sp.			Sébaste
<i>Discoconchoecia elegans</i>	Ostracode				
<i>Eudorella emarginata</i>	Cumacé	<i>Boreomysis</i> sp.			
<i>Halocyprida</i> sp.	Ostracode				Crevette blanche
<i>Hyas</i> sp.	Crabe	<i>Euphausiide</i>			
<i>Limacina helicina</i>	Papillon de mer				
<i>Limacina</i> sp.	Papillon de mer				
<i>Rossia</i> sp.	Sépioles				
<i>Sagitta elegans</i>	Chaetognathe				
<i>Systemus infelix</i>	Isopode				
<i>Tomopteris</i> sp.	Polychète				

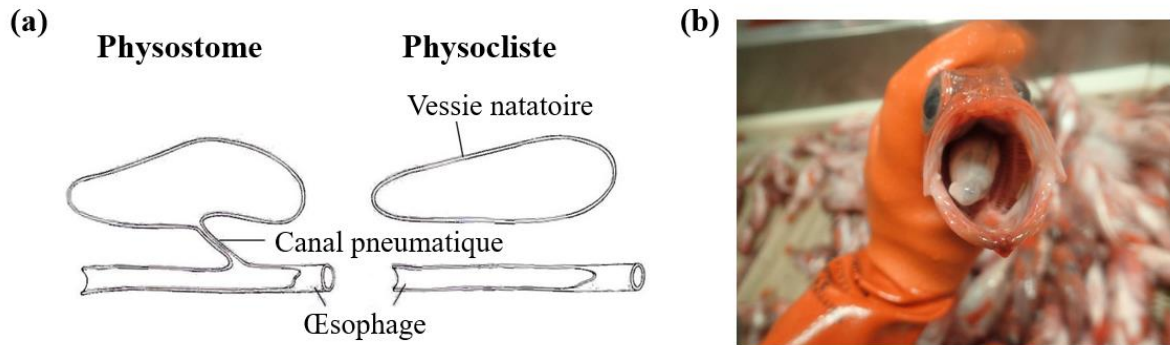


*Cannibalisme, une prédation intraspécifique à surveiller* – L'ACS est la seule méthode qui permet de détecter la prédation interspécifique sur des petits sébastes. Le cannibalisme important de ces dernières années (2015–2019) pourrait suggérer un contrôle dépendant de la densité lors d'une forte abondance de petits sébastes disponible. Ce comportement devrait s'intensifier à mesure que les fortes classes d'âge des cohortes de 2011–2013 grandissent et à la condition que des petits sébastes continuent à émerger en grand nombre. Le cannibalisme pourrait devenir une source importante de mortalité pour les juvéniles et contraindre l'apparition de nouvelles fortes classes d'âge à moyen terme avec une réduction du taux de survie chez les juvéniles en période de haute abondance de grands sébastes. Les taux de mortalité des sébastes juvéniles attribuables au cannibalisme devront être surveillés et quantifiés pour une meilleure compréhension et des projections précises de la dynamique de la population du sébaste dans le GSL.

L'ensemble des réflexions et des conclusions acquises lors de ces travaux de recherche souligne que l'ACS est une étape clé pour s'assurer que les différentes proies qui contribuent au régime alimentaire des sébastes soient détectables et valides avec d'autres méthodologies. L'ACS et l'expertise taxonomique relative à un écosystème particulier, semblent être indispensables pour authentifier si les proies recensées sont effectivement distribuées dans l'écosystème et demeurent disponibles pour le sébaste ; pour définir si l'on parle de proies primaires ou secondaires ; pour renseigner sur le cannibalisme et également pour fournir une mesure quantitative de la composition du régime alimentaire, qui constitue une information cruciale dans les études de réseaux trophiques.

## **2. DÉFI DE LA QUANTIFICATION DE LA CONTRIBUTION DES PROIES AU RÉGIME ALIMENTAIRE DU SÉBASTE, UNE ESPÈCE PHYSOCLISTE**

Au travers des trois chapitres, seule l'ACS a permis d'offrir des mesures quantitatives de la contribution des différentes proies au régime alimentaire du sébaste. Néanmoins, la quantification reste une étape complexe en raison de la variabilité individuelle et de l'aperçu instantané des derniers et plus récents repas que confère la méthode, de la digestion différentielle des proies et de l'expertise taxonomique requise, et également pour le sébaste, du taux de régurgitation partiel ou total inconnu de ce poisson de fond physocliste (**Figure 27**). Le chapitre 1 a permis, grâce à un nombre inédit d'estomacs collectés et analysés, de contourner au maximum les biais rencontrés en raison de la grande proportion d'estomacs vides, typique d'une espèce physocliste des eaux profondes, et d'obtenir ainsi un aperçu représentatif de la contribution des principales proies au régime alimentaire du sébaste, au moyen de la pondération des données. Les données des ACS de l'année 2017, utilisées dans les chapitres 2 et 3, ont montré des résultats conformes aux tendances et contributions de proies observées dans le chapitre 1 pour la période 2015–2019, malgré le nombre réduit d'échantillons et l'absence de pondération, augmentant ainsi notre confiance dans la représentativité de nos conclusions.



**Figure 27.** (a) Comparaison de l'anatomie de la vessie natatoire d'un poisson physostome et physocliste tirée de [Larouche et al. \(2019\)](#) et (b) Photographie d'un sébaste avec l'estomac évaginé : exemple de la conséquence de barotraumatisme subi par un sébaste lors de la remontée au chalut de fond.

En août 2020, plusieurs sébastes ont été capturés, en faible profondeur, par une équipe de plongeurs de l'IML afin de réaliser différentes recherches expérimentales en salle des bassins, telles que des études d'adaptation des sébastes face aux changements climatiques. Une centaine d'individus n'ont cependant pas survécu lors du transport, pour diverses raisons. Ces sébastes ont été conservés, entiers, aux congélateurs de l'IML. Remontés sans barotraumatisme, ces sébastes représentent une opportunité unique pour la réalisation de plusieurs études annexes qui peuvent être reliées à ce doctorat. Par exemple, il serait pertinent d'analyser et comparer le contenu des estomacs de sébastes ayant subi ou non un barotraumatisme, d'estimer les différences en termes de taux de remplissage stomacal. Ces poissons ont été en cage de 12 à 96 heures et la digestion partielle ou totale d'une durée variable ([Chabot, comm. pers.](#)) pourrait rendre l'interprétation des résultats difficile mais pourrait offrir des premières pistes de réflexion sur la probabilité de régurgitation des sébastes pêchés au chalut au fond. Certaines études morphologiques, en relation avec les contenus stomacaux, pourraient également être réalisées afin de caractériser les fonctions locomotrices, visuelles et prédatrices des sébastes, avec par exemple des mesures de la taille de leurs bouches qui peut influencer la gamme de proies potentielles.

L'utilisation des profils en AG comme traceurs trophiques pourrait aider à surmonter les difficultés liées à la collecte d'un grand nombre d'estomacs nécessaire pour l'ACS des sébastes et offrir des pistes solides de réflexion en ce qui concerne l'interprétation du régime alimentaire des espèces sujettes à des régurgitations fréquentes et importantes lors des échantillonnages. Néanmoins, afin de comprendre l'influence et l'intégration des AG sur les tissus de sébastes, il sera pertinent de réaliser des études plus spécifiques, dans des environnements contrôlés, en évaluant quels sont les AG qui peuvent être utilisés pour modéliser et quantifier, au moyen de facteurs de calibration, les différentes proies assimilées. De même, afin d'améliorer notre capacité à utiliser le nombre relatif de séquences détectées par le métabarcoding (% RS, pourcentage of relative sequences) comme un outil semi-quantitatif plus robuste, des études expérimentales doivent être réalisées pour comprendre comment la détectabilité des taxons les plus importants (copépodes et crevettes, par exemple) varie, en estimant des facteurs de correction pour tenir compte des effets des biais introduits, comme les disparités d'amplification lors de la PCR. Toutefois, ces deux méthodes alternatives aux ACS ne permettent pas de détecter le cannibalisme, ce qui influencera les mesures de quantification en omettant la contribution d'une proie importante chez les grands sébastes. D'autres réflexions seront ainsi nécessaires pour répondre à cette problématique.

### **3. VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES À GRANDE ET PETITE ÉCHELLES**

Les résultats du chapitre 1 issus de l'utilisation de longues séries temporelles et d'une couverture spatiale étendue soulignent la nécessité et l'importance de contrôler régulièrement les habitudes alimentaires des prédateurs. L'étude des variations spatio-temporelles est particulièrement indispensable dans un contexte de pressions constantes et croissantes imposées sur les écosystèmes marins.

***Dominance de différents taxons zooplanctoniques*** – En tenant compte de l'abondance relative du sébaste grâce à la pondération des données, le chapitre 1 a mis en évidence des différences spatio-temporelles marquées de dominance zooplanctonique dans le régime alimentaire des plus petits sébastes (< 20 cm). Les petits sébastes consommeraient leurs

proies de manière opportuniste, en fonction de la disponibilité relative des principaux taxons dans leur environnement, dans le temps et l'espace. Puisque la biomasse et la composition spécifique des communautés zooplanctoniques sont grandement influencées par les modifications dans la structure des masses d'eau, avec principalement les fluctuations en termes de température, le suivi temporel de la composition du régime alimentaire des sébastes en relation avec des données d'abondance relative de sébastes et de taxons-proies doit se poursuivre pour faciliter et acquérir une évaluation solide des stratégies alimentaires que le sébaste utilise.

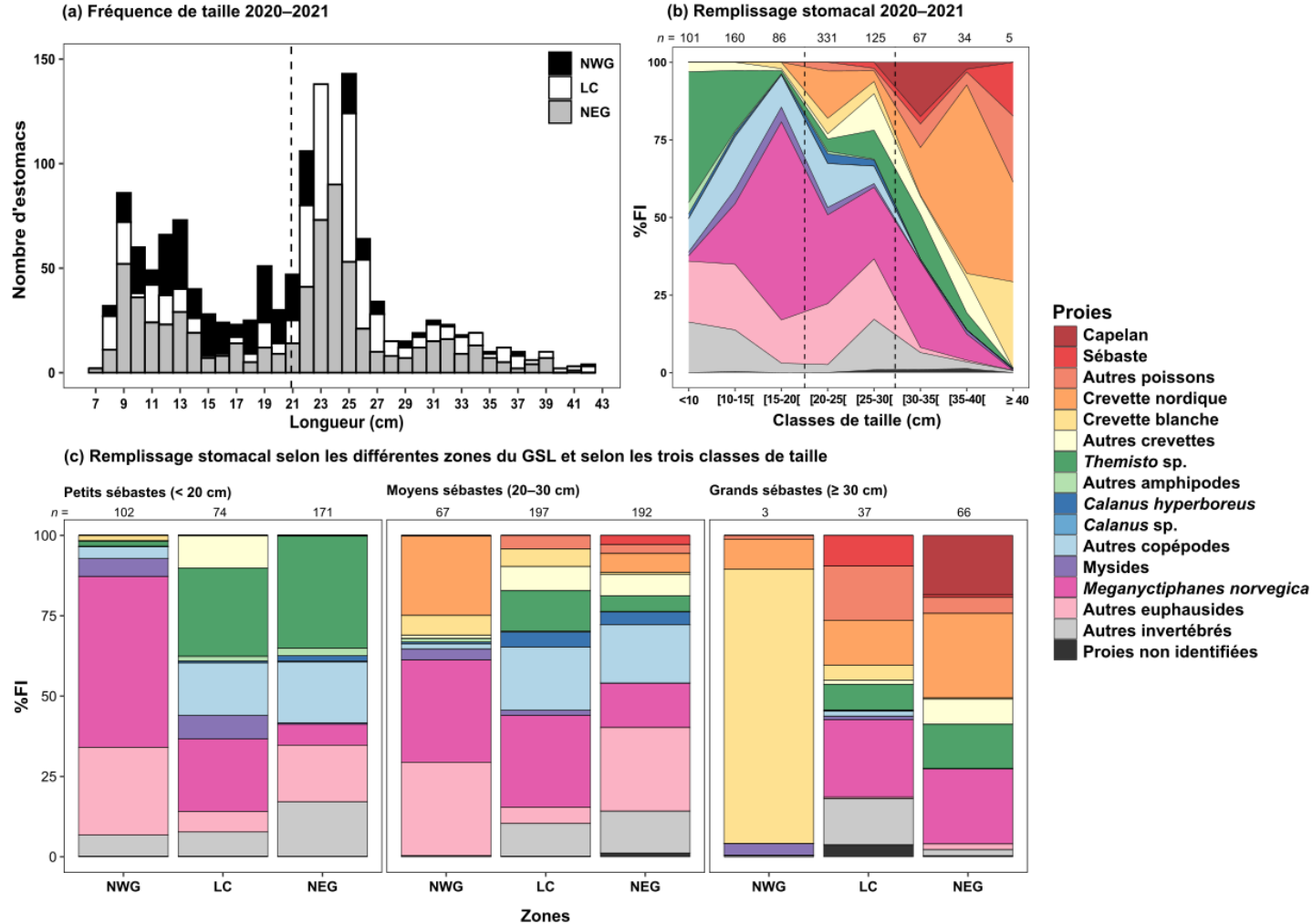
Bien que l'utilisation des profils en AG soit une méthode complexe pour établir des liens trophiques directs et offre une résolution taxonomique imprécise par rapport aux deux autres méthodologies appliquées aux contenus stomacaux, l'intégration des calanoides du genre *Calanus* au régime alimentaire des petits sébastes a été confirmée dans le chapitre 2. Intégrant les contributions des proies au régime alimentaire sur une plus longue période, les signatures en AG suggèrent que les petits et moyens sébastes (< 30 cm) auraient accès à une ressource calanoïde plus tôt dans l'été, lorsque les copépodes sont davantage disponibles dans la colonne d'eau. La consommation de calanoides par les sébastes juvéniles pourrait être un trait d'alimentation corrélé à celui de leur stade larvaire. Les travaux de Burns et al. (2020) ont montré une sélection positive par les larves de sébaste sur les œufs de *Calanus finmarchicus*, soutenant l'hypothèse d'un lien trophique fort entre les larves et un copépode calanoïde clé de l'écosystème du GSL. Pour les larves et les juvéniles de sébaste, la variabilité de la phénologie et de l'abondance des copépodes calanoides en relation avec l'environnement semble être importante à considérer dans les futures recherches trophiques.

Il sera nécessaire de compléter les données d'AG en acquérant les signatures d'autres espèces zooplanctoniques qui jouent un rôle central dans les réseaux alimentaires du GSL. Par exemple, la composition en AG du krill n'a pas été examinée dans le chapitre 2, mais il serait précieux d'obtenir, en tant qu'espèces fourragères et espèces identifiées avec les ACS et le métabarcoding, la signature du krill arctique *T. raschii* et du krill nordique *M. norvegica*.

Puisque les données des ACS pour les années 2020–2021 étaient disponibles (fournies par le MPO), de nouveaux résultats ont été générés afin de décrire les tendances actuelles du régime alimentaire du sébaste pour ces deux dernières années (**Figure 28, Tableau 3**). Ces résultats sont additionnels et n'ont pas été inclus dans les chapitres de cette thèse mais suivent la même tendance que les résultats issus d'ACS produits dans les différents articles scientifiques. Les résultats montrent une dominance marquée de *M. norvegica* chez les petits et moyens sébastes (< 30 cm) indiquant une variabilité continue dans la consommation d'espèces zooplanctoniques. Ces nouvelles informations montrent l'importance de suivre l'évolution de l'alimentation des sébastes au cours du temps.

**Prédation systématique sur les crevettes et implications** – Une prédation systématique sur la crevette nordique et la crevette blanche par les sébastes de plus grande taille ( $\geq 30$  cm) est constatée. Le sébaste était caractérisé par un régime alimentaire dominé à plus de 50% (FI) par ces deux espèces de crevettes à partir d'une taille de 25 cm dans les années 1990 et de 30 cm entre 2015 et 2019. En 2020–2021, les résultats additionnels montrent que la consommation de crevette nordique est d'autant plus marquée, à partir de 35 cm (**Figure 28**).

Malgré la baisse d'abondance de la crevette nordique depuis ces dernières années, le sébaste sélectionne cette espèce dans les zones NWG et NEG, correspondant aux régions de forte densité connues de crevette nordique, constat de nouveau observé en 2020–2021 (**Figure 29**). L'importante contribution de la crevette blanche à des niveaux similaires, voire supérieurs à ceux de la crevette nordique dans les différents chapitres, est la preuve que cette crevette pélagique est disponible et abondante dans l'écosystème du GSL et qu'il existerait un important chevauchement de distribution entre les grands sébastes et *P. multidentata* dans les chenaux profonds du GSL. Les AG 18:2n6 et 22:6n3 suggèrent l'intégration des crevettes au régime alimentaire des sébastes de grande taille ( $\geq 30$  cm) plus tôt dans la saison estivale et confirment une consommation marquée dans les chenaux profonds des zones LC et NEG, où la distribution des taux de capture de sébaste est la plus importante et où le chevauchement avec la distribution de la crevette nordique suggère un impact de prédation fort (**Figure 29**).



**Figure 28.** Résultats additionnels issus des données de contenus stomacaux pour les années 2020–2021 ( $n = 909$ ). **(a)** Distribution des fréquences de taille des sébastes, dont l'estomac contenait de la nourriture (40 % d'estomacs vides), en fonction des trois zones du golfe du Saint-Laurent (NWG : nord-ouest, LC : chenal laurentien, NEG, nord-est). La ligne pointillée représente la valeur moyenne de la longueur. **(b)** Contribution des catégories de proies au régime alimentaire des sébastes (FI, fullness index) en fonction de classe de taille de 5 cm. Les lignes pointillées indiquent < 20 cm, 20–30 cm et  $\geq 30$  cm. **(c)** Contribution des catégories de proies pour chaque grande classe de taille et selon les différentes zones du GSL.

**Tableau 3.** Résultats additionnels de la composition du régime alimentaire du sébaste pour les années 2020–2021 exprimée en remplissage stomacal (% FI). Les taxons surlignés en gris sont de nouvelles observations.

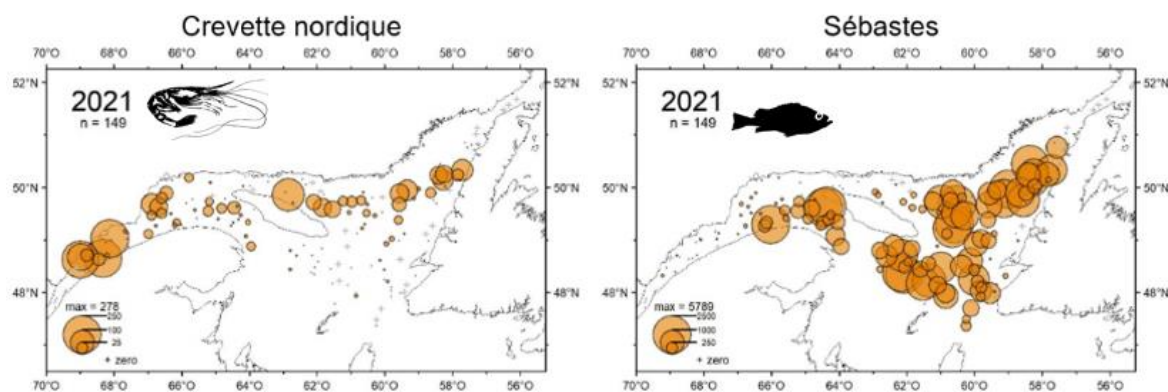
Proies	Taille <i>n</i>	%FI		
		< 20 cm	20–30 cm	≥ 30 cm
<b>POISSON</b>		<b>T</b>	<b>2.80</b>	<b>24.62</b>
Poisson digéré		T	2.01	4.63
<i>Lumpenus maculatus</i>		-	0.22	1.26
<i>Lumpenus</i> sp.		-	-	0.38
<i>Arctozenus risso</i>		-	-	1.03
<i>Mallotus villosus</i>		-	-	14.26
<i>Melanostigma atlanticum</i>		-	-	0.29
<i>Sebastes</i> sp.		-	0.57	2.77
<b>CREVETTE</b>		<b>2.78</b>	<b>21.06</b>	<b>31.62</b>
Crevette digérée		1.11	1.31	2.71
<i>Argis dentata</i>		-	2.66	-
<i>Sabinea septemcarinata</i>		-	-	0.60
<i>Eualus gaimardii</i>		1.05	-	-
<i>Pandalus borealis</i>		-	11.76	23.53
<i>Pandalus montagui</i>		0.06	0.65	2.68
<i>Pandalus</i> sp.		-	-	0.47
<i>Pasiphaea multidentata</i>		0.56	4.68	1.63
<b>AMPHIPODE</b>		<b>23.30</b>	<b>6.20</b>	<b>12.44</b>
Amphipode digéré		0.99	0.04	-
<i>Hyperia galba</i>		-	-	0.04
<i>Themisto abyssorum</i>		0.22	1.07	1.57
<i>Themisto compressa</i>		6.37	2.30	3.58
<i>Themisto libellula</i>		4.75	0.03	3.73
<i>Themisto</i> sp.		10.49	2.17	3.51
Hyperïidae		0.37	0.08	0.01
Lysianassidae		0.02	-	-
<i>Neohela monstrosa</i>		0.08	0.49	-
<b>COPEPODE</b>		<b>15.53</b>	<b>14.43</b>	<b>0.46</b>
Copépode digéré		0.53	0.05	0.02
<i>Tortanus discaudatus</i>		-	0.01	-
<i>Temora longicornis</i>		0.01	-	-
<i>Bradyidius similis</i>		0.53	0.02	-
Aetideidae digéré		0.06	0.18	-
Calanoida		10.06	9.24	0.26



Tableau 3. Suite.

Proies	Taille <i>n</i>	%FI		
		< 20 cm	20–30 cm	≥ 30 cm
		347	456	106
	<i>Calanus hyperboreus</i>	0.88	2.78	0.05
	<i>Calanus</i> sp.	0.15	0.01	-
	<i>Paraeuchaeta norvegica</i>	0.71	2.13	0.13
	<i>Metridia</i> sp.	2.60	0.03	-
<b>MYSIDE</b>		<b>3.58</b>	<b>2.03</b>	<b>0.25</b>
	<i>Boreomysis arctica</i>	2.29	1.53	0.22
	<i>Boreomysis</i> sp.	0.32	0.33	-
	<i>Erythroops</i> sp.	0.05	0.03	T
	<i>Mysis</i> sp.	0.87	0.15	0.02
	<i>Pseudomma</i> sp.	0.02	-	-
	Mysidae	0.03	-	-
<b>EUPHAUSIDE</b>		<b>44.52</b>	<b>46.57</b>	<b>24.87</b>
	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	25.85	26.96	23.45
	<i>Thysanoessa inermis</i>	0.46	0.06	-
	<i>Thysanoessa raschii</i>	3.05	7.69	-
	<i>Thysanoessa</i> sp.	6.26	8.27	1.03
	Euphausiidae	8.90	3.58	0.38
<b>AUTRES INVERTÉBRÉS</b>		<b>10.14</b>	<b>6.58</b>	<b>4.72</b>
	<i>Rossia</i> sp.	-	-	2.71
	Cumacea	0.24	0.01	0.01
	Crustacea	9.90	6.58	2.00
	Polychaeta	T	-	-
<b>PROIES NON IDENTIFIÉES</b>		<b>0.15</b>	<b>0.31</b>	<b>1.03</b>

T=Trace. La contribution des huites grandes catégories de proies est en gras.



**Figure 29.** Distribution des taux de capture (kg/trait de 15 minutes) de crevette nordique et de sébaste lors du relevé d’août du MPO en 2021 dans le nord du Saint-Laurent (MPO, 2022b).

Les sébastes atteignent, aujourd’hui, une taille modale d’environ 24 cm (MPO, 2022c). Selon nos résultats, la prédation sur les crevettes devrait augmenter rapidement à court terme, puisque la taille modale actuelle des sébastes est proche de celle de transition vers la consommation de crevette. Cette prédation entraînera incontestablement des conséquences importantes sur les crevettes, bien que des prédictions quant aux possibles impacts sur la crevette blanche soient difficiles à établir en raison d’un manque de données biologiques et d’abondance sur cette espèce. En revanche, peu de doute existe sur le fait que la prédation du sébaste renforcera le déclin de la crevette nordique qui est déjà grandement affectée par les changements environnementaux globaux, notamment par l’effet négatif direct de l’augmentation de la température, mais aussi de l’acidification et de l’hypoxie associées. En conditions environnementales combinées prévues d’ici 2100 dans certaines zones du GSL, il est attendu que la survie (diminution jusqu’à 40 %) et la performance physiologique de la crevette nordique soient fortement affectées (Guscelli et al., comm. pers.; Stortini et al., 2017). En effet, les changements environnementaux globaux déjà responsables de la diminution de l’abondance de la crevette nordique pourraient avoir un impact sur la distribution de cette espèce d’ici la fin du siècle, ce qui à son tour pourrait être préjudiciable pour la crevette blanche, avec une pression de prédation plus accrue sur cette espèce, ou pour le sébaste lui-même, avec une source de nourriture réduite. L’interaction trophique entre le

sébaste et la crevette nordique doit ainsi continuer à être évaluée et mise à jour pour sa prise en compte dans l'élaboration de stratégies de gestion des ressources marines du GSL.

Dans cette thèse, nous avons dû composer avec le manque d'indice d'abondance pour la majorité des proies consommées par le sébaste. Pour certaines espèces comme la crevette blanche, on peut même parler d'une véritable boîte noire avec l'absence de données sur sa biologie et son écologie dans le GSL. Cette limitation met en lumière qu'une attention particulière devrait être portée sur cette espèce fourragère pour mieux comprendre les flux trophiques au sein de l'écosystème.

#### **4. EXPLORATION D'AUTRES FACTEURS INFLUENÇANT LE RÉGIME ALIMENTAIRE DU SÉBASTE**

Les écosystèmes et les réseaux trophiques associés étant dynamiques, le régime alimentaire d'une espèce est souvent variable. Le stade de maturité, le sexe, l'heure de capture (jour/nuit), la profondeur, la saison sont autant d'autres exemples de paramètres pouvant modifier la description du régime alimentaire d'un prédateur. Il sera important d'apporter de nouvelles informations et connaissances sur le régime alimentaire individuel du stade juvénile au stade adulte des sébastes en examinant s'il existe des différences spatio-temporelles dans les patrons proies/prédateurs pour d'autres facteurs.

***Régime alimentaire et potentiel de croissance du sébaste*** – Dans la dernière évaluation des stocks de sébastes, il a été mis en évidence que les individus des fortes cohortes de 2011–2013 présentent actuellement un potentiel de croissance réduit et mûrent à des tailles plus petites que celles des fortes cohortes observées précédemment (MPO, 2022c). Ces traits d'histoire de vie en changement suggèrent le besoin accru de poursuivre et de mettre à jour régulièrement les différentes recherches liées au sébaste.

Les travaux de [Martínez-Silva et al. \(2021\)](#) suggèrent que la température serait la variable environnementale qui influencerait le plus le métabolisme des sébastes. Dans un contexte du réchauffement planétaire, le sébaste serait ainsi écologiquement avantagé dans

le GSL. Les auteurs ont montré que l'augmentation de la température pourrait favoriser la croissance des sébastes dans le détroit de Cabot, la zone la plus chaude du GSL. À l'inverse, l'estuaire du Saint-Laurent serait la zone la moins favorable à leur croissance en raison de températures plus froides. Ces disparités en termes de potentiel de croissance suggèrent de poursuivre et de contraster les différences alimentaires du sébaste au niveau spatial en prenant en compte la densité-dépendance des sébastes et la compétition pour les ressources. En parallèle, il serait intéressant d'observer si les différences spatiales de régime alimentaire des sébastes se reflètent sur leurs otolithes, en mesurant les tailles des incréments annuels et en obtenant les courbes de croissance associées (Coussau et al., comm. pers.).

Plusieurs travaux sur le développement de modèles énergétiques et individu-centrés sont en cours (Guitard et al., comm. pers.; Dumon et al., comm. pers.). Un budget énergétique dynamique (BED) est en développement grâce à l'utilisation de données expérimentales et empiriques. Les résultats issus de ces travaux de doctorat pourront aider à valider certains paramètres des modèles. Les modèles BED et individu-centrés apporteront de nombreuses informations sur les taux de croissance, les taux métaboliques, les impacts des variables environnementales (température, oxygène, salinité) ainsi que sur les taux de consommation de nourriture, qui pourront éclairer et apporter de nouvelles connaissances sur l'écologie trophique du sébaste.

***Variations saisonnières et migration*** – Les résultats de cette thèse reflètent les habitudes alimentaires du sébaste dans une fenêtre temporelle limitée, correspondant à l'été. En conséquence, d'autres travaux de recherches devront être entrepris afin d'évaluer et étudier les variations saisonnières en vue d'améliorer notre compréhension de l'écologie alimentaire du sébaste d'un point de vue annuel. Dans l'unité 1, des relevés hivernaux ont été initiés en 2022 par le MPO pour trois années consécutives et permettront d'accroître les connaissances sur le sébaste en apportant de nouvelles informations sur les migrations saisonnières et le régime alimentaire hivernal. D'après des études menées de 1978 à 1993, il est supposé que les sébastes de l'unité 1 se déplaceraient depuis le GSL jusqu'aux eaux profondes du détroit de Cabot pour hiverner (Morin et al., 1994), démontrant ainsi une

certainne connectivité entre les unités de gestion 1 et 2. L'aire de répartition hivernale des sébastes dans le détroit de Cabot pourrait chevaucher des zones de regroupements importantes de la morue franche et de la merluche blanche (Morin et al., 1994). Les fortes cohortes de sébaste pourraient ainsi exercer une compétition intraspécifique importante dans cette zone. Néanmoins, compte tenu du manque de données récentes depuis le milieu des années 1990, il est difficile de déterminer si ces profils de déplacements persistent. D'autres outils, tels que l'utilisation des otolithes ou de la génétique aideront à confirmer l'emplacement des habitats et les mouvements des sébastes. La caractérisation des déplacements du sébaste au cours de leur cycle de vie, via l'étude de la chimie de leurs otolithes et des empreintes élémentaires associées, suggère des mouvements spatiaux limités dans le GSL et soulignent la migration ontogénique qu'effectuent les individus vers des profondeurs de plus en plus importantes au fur et à mesure de leur croissance (Coussau et al., comm. pers.). Établir des liens entre les connaissances issues des patrons de déplacements des sébastes et de leur alimentation permettra d'élucider d'autres aspects et stratégies trophiques.

***Compétition pour les ressources*** – La définition précise des relations alimentaires interspécifiques est primordiale pour mieux cerner les facteurs de structuration biologique des populations et ainsi effectuer des prédictions sur les variations de ces liens. Lorsque les ressources alimentaires sont limitantes, la compétition entre deux espèces aux niches trophiques chevauchantes peut impacter leurs distributions géographiques ou autrement dit conduire à l'exclusion compétitive (Papastamatiou et al., 2006). L'augmentation attendue de la pression de prédation sur les crevettes liée à l'accroissement de la biomasse des grands sébastes pourrait accélérer une compétition trophique qui sera préjudiciable à la condition et à la croissance de plusieurs autres espèces de poissons de fond, comprenant le flétan du Groenland, la morue franche et la merluche blanche, qui affichent toutes des tendances négatives dans l'abondance de leurs stocks selon les travaux du MPO. Outre l'impact sur le sébaste juvénile et la crevette nordique, on s'attend à ce que la prédation par les sébastes affecte également d'autres proies pélagiques telles que le krill nordique, la crevette blanche et le capelan, avec des conséquences inconnues sur l'écosystème en raison du manque de

données sur ces espèces fourragères importantes pour d'autres poissons de fond, oiseaux et mammifères marins. Ces considérations devraient être approfondies en modélisant, quantifiant et comparant la consommation des proies clés de l'écosystème du GSL par ses divers prédateurs afin d'évaluer la compétition trophique et l'intégrer dans les efforts actuels de développement d'approches écosystémiques.

## 5. CONTRIBUTIONS ET RETOMBÉES DE CE DOCTORAT

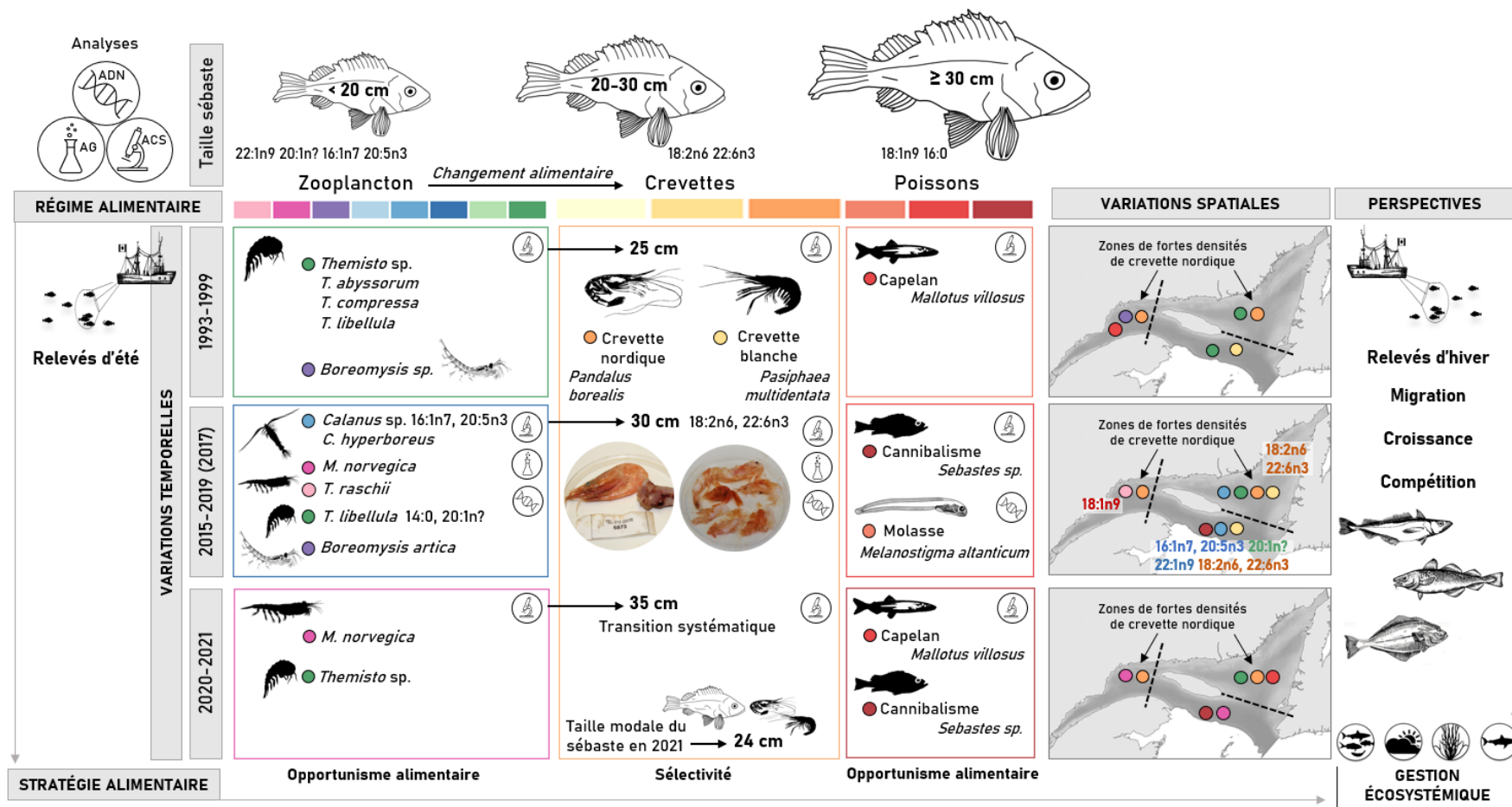
*Compréhension de l'écologie trophique du sébaste* – Ces travaux de recherche élargissent les connaissances sur les habitudes, préférences et stratégies alimentaires du sébaste (**Figure 30**) en contribuant, plus largement, aux études sur l'écologie trophique. Considérant la complémentarité des différentes méthodes utilisées, les collaborations entre les taxonomistes, les écologistes moléculaires et les chimistes doivent être encouragées pour résoudre la composition spécifique du régime alimentaire des prédateurs ainsi que pour mieux comprendre les liens trophiques au niveau de l'écosystème. En dressant un portrait détaillé du régime alimentaire du sébaste dans le GSL, l'ensemble des conclusions de cette thèse souligne le besoin d'un suivi rigoureux de son écologie trophique afin de déterminer si et comment ces poissons de fond, en tant que consommateurs opportunistes de zooplancton, spécialistes de crevettes et cannibales, vont avoir un impact sur leurs principales proies et adapter leur alimentation face aux changements écosystémiques. Une meilleure compréhension et acquisition de connaissances sur la disponibilité des différentes proies dans le GSL facilitera notre capacité à déterminer si le régime alimentaire du sébaste est sélectif ou bien s'il reflète des changements dans l'abondance relative des espèces proies.

*Compréhension du fonctionnement de l'écosystème du GSL* – Cette thèse de doctorat contribue à la compréhension du fonctionnement et de la dynamique des ressources du GSL à travers l'étude des habitudes alimentaires d'un prédateur important et de ses relations trophiques associées. Une augmentation rapide de la pression de prédation sur les crevettes liée à l'augmentation de la biomasse des plus grands sébastes, qui ont actuellement une taille modale d'environ 24 cm, est attendue. Cette prédation entraînera des interactions de

compétition préjudiciables à la condition et à la croissance de plusieurs autres espèces de poissons de fond commercialement importantes et menacées. Il sera important de continuer à acquérir des connaissances sur la biomasse et de la composition spécifique des assemblages de proies et de leurs principaux prédateurs. Les mises à jour régulières de ces informations en lien avec des études de régimes alimentaires permettront de détecter les changements futurs dans les liens trophiques entre les principales composantes du réseau trophique du GSL.

*Retombées potentielles pour l'évaluation et la gestion des ressources* – Les résultats des trois méthodologies et des trois chapitres résultants combinent un ensemble de connaissances qui cadrent directement avec le développement d'une stratégie de gestion écosystémique préconisée par le MPO dans le cadre de la Loi sur les pêches modernisée du Canada (loi C-68). Ces travaux de recherche pourront être utiles pour concevoir et développer des stratégies de gestion halieutique durables dans le GSL. Notamment, ils contribuent aux réflexions autour du retour de l'exploitation du sébaste et de l'impact de sa prédation et de sa compétition, tel que sur les stocks de crevettes nordiques et sur le futur de cette pêcherie. Les questionnements sur les crevettes pourront être approfondis en modélisant, par exemple, la consommation de crevettes en lien avec la dynamique des populations de sébastes et sur la base des résultats issus de ce doctorat. La variabilité de la phénologie, de l'abondance et de la distribution des principales proies du sébaste en relation avec la variabilité environnementale sera importante à prendre en compte pour les futures études de la dynamique trophique du sébaste et pour le développement de stratégies de gestion de l'ensemble des ressources marines du GSL.

« *Dis-moi ce que tu manges, je te dirai ce que tu es.* » Anthelme Brillat-Savarin



**Figure 30.** Schéma récapitulatif des principaux résultats pour le régime alimentaire du sébaste (*Sebastes* sp.) dans le golfe du Saint-Laurent et les principales perspectives de recherche préconisées. Les principales proies identifiées au travers des trois méthodologies sont représentées selon les classes de taille des sébastes, les périodes et les zones étudiées. Les résultats obtenus pour les années 2020–2021 ont été inclus mais n’ont pas fait partie intégrante des travaux menés au cours de ce doctorat.



## ANNEXES

### ANNEXE 1. RÉCIT DE RECHERCHE VULGARISÉ

5 mai 2021

Chroniques | Récits de recherche

# Dis-moi ce que tu manges, je te dirai qui tu es!

Sarah Brown-Vuillemin, Université du Québec à Rimouski

CONCOURS DE VULGARISATION

Les autres lauréat-e-s 2020-2021 de la 28<sup>e</sup> édition du Concours de vulgarisation de la recherche de l'Acfas :

- Audréanne Loisel pour "La symphonie des milieux humides"
- Céline Larivière-Loiselle pour "Holographie et neurones : une histoire haute en couleur"

----

**Le sébaste contre-attaque!** Après 25 ans d'absence, le sébaste effectue un véritable retour en force dans le golfe du Saint-Laurent, battant tous les records d'abondance. Telle une marée rouge déferlante, on estime que ce poisson de fond représenterait aujourd'hui plus de 90 % des organismes vivant dans les profondeurs du golfe. Et même s'il peut vous paraître inoffensif, ce poisson rouge constitue actuellement une source majeure de préoccupations pour les pêcheurs et les scientifiques, dont moi-même!



Image 1 : Photographie d'un sébaste et localisation du golfe du Saint-Laurent, où le sébaste effectue présentement un retour historique © Sarah Brown-Vuillemin

C'est dans les années 1950 que la pêche au sébaste a commencé dans le golfe. Victime de son succès dans l'assiette, car délicieux apprêté en *fish'n chips*, il a subi une pression de pêche croissante qui a précipité l'effondrement du stock et, à l'exemple de la morue, l'a conduit tout droit vers le tristement célèbre moratoire sur la pêche aux poissons de fond des années 1990. Au même moment, les conditions océaniques sont devenues plus froides et favorables pour d'autres espèces telles que la crevette nordique et le crabe des neiges, qui ont profité du déclin de leurs prédateurs. À la surprise générale, le secteur québécois des pêches s'est rapidement adapté à l'exploitation et la commercialisation de ces crustacés, qui ont su séduire les consommateurs. Au Québec, le premier arrivage de crabe des neiges au printemps est devenu un événement incontournable, lors duquel des clients enthousiastes se massent devant les poissonneries dans l'espoir de compter parmi les premiers à déguster le crabe de l'année.



---

Après deux décennies de stabilité relative, la tendance s'inverse au début des années 2010. Les eaux du Saint-Laurent se réchauffent, l'abondance de crevettes diminue à un taux alarmant, et le sébaste fait son grand retour! Aujourd'hui, les sébastes nés dans les années 2010 poursuivent leur croissance exponentielle en tirant profit de tout ce qui les aide à grandir. Et là, problème : cela fait beaucoup de bouches à nourrir!

---

C'est dans ce contexte que mes recherches interviennent. Mon projet de doctorat vise à révéler les subtilités du régime alimentaire du sébaste pour comprendre les implications de son retour en force en tant que prédateur sur les autres espèces du golfe.

**La taxonomie, c'est précis!** C'est un fait avéré : il est fondamental de comprendre les habitudes alimentaires des espèces qui cohabitent au sein d'un écosystème pour en assurer sa gestion durable. L'analyse du contenu stomacal fournit une base solide pour étudier la composition du régime alimentaire. Cette méthode consiste en l'examen détaillé des proies retrouvées dans l'estomac d'un individu lors de sa capture, afin de cumuler de véritables preuves sur l'identité des proies que le prédateur a ingérées au cours de ses dernières heures de vie. La principale limitation de l'examen visuel du contenu stomacal est que le degré parfois avancé de digestion des proies peut créer de l'incertitude sur l'identité des organismes. Mais avec une bonne dose de patience et de passion, combinée à une solide expertise taxonomique, il est possible de brosser un portrait précis des préférences alimentaires du sébaste.

Pour apprendre ce que mangent nos poissons rouges, il nous faut tout d'abord partir à la pêche. Chaque année depuis les années 1990, des missions océanographiques réalisées par Pêches et Océans Canada permettent d'évaluer l'abondance des espèces marines présentes dans le golfe du Saint-Laurent. Il s'agit d'une occasion en or pour prélever des sébastes! Au total, c'est presque 7000 estomacs de sébaste qui ont été collectés pendant deux périodes : l'une caractérisée par une faible abondance du stock (1993-1999) et l'autre couvrant son remarquable retour (2015-2019).

**Dis-moi ce que tu manges** - Lors de la dissection de ces milliers d'estomacs, chaque proie a été minutieusement identifiée à l'espèce, puis pesée. Après l'exclusion des estomacs vides, près de 4000 estomacs remplis à différents degrés de nourriture nous ont permis de caractériser les changements de composition du régime alimentaire entre les deux périodes. De plus, des estomacs de sébastes de différentes tailles ont été analysés, nous permettant de déterminer si des changements d'alimentation se produisent au fil de la croissance des individus. Plus de 90 espèces de proies ont été identifiées et des indices alimentaires ont été calculées pour caractériser le régime alimentaire.

Les résultats montrent que les petits sébastes, de taille inférieure à 25 centimètres, consomment principalement du zooplancton. Toutefois, l'importance de ces petits organismes dans le régime alimentaire diminue rapidement avec l'augmentation de la taille. Dès qu'il atteint une longueur de 25 centimètres, le sébaste mise sur la consommation de crevettes et de poissons pour subvenir à ses besoins nutritifs. Ce changement de proies principales au cours de sa vie apparaît logique. Une augmentation de la taille implique une meilleure capacité de nage, une ouverture de bouche plus grande et de meilleures compétences de prédation.

Nos résultats indiquent également des différences intéressantes entre les années 1990 et 2010. Lors de la période froide des années 1990, les petits sébastes s'alimentaient principalement d'amphipodes, des crustacés planctoniques typiques des eaux glaciales. Au contraire, les individus de même taille capturés dans les années 2010 s'alimentaient de copépodes, un autre crustacé planctonique associé à des eaux plus chaudes. Il semble donc que les jeunes sébastes soient capables de s'adapter à des changements majeurs de leur environnement. Piscivore en grandissant, le sébaste raffolait du capelan dans les années 1990, une espèce remplacée dans les années 2010 par un autre poisson : le sébaste lui-même! En effet, le sébaste peut se montrer cannibale, ce qui lui permet d'autoréguler dans une certaine mesure la croissance de sa population et d'éviter la pénurie de ressources lorsque les adultes deviennent trop nombreux.



Image 2 : Exemple de proies retrouvées dans des estomacs de sébaste © Sarah Brown-Vuillemin

**La crevette, le plat préféré des sébastes!** Une constante se dégage cependant d'une période à l'autre : le sébaste semble toujours aussi friand de la crevette nordique, dont sa consommation est demeurée la même malgré le déclin continu de cette espèce depuis 10 ans. La pression de prédation du sébaste contribuera vraisemblablement à accélérer le déclin de la crevette nordique, pour le plus grand malheur des pêcheurs et des gourmets. Les prochaines étapes de mes travaux fourniront des réponses quant à l'impact de la prédation du sébaste sur le futur de la crevette.

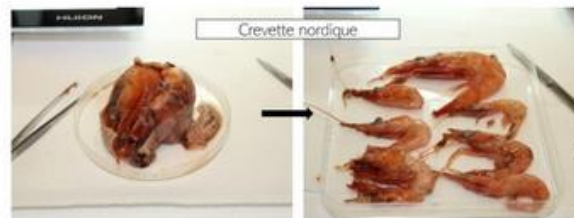


Image 3 : Sept crevettes nordiques avalées par un seul sébaste © Sarah Brown-Vuillemin

**Je te dirai qui tu es** - Mon étude démontre l'importance d'effectuer le suivi temporel du régime alimentaire des grands prédateurs marins afin d'assurer la mise en place de stratégies durables qui permettront au secteur des pêches de prospérer, tout en évitant de reproduire les erreurs du passé. Cannibale et « crevettivore », attention à ce vorace et redoutable poisson rouge qui ne fait que commencer à se mettre à table... Et vu la reprise imminente de son exploitation commerciale, il est grand temps pour nous de réfléchir au futur du sébaste dans notre assiette!

### **Sarah Brown-Vuillemin**

Étudiant-e – autre  
Université du Québec à Rimouski

Avec un parcours universitaire dédié au domaine de la biologie marine, Sarah Brown-Vuillemin continue de se spécialiser en réalisant un doctorat en océanographie à l'Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER). En collaboration avec son directeur Dominique Robert, Sarah travaille sur l'étude du régime alimentaire d'un poisson de fond, le sébaste, dans le golfe du Saint-Laurent. Leurs travaux contribueront aux réflexions autour d'importantes problématiques environnementales actuelles et futures. Ce projet est un réel engagement qui se révèle être la parfaite combinaison pour l'épanouissement professionnel et personnel de Sarah qui adore transmettre ses recherches au travers de la vulgarisation scientifique.

Sarah Brown-Vuillemin est lauréate de la 28<sup>e</sup> édition du concours de vulgarisation de la recherche de l'Acfas.



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aguilar, R., Ogburn, M. B., Driskell, A. C., Weigt, L. A., Groves, M. C., & Hines, A. H. (2017). Gutsy genetics: identification of digested piscine prey items in the stomach contents of sympatric native and introduced warmwater catfishes via DNA barcoding. *Environmental Biology of Fishes*, **100**(4), 325-336.
- Ahlbeck, I., Hansson, S., & Hjerne, O. (2012). Evaluating fish diet analysis methods by individual-based modelling. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **69**(7), 1184-1201.
- Albaina, A., Aguirre, M., Abad, D., Santos, M., & Estonba, A. (2016). 18S rRNA V9 metabarcoding for diet characterization: a critical evaluation with two sympatric zooplanktivorous fish species. *Ecology and Evolution*, **6**(6), 1809-1824.
- Albikovskaya, L. K., & Gerasimova, O. V. (1993). Food and feeding patterns of cod (*Gadus morhua* L.) and beaked redfish (*Sebastes mentella* T.) on Flemish cap. *NAFO Scientific Council Studies*, **19**, 31-39.
- Allen, J. A. (1959). On the biology of *Pandalus borealis* Krøyer, with reference to a population off the Northumberland coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **38**, 189-220.
- Alonso, H., Granadeiro, J. P., Waap, S., Xavier, J., Symondson, W. O., Ramos, J. A., & Catry, P. (2014). An holistic ecological analysis of the diet of Cory's shearwaters using prey morphological characters and DNA barcoding. *Molecular Ecology*, **23**(15), 3719-3733.
- Amundsen, P. A., Gabler, H. M., & Staldvik, F. J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data - modification of the Costello, (1990) method. *Journal of Fish Biology*, **48**(4), 607-614.
- Amundsen, P. A. & Sánchez-Hernández, J. (2019). Feeding studies take guts - critical review and recommendations of methods for stomach contents analysis in fish. *Journal of Fish Biology*, **95**(6), 1364-1373.
- Anderson, M. J. (2014). Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*, 2014, 1-15.

- Arditi, R., & Ginzburg, L. R. (2012). How species interact: altering the standard view on trophic ecology. In : *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, Oxford University Press **67**(4), 460-460.
- Arts, M. T., Ackman, R. G., & Holub, B. J. (2001). Essential fatty acids in aquatic ecosystems: a crucial link between diet and human health and evolution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**(1), 122-137.
- Arts, M. T., & Kohler, C. C. (2009). Health and condition in fish: the influence of lipids on membrane competency and immune response. In : *Lipids in Aquatic Ecosystems*, Arts M.T., Brett M.T., Kainz M.T., Springer, Dordrecht, Netherlands, 237-256.
- Baker, K. D., Devine, J. A., & Haedrich, R. L. (2009). Deep-sea fishes in Canada's Atlantic: population declines and predicted recovery times. *Environmental Biology of Fishes*, **85**(1), 79.
- Baker, R., Buckland, A., & Sheaves, M. (2014). Fish gut content analysis: robust measures of diet composition. *Fish and Fisheries*, **15**(1), 170-177.
- Barausse, A., Michieli, A., Riginella, E., Palmeri, L., & Mazzoldi, C. (2011). Long-term changes in community composition and life-history traits in a highly exploited basin (northern Adriatic Sea): the role of environment and anthropogenic pressures. *Journal of Fish Biology*, **79**(6), 1453-1486.
- Batt, J., Bennett-Steward, K., Couturier, C., Hammell, L., Harvey-Clark, C., Kreiberg, H., Iwama, G., Lall, S., Litvak, M., Rainnie, D., Stevens, D., Wright, J. & Griffin, G. (2005). CCAC guidelines on: The care and use of fish in research, teaching, and testing. Available online: [www.ccac.ca/Documents/Standards/Guidelines/Fish.pdf](http://www.ccac.ca/Documents/Standards/Guidelines/Fish.pdf).
- Bazinet, R. P., & Layé, S. (2014). Polyunsaturated fatty acids and their metabolites in brain function and disease. *Nature Reviews Neuroscience*, **15**, 771-785.
- Bell, J. G., Tocher, D. R., Farndale, B. M., McVicar, A. H., & Sargent, J. R. (1999). Effects of essential fatty acid-deficient diets on growth, mortality, tissue histopathology and fatty acid compositions in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Fish Physiology and Biochemistry*, **20**(3), 263-277.
- Benestan, L. M., Rougemont, Q., Senay, C., Normandeau, E., Parent, E., Rideout, R., Bernatchez L., Lambert Y., Audet C. & Parent, G. J. (2021). Population genomics and history of speciation reveal fishery management gaps in two related redfish species (*Sebastes mentella* and *Sebastes fasciatus*). *Evolutionary Applications*, **14**(2), 588-606.

- Bernier, B., & Chabot, D. (2012). Assessment of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) stock status in the gulf of St. Lawrence (4RST) in 2010 and diet description for this population. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2012/140, viii +85 p.
- Berry, O., Bulman, C., Bunce, M., Coghlan, M., Murray, D. C., & Ward, R. D. (2015). Comparison of morphological and DNA metabarcoding analyses of diets in exploited marine fishes. *Marine Ecology Progress Series*, **540**, 167-181.
- Blais, M., Galbraith, P. S., Plourde, S., Devine, L., & Lehoux, C. (2021). Chemical and biological oceanographic conditions in the estuary and gulf of St. Lawrence during 2019. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2021/002, iv + 66 p.
- Botsford, L. W., Castilla, J. C., & Peterson, C. H. (1997). The management of fisheries and marine ecosystems. *Science*, **277**(5325), 509-515.
- Bourdages, H., Savard, L., Archambault, D., & Valois, S. (2007). Results from the August 2004 and 2005 comparative fishing experiments in the northern gulf of St. Lawrence between the CCGS Alfred needler and the CCGS teleost. *DFO Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2750: ix + 57 p.
- Bourdages, H., Brassard, C., Desgagnés, M., Galbraith, P., Gauthier, J., Légaré, B., et al. (2017). Preliminary results from the groundfish and shrimp multidisciplinary survey in August 2016 in the estuary and northern gulf of St. Lawrence. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2017/002, v + 87 p.
- Bourdages, H., Brassard, C., Desgagnés, M., Galbraith, P., Gauthier, J., Nozères, C., Senay, C., Scallon-Chouinard, P.-M. & Smith, A. (2018). Résultats préliminaires du relevé multidisciplinaire de poissons de fond et de crevette d'août 2017 dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent. *DFO Secrétariat canadien de consultation scientifique*, 2018/036, iv + 90 p.
- Bourdages, H., Marquis, M. C., Ouellette-Plante, J., Chabot, D., Galbraith, P., & Isabel, L. (2020a). Assessment of northern shrimp stocks in the estuary and gulf of St. Lawrence in 2019: commercial fishery and research survey data. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2020/010, xiii + 155 p.
- Bourdages, H., Brassard, C., Desgagnés, M., Galbraith, P., Gauthier, J., Nozères, C., et al. (2020b). Preliminary results from the ecosystemic survey in August 2019 in the estuary and northern gulf of St. Lawrence. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2020/009, iv + 93.

- Bourdages, H., Brassard, C., Desgagnés, M., Galbraith, P., Gauthier, J., Isabel, L., et al. (2021). Preliminary results from the ecosystemic survey in August 2020 in the estuary and northern gulf of St. Lawrence. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2021/054, iv + 93 p.
- Bourdages, H., Brassard, C., Chamberland, J.-M., Desgagnés, M., Galbraith, P., Isabel, L. & Senay, C. (2022). Résultats préliminaires du relevé écosystémique d'août 2021 dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent. *DFO Secrétariat canadien de consultation scientifique*, 2022/011, iv + 96 p.
- Bowen, W. D., & Iverson, S. J. (2013). Methods of estimating marine mammal diets: a review of validation experiments and sources of bias and uncertainty. *Marine Mammal Science*, **29**(4), 719-754.
- Boyle, M. D., Ebert, D. A., & Cailliet, G. M. (2012). Stable-isotope analysis of a deep-sea benthic-fish assemblage: evidence of an enriched benthic food web. *Journal of Fish Biology*, **80**(5), 1485-1507.
- Bradshaw, C. J., Hindell, M. A., Best, N. J., Phillips, K. L., Wilson, G., & Nichols, P. D. (2003). You are what you eat: describing the foraging ecology of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) using blubber fatty acids. Proceedings of the Royal Society of London. *Series B: Biological Sciences*, **270**(1521), 1283-1292.
- Braga, R. R., Bornatowski, H., & Vitule, J. R. S. (2012). Feeding ecology of fishes: an overview of worldwide publications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **22**(4), 915-929.
- Brassard, C., Bourdages, H., Duplisea, D., Gauthier, J., & Valentin, A. (2017). The status of the redfish stocks (*Sebastes fasciatus* and *S. mentella*) in unit 1 (Gulf of St. Lawrence) in 2015. *Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2017/023, ix + 53 p.
- Brêthes, J. C. (1998). The Canadian Atlantic groundfish experience and the constraints to the conservation of fisheries resources: a perspective. *Ocean & coastal management*, **39**(1-2), 135-150.
- Brett, M. T., Eisenlord, M. E., & Galloway, A. W. E. (2016). Using multiple tracers and directly accounting for trophic modification improves dietary mixing-model performance. *Ecosphere*, **7**(8), e01440.
- Brewster, J. D., Giraldo, C., Choy, E. S., MacPhee, S. A., Hoover, C., Lynn, B., & Loseto, L. L. (2018). A comparison of the trophic ecology of Beaufort Sea Gadidae using fatty acids and stable isotopes. *Polar Biology*, **41**(1), 149-162.



- Brindley, D.N. (1991). Metabolism of triacylglycerols. *New comprehensive biochemistry*, **20**, 171-203.
- Brodeur, R. D., Smith, B. E., McBride, R. S., Heintz, R., & Farley, E. (2017). New perspectives on the feeding ecology and trophic dynamics of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **100**(4), 293-297.
- Brosset, P., Bourdages, H., Blais, M., Scarratt, M., & Plourde, S. (2019). Local environment affecting northern shrimp recruitment: a comparative study of gulf of St. Lawrence stocks. *ICES. Journal of Marine Science*, **76**(4), 974-986.
- Brown, S. C., Bizzarro, J. J., Cailliet, G. M., & Ebert, D. A. (2012). Breaking with tradition: Redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environmental Biology of Fishes*, **95**, 3-20.
- Brown-Vuillemin, S., Chabot, D., Nozères, C., Tremblay, R., Sirois, P., & Robert, D. (2022). Diet composition of redfish (*Sebastes* sp.) during periods of population collapse and massive resurgence in the Gulf of St. Lawrence. *Frontiers in Marine Science*, **9**, e963039.
- Buckley, T. W., & Whitehouse, G. A. (2017). Variation in the diet of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in the Pacific Arctic and Bering Sea. *Environmental biology of fishes*, **100**(4), 421-442.
- Budge, S. M. & Parrish, C. C. (1998). Lipid biogeochemistry of plankton, settling matter and sediments in Trinity Bay, Newfoundland. II. Fatty acids. *Organic Geochemistry*, **29**(5-7), 1547-1559.
- Budge, S. M., Iverson, S. J., Bowen, W. D., & Ackman, R. G. (2002). Among- and within-species variability in fatty acid signatures of marine fish and invertebrates on the Scotian Shelf, Georges Bank, and southern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**(5), 886-898.
- Budge, S. M., Iverson, S. J., & Koopman, H. N. (2006). Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids: a primer on analysis and interpretation. *Marine Mammal Science*, **22**(4), 759-801.
- Budge, S. M., Penney, S. N., & Lall, S. P. (2011). Response of tissue lipids to diet variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*): implications for estimating diets with fatty acid analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **409**(1-2), 267-274.
- Buglione, M., Maselli, V., Ripa, D., de Filippo, G., Trapanese, M., & Fulgione, D. (2018). A pilot study on the application of DNA metabarcoding for non-invasive diet analysis in the Italian hare. *Mammalian Biology*, **88**, 31-42.

- Bundy, A., Heymans, J. J., Morissette, L., & Savenkoff, C. (2009). Seals, cod and forage fish: a comparative exploration of variations in the theme of stock collapse and ecosystem change in four Northwest Atlantic ecosystems. *Progress in Oceanography*, **81**(1-4), 188-206.
- Bundy, A., Link, J. S., Smith, B. E., & Cook, A. M. (2011). You are what you eat, whenever or wherever you eat it: an integrative analysis of fish food habits in Canadian and USA waters. *Journal of Fish Biology*, **78**(2), 514-539.
- Burns, C. M., Lauzon, F., Plourde, S., Sirois, P., & Robert, D. (2020). Interannual variability of diet composition and prey preference of larval redfish (*Sebastes* spp.) in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Plankton Research*, **42**(5), 581-594.
- Burns, C. M., Pepin, P., Plourde, S., Veillet, G., Sirois, P., & Robert, D. (2021). Revealing the relationship between feeding and growth of larval redfish (*Sebastes* sp.) in the Gulf of St. Lawrence. *ICES Journal of Marine Science*, **78**(10), 3757-3766.
- Caddy, J. F., & Griffiths, R. C. (1996). Living marine resources and their sustainable development: some environmental and institutional perspectives. *FAO Fisheries Technical Paper*, **353**, 174 p.
- Caddy, J. F., & Seijo, J. C. (2005). This is more difficult than we thought! The responsibility of scientists, managers and stakeholders to mitigate the unsustainability of marine fisheries. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **360**(1453), 59-75.
- Cadigan, N. G. & Campana, S. E. (2016). Hierarchical model-based estimation of population growth curves for redfish (*Sebastes mentella* and *Sebastes fasciatus*) off the Eastern coast of Canada. *ICES Journal of Marine Science*, **74**(3), 687-697.
- Cadrin, S. X., Bernreuther, M., Daniélsdóttir, A. K., Hjörleifsson, E., Johansen, T., Kerr, L., Kristinsson, K., Mariani, S., Nedreaas, K., Pampoulie, C., Planque, B., Reinert, J., Sabrorido-Rey, F., Sigurðsson, T. & Stransky, C. (2010). Population structure of beaked redfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats. *ICES Journal of Marine Science*, **67**(8), 1617-1630.
- Campana, S. E., Zwanenburg, K. C. T., & Smith, J. N. (1990). <sup>210</sup>Pb/<sup>226</sup>Ra determination of longevity in redfish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47**(1), 163-165.
- Campana, S. E. (2004). Photographic atlas of fish otoliths of the Northwest Atlantic Ocean. In: *NRC Research Press Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, Ottawa, Ontario.

- Carreon-Martinez, L., & Heath, D. D. (2010). Revolution in food web analysis and trophic ecology: diet analysis by DNA and stable isotope analysis. *Molecular Ecology*, **19**(1), 25-27.
- Carreon-Martinez, L., Johnson, T. B., Ludsin, S. A., & Heath, D. D. (2011). Utilization of stomach content DNA to determine diet diversity in piscivorous fishes. *Journal of Fish Biology*, **78**(4), 1170-1182.
- Chabot, D., Rondeau, A., Sainte-Marie, B., Savard, L., Surette, T., & Archambault, P. (2007). Distribution of benthic invertebrates in the estuary and gulf of St. Lawrence. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2007/018, vii+108p.
- Chipps, S. R., & Garvey, J. E. (2006). Assessment of food habits and feeding patterns. analysis and interpretation of freshwater fisheries data. In : *American Fisheries Society*, Bethesda, Maryland, 473-514.
- Chouinard, P. M., & Dutil, J. D. (2011). The structure of demersal fish assemblages in a cold, highly stratified environment. *ICES Journal of Marine Science*, **68**(9), 1896-1908.
- Christensen, V. (1996). Managing fisheries involving predator and prey species. Review in *Fish Biology and Fisheries*, **6**(1), 1-26.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in the community structure. *Australian Journal of Ecology*, **18**(1), 117-143.
- Clarke, M. W., Keely, C. J., Connolly, P. L., & Molloy, J. P. (2003). A life history approach to the assessment and management of deepwater fisheries in the Northeast Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **31**, 401.
- Clarke, K. R. R., & Warwick, R. M. M. (2001). Change in Marine Communities. In: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. *Primer-E*, 1-172.
- Cohen, J. E., Beaver, R. A., Cousins, S. H., DeAngelis, D. L., Goldwasser, L., Heong, K. L. & O'Malley, R. (1993). Improving food webs. *Ecology*, **74**(1), 252-258.
- Colombo, S. M., Wacker A., Parrish C. C., Kainz M. J. & Arts M. T. (2017). A fundamental dichotomy in long-chain polyunsaturated fatty acid abundance between and within marine and terrestrial ecosystems. *Environmental Reviews*, **25**(2), 163-174.
- Cook, A. M., & Bundy, A. (2010). The food habits database: an update, determination of sampling adequacy and estimation of diet for key species. *DFO Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2884, iv + 140p.

- Cordone, G., Lozada, M., Vilacoba, E., Thalinger, B., Bigatti, G., Lijtmaer, D. A. & Galván, D. E. (2022). Metabarcoding, direct stomach observation and stable isotope analysis reveal a highly diverse diet for the invasive green crab in Atlantic Patagonia. *Biological Invasions*, **24**(2), 505-526.
- Cortés, E. (1997). A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**(3), 726-738.
- Costello, M. J. (1990). Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology*, **36**(2), 261-263.
- Côté, I. M., Green, S. J., Morris, J. R., J. A., Akins, J. L., & Steinke, D. (2013). Diet richness of invasive Indo-Pacific lionfish revealed by DNA barcoding. *Marine Ecology Progress Series*, **472**, 249-256.
- Couturier, L. I., Michel, L. N., Amaro, T., Budge, S. M., Da Costa, E., De Troch, M. & Soudant, P. (2020). State of art and best practices for fatty acid analysis in aquatic sciences. *ICES Journal of Marine Science*, **77**(7-8), 2375-2395.
- Crowder, L., & Norse, E. (2008). Essential ecological insights for marine ecosystem-based management and marine spatial planning. *Marine Policy*, **32**(5), 772-778.
- Curtin, R., & Prellezo, R. (2010). Understanding marine ecosystem-based management: a literature review. *Marine Policy*, **34**(5), 821-830.
- Dahl, T. M., Lydersen, C., Kovacs, K. M., Falk-Petersen, S., Sargent, J., Gjertz, I., & Gulliksen, B. (2000). Fatty acid composition of the blubber in white whales (*Delphinapterus leucas*). *Polar Biology*, **23**(6), 401-409.
- Dahl, K. A., Patterson, W. F., Robertson, A., & Ortmann, A. C. (2017). DNA barcoding significantly improves resolution of invasive lionfish diet in the Northern Gulf of Mexico. *Biological Invasions*, **19**(6), 1917-1933.
- Dall, W., Chandumpai, A., & Smith, D.M. (1993). The fate of some <sup>14</sup>C-labelled dietary lipids in the tiger prawn *Penaeus esculentus*. *Marine Biology*, **115**, 39-45.
- Dalsgaard, J., John, M. S., Kattner, G., Müller-Navarra, D., & Hagen, W. (2003). Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Ecology*, **46**, 225-340.
- Damian-Serrano, A., Hetherington, E. D., Choy, C. A., Haddock, S. H., Lapidés, A., & Dunn, C. W. (2022). Characterizing the secret diets of siphonophores (Cnidaria: Hydrozoa) using DNA metabarcoding. *PloS One*, **17**(5), e0267761.

- Daskalov, G. M., Grishin, A. N., Rodionov, S., & Mihneva, V. (2007). Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**(25), 10518-10523.
- Dawnay, N., Ogden, R., McEwing, R., Carvalho, G. R., & Thorpe, R. S. (2007). Validation of the barcoding gene COI for use in forensic genetic species identification. *Forensic Science International*, **173**(1), 1-6.
- Deagle, B. E., Gales, N. J., Evans, K., Jarman, S. N., Robinson, S., Trebilco, R., & Hindell, M. A. (2007). Studying seabird diet through genetic analysis of faeces: a case study on macaroni penguins (*Eudyptes chrysolophus*). *PLoS One*, **2**(9), e831.
- Deagle, B. E., Chiaradia, A., McInnes, J., & Jarman, S. N. (2010). Pyrosequencing faecal DNA to determine diet of little penguins: is what goes in what comes out?. *Conservation Genetics*, **11**(5), 2039-2048.
- Deagle, B. E., Thomas, A. C., McInnes, J. C., Clarke, L. J., Vesterinen, E. J., Clare, E. L. & Eveson, J. P. (2019). Counting with DNA in metabarcoding studies: How should we convert sequence reads to dietary data?. *Molecular Ecology*, **28**(2), 391-406.
- Denney, N. H., Jennings, S., & Reynolds, J. D. (2002). Life–history correlates of maximum population growth rates in marine fishes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **269**(1506), 2229-2237.
- Descroix, A., Harvey, M., Roy, S., & Galbraith, P. S. (2005). Macrozooplankton community patterns driven by water circulation in the St. Lawrence marine system, Canada. *Marine Ecology Progress Series*, **302**, 103-119.
- Devine, L., Scarratt, M., Plourde, S., Galbraith, P. S., Michaud, S., & Lehoux, C. (2017). Chemical and biological oceanographic conditions in the estuary and gulf of St. Lawrence during 2015. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2017/034, v + 48 pp.
- Devine, J. A., & Haedrich, R. L. (2011). The role of environmental conditions and exploitation in determining dynamics of redfish (*Sebastes* species) in the Northwest Atlantic. *Fisheries Oceanography*, **20**(1), 66-81.
- Dey, I., Buda, C., Wiik, T., Halver, J. E. & Farkas, T. (1993). Molecular and structural composition of phospholipid membranes in livers of marine and freshwater fish in relation to temperature. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **90**(16), 7498-7502.
- DFO (2020). Redfish (*Sebastes mentella* and *S. fasciatus*) stocks assessment in units 1 and 2 in 2019. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2020/19.

- DFO (2022). Redfish (*Sebastes mentella* and *Sebastes fasciatus*) Stocks Assessment in Units 1 and 2 in 2021. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2022/039.
- Dickey-Collas, M. & Geffen, A. J. (1992). Importance of the fatty acids 20:5w3 and 22:6w3 in the diet of plaice (*Pleuronectes platessa*) larvae. *Marine Biology*, **113**, 463-468.
- Dolgov, A. V., & Drevetnyak, K. V. (2011). Feeding of three species from the genus *Sebastes* in the Barents Sea. *ICES Document CM 2011/A: 26. Session A. Joint ICES/PICES Theme Session on Atlantic redfish and Pacific rockfish: comparing biology, ecology, assessment and management strategies for Sebastes spp.*
- Drazen, J. C., & Sutton, T. T. (2017). Dining in the deep: the feeding ecology of deep-sea fishes. *Annual Review of Marine Science*, **9**, 337-366.
- Duffy, J. E., Cardinale, B. J., France, K. E., McIntyre, P. B., Thébault, E., & Loreau, M. (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, **10**(6), 522-538.
- Dufour, R., & Ouellet, P. (2007). Estuary and gulf of St. Lawrence marine ecosystem overview and assessment report. *DFO Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2744, vii + 112 p.
- Dufour, R., Benoît, H., Castonguay, M., Chassé, J., Devine, L., Galbraith, P. S., & Savard, L. (2010). Rapport sur l'état et les tendances des écosystèmes: écozone de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. *MPO Secrétariat canadien de consultation scientifique*, 2010/30.
- Dulvy, N. K., Metcalfe, J. D., Glanville, J., Pawson, M. G., & Reynolds, J. D. (2000). Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. *Conservation Biology*, **14**(1), 283-293.
- Dulvy, N. K., Sadovy, Y., & Reynolds, J. D. (2003). Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and fisheries*, **4**(1), 25-64.
- Dunn, M. R., Szabo, A., McVeagh, M. S., & Smith, P. J. (2010). The diet of deepwater sharks and the benefits of using DNA identification of prey. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **57**(7), 923-930.
- Duplisea, D. E. (2018). Fishermen's historical knowledge leads to a re-evaluation of redfish catch. *Marine and Coastal Fisheries*, **10**(1), 3-11.

- Duplisea, D.E., Power, D., & Comeau, P. (2012). Reference points for eastern Canadian redfish (*Sebastes*) stocks. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2012/105, ii + 22 p.
- Duplisea, D. E., Bourdages, H., Brassard, C., Gauthier, J., Lambert, Y., Nitschke, P. C., & Valentin, A. (2016). Fitting a statistical catch at length model (NFT-SCALE) to unit 1 + 2 redfish (*Sebastes Mentella* & *Sebastes Fasciatus*). *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2016/095, v + 36 p.
- Dupont-Prinet, A., Pillet, M., Chabot, D., Hansen, T., Tremblay, R., & Audet, C. (2013). Northern shrimp (*Pandalus borealis*) oxygen consumption and metabolic enzyme activities are severely constrained by hypoxia in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **448**, 298-307.
- Dwyer, K. S., Buren, A., & Koen-Alonso, M. (2010). Greenland Halibut diet in the Northwest Atlantic from 1978 to 2003 as an indicator of ecosystem change. *Journal of Sea Research*, **64**(4), 436-445.
- Edwards, M., & Richardson, A. J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, **430**(7002), 881-884.
- Egeter, B., Bishop, P. J., & Robertson, B. C. (2015). Detecting frogs as prey in the diets of introduced mammals: A comparison between morphological and DNA-based diet analyses. *Molecular Ecology Resources*, **15**(2), 306-316.
- Fahrig, L., Lilly, G. R., & Miller, D. S. (1993). Predator stomachs as sampling tools for prey distribution: Atlantic cod (*Gadus morhua*) and capelin (*Mallotus villosus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**(7), 1541-1547.
- Falk-Petersen, S., Sargent, J. R., & Tande, K. S. (1987). Lipid composition of zooplankton in relation to the sub-arctic food web. *Polar Biology*, **8**(2), 115-120.
- Falk-Petersen, S., Hopkins, C. C. E. & Sargent, J. R. (1990): Trophic relationships in the pelagic food web. In *Trophic relation ships in the marine environment*. Edited by M. Barnes and R.N., Gibson. Aberdeen University Press, Aberdeen, Scotland. pp. 315-333.
- Falk-Petersen, S., Dahl, T. M., Scott, C. L., Sargent, J. R., Gulliksen, B., Kwasniewski, S., & Millar, R. M. (2002). Lipid biomarkers and trophic linkages between ctenophores and copepods in Svalbard waters. *Marine Ecology Progress Series*, **227**, 187-194.
- FAO (2011). Review of the state of world marine fishery resources. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*, Rome, **569**, 334 p.

- FAO (2022). La Situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2022. Vers une transformation bleue. *FAO Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture*, Rome.
- Ferry, L. A., & Cailliet, G. M. (1996). Sample size and data analysis: Are we characterizing and comparing diet properly?. *Feeding Ecology and Nutrition in Fish Symposium Proceedings*. International Congress on the Biology of Fishes, San Francisco, CA, 14–18 July 1996, pp 71-80.
- Filina, E. A., Rolskiy, A. Y., Bakay, Y. I., Popov, V. I., & Makeenko, G. A. (2017). Features of the reproductive cycle in females of the beaked redfish *Sebastes mentella* (Sebastidae). *Journal of Ichthyology*, **57**(1), 129-135.
- Folch, J., Lees, M., & Sloane Stanley, G. H. (1957). A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry*, **226**(1), 497-509.
- France, R. L. (1995). Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*, **124**, 307-312.
- Francis, M. P., Hurst, R. J., McArdle, B. H., Bagley, N. W., & Anderson, O. F. (2002). New Zealand demersal fish assemblages. *Environmental Biology of Fishes*, **65**(2), 215-234.
- Frank, K. T., Petrie, B., Choi, J. S., & Leggett, W. C. (2005). Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science*, **308**(5728), 1621-1623.
- Fraser, A. J., Sargent, J. R., Gamble, J. C., & Seaton, D. D. (1989). Triacylglycerol content as a condition index for fish, bivalve, and crustacean larvae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**, 1868–1873.
- Froese, R., & Pauly, D. (2022). FishBase. *World Wide Web electronic publication*. Available at: [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org).
- Fry, B. (2006). Stable isotope ecology. *Springer*, **521**, 318 p.
- Gaichas, S. K., Bundy, A., Miller, T. J., Moksness, E., & Stergiou, K. I. (2012). What drives marine fisheries production? *Marine Ecology Progress Series*, **459**, 159-163.
- Galbraith, P. S., Chassé, J., Caverhill, C., Nicot, P., Gilbert, D., Lefaivre, D. & Lafleur C. (2019). Physical oceanographic conditions in the gulf of St. Lawrence during 2018. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2019/046, iv + 79 p.



- Galbraith, P.S., Chassé, J., Dumas, J., Shaw, J. L., Caverhill, C., Lefaiivre, D. & Lafleur, C. (2022). Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2021. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2022/034, iv + 85 p.
- Garvey, J. E., & Whiles, M. (2016). *Trophic ecology*. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Gascon, D. (2003). Redfish multidisciplinary research zonal program (1995-1998). *DFO Canadian technical report of fisheries and aquatic sciences*, 2462, xiii + 139 p.
- Geller, J. B., Meyer, C. P., Parker, M. & Hawk, H. (2013). Redesign of PCR primers for mitochondrial Cytochrome c. oxidase subunit I for marine invertebrates and application in all-taxa biotic surveys. *Molecular Ecology Resources*, **13**, 851-861.
- Gilbert, D., Chabot, D., Archambault, P., Rondeau, B. & Hébert, S. (2007). Appauvrissement en oxygène dans les eaux profondes du Saint-Laurent marin: causes possibles et impacts écologiques. *Le Naturaliste Canadien*, **131**, 67-75.
- Gladyshev, M. I., Sushchik, N. N., & Makhutova, O. N. (2013). Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land. *Prostaglandins & Other Lipid Mediators*, **107**, 117-126.
- Glaser, S. M., Waechter, K. E., & Bransome, N. C. (2015). Through the stomach of a predator: regional patterns of forage in the diet of albacore tuna in the California current system and metrics needed for ecosystem-based management. *Journal of Marine Systems*, **146**, 38-49.
- González, C., Bruno, I., & Paz, X. (2000). Food and feeding of deep-sea redfish (*Sebastes mentella* Travin) in the North Atlantic. *NAFO Science Council Research Document*, **10**, 89-101.
- Gruner, D. S., Smith, J. E., Seabloom, E. W., Sandin, S. A., Ngai, J. T., Hillebrand, H. & Borer, E. T. (2008). A cross-system synthesis of consumer and nutrient resource control on producer biomass. *Ecology Letters*, **11**(7), 740-755.
- Halliday, R. G., & Pinhorn, A. T. (2009). The roles of fishing and environmental change in the decline of Northwest Atlantic groundfish populations in the early 1990s. *Fisheries Research*, **97**(3), 163-182.
- Hammill, M. O. (2005). Abundance of Northwest Atlantic grey seals in the Gulf of St. Lawrence and along the Nova Scotia Eastern Shore. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat*, 2005/036, 15p.
- Hamon, P. Y. (1972). Le Sébaste, *Sebastes marinus* sp. Lieux de pêche, biologie, exploitation. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **36**(3), 337-352.

- Hanson, J. M., & Chouinard, G. A. (2002). Diet of Atlantic cod in the southern gulf of St. Lawrence as an index of ecosystem change, 1959–2000. *Journal of Fish Biology*, **60**(4), 902-922.
- Happel, A., Creque, S., Rinchar, J., Höök, T., Bootsma, H., Janssen, J. & Czesny, S. (2015). Exploring yellow perch diets in Lake Michigan through stomach content, fatty acids, and stable isotope ratios. *Journal of Great Lakes Research*, **41**, 172-178.
- Harvey, M., & Devine, L. (2009). Oceanographic conditions in the estuary and the gulf of St. Lawrence during 2008: zooplankton. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2009/083, vi + 54 p.
- Harvey, M., St. Pierre, J.-F., Devine, L., Gagné, A., Gagnon, Y., & Beaulieu, M. F. (2004). Oceanographic conditions in the estuary and the gulf of St. Lawrence during 2003: zooplankton. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2004/081, 31 p.
- Hebert, P. D., Cywinska, A., Ball, S. L., & DeWaard, J. R. (2003). Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **270**(1512), 313-321.
- Heino, M., Díaz Pauli, B., & Dieckmann, U. (2015). Fisheries-induced evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **46**, 461-480.
- Hilborn, R., & Walters, C. J. (1992). Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **2**(2), 177-178.
- Hoegh-Guldberg, O., & Bruno, J. F. (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, **328**(5985), 1523-1528.
- Hovde, S. C., Albert, O. T., & Nilssen, E. M. (2002). Spatial, seasonal and ontogenetic variation in diet of northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *ICES Journal of Marine Science*, **59**(2), 421-437.
- Hubans, B., Chouvelon, T., Begout, M. L., Biais, G., Bustamante, P., Ducci, L. & Spitz, J. (2017). Trophic ecology of commercial-size meagre, *Argyrosomus regius*, in the Bay of Biscay (NE Atlantic). *Aquatic Living Resources*, **30**, 9 p.
- Hulbert, A. J. & Else, P. L. (1999). Membranes as possible pacemakers of metabolism. *Journal of Theoretical Biology*, **199**, 257-274.
- Hutchings, J. A., & Myers, R. A. (1994). What can be learned from the collapse of a renewable resource? Atlantic cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**(9), 2126-2146.

- Huxel, G. R., & McCann, K. (1998). Food web stability: the influence of trophic flows across habitats. *The American Naturalist*, **152**(3), 460-469.
- Hynes, H. B. N. (1950). The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *The Journal of Animal Ecology*, **19**(1), 36-58.
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, **17**(4), 411-429.
- ICES (2014). Index for ICES identification leaflets for plankton. *ICES Identification Leaflets for Plankton*, **198**, 1-13.
- Ings, T. C., Montoya, J. M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C. F. & Woodward, G. (2009). Ecological networks—beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, **78**(1), 253-269.
- Iverson, S. J. (2009). Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination. *Lipids in Aquatic Ecosystems*, **12**, 281-308.
- Iverson, S. J., Field, C., Don Bowen, W., & Blanchard, W. (2004). Quantitative fatty acid signature analysis: a new method of estimating predator diets. *Ecological Monographs*, **74**(2), 211-235.
- Iverson, S. J., Frost, K. J., & Lowry, L. F. (1997). Fatty acid signatures reveal fine scale structure of foraging distribution of harbor seals and their prey in Prince William Sound, Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, **151**, 255-271.
- Jackson, G. D., Jackson, C. H., Virtue, P., Fluckiger, M., & Nichols, P. D. (2021). Dietary fatty acid analyses of the squid *Idioteuthis cordiformis*: further evidence for predation on deepwater sharks. *Marine Ecology Progress Series*, **675**, 67-79.
- Jakubavičiūtė, E., Bergström, U., Eklöf, J. S., Haenel, Q., & Bourlat, S. J. (2017). DNA metabarcoding reveals diverse diet of the three-spined stickleback in a coastal ecosystem. *PLoS One*, **12**(10), e0186929.
- Jarman, S. N., Gales, N. J., Tierney, M., Gill, P. C., & Elliott, N. G. (2002). A DNA-based method for identification of krill species and its application to analysing the diet of marine vertebrate predators. *Molecular Ecology*, **11**(12), 2679-2690.
- Jarvis, E. T., & Lowe, C. G. (2008). The effects of barotrauma on the catch and release survival of southern California nearshore and shelf rockfish (Scorpaenidae, *Sebastes* spp.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**(7), 1286-1296.

- Jeanniard-Du-Dot, T., Thomas, A. C., Cherel, Y., Trites, A. W., & Guinet, C. (2017). Combining hard-part and DNA analyses of scats with biologging and stable isotopes can reveal different diet compositions and feeding strategies within a fur seal population. *Marine Ecology Progress Series*, **584**, 1-16.
- Jennings, S., & Kaiser, M. J. (1998). The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology*, **34**, 201-352.
- Jennings, S., Reynolds, J. D., & Mills, S. C. (1998). Life history correlates of responses to fisheries exploitation. Proceedings of the Royal Society of London. *Series B: Biological Sciences*, **265**(1393), 333-339.
- Kainz, M.J., Arts, M.T. & Mazumber, A. (2004). Essential fatty acids in the planktonic food web and their ecological role for higher trophic levels. *Limnology and Oceanography*, **49**(5), 1784-1793.
- Kassambara, A. (2020). Ggpubr: 'ggplot2' based publication ready plots. *R package version 0.4*, 0. 438.
- Kenchington, T. J. (1986). Morphological comparison of two Northwest Atlantic redfishes, *Sebastes fasciatus* and *S. mentella*, and techniques for their identification. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **43**(4), 781-787.
- Kenchington, E. L., Gilkinson, K. D., MacIsaac, K. G., Bourbonnais-Boyce, C., Kenchington, T. J., Smith, S. J., & Gordon Jr, D. C. (2006). Effects of experimental otter trawling on benthic assemblages on Western Bank, northwest Atlantic Ocean. *Journal of Sea Research*, **56**(3), 249-270.
- Kirsch, P. E., Iverson, S. J., Bowen, W. D., Kerr, S. R., & Ackman, R. G. (1998). Dietary effects on the fatty acid signature of whole Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**(6), 1378-1386.
- Koeller, P., Fuentes-Yaco, C., Platt, T., Sathyendranath, S., Richards, A., Ouellet, P., Skúladóttir, U., Wieland, K., Savard, L. & Aschan M. (2009). Basin-scale coherence in phenology of shrimp and phytoplankton in the north Atlantic Ocean. *Science* **324**(5928), 791-793.
- Koutitonsky, V. G., & Bugden, G. L. (1991). The physical oceanography of the gulf of St. Lawrence: a review with emphasis on the synoptic variability of the motion. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, **113**, 57-90.
- Kraft, A., Nöthig, E. M., Bauerfeind, E., Wildish, D. J., Pohle, G. W., Bathmann, U. V., Beszczynska-Möller, A. & Klages, M. (2013). First evidence of reproductive success in a southern invader indicates possible community shifts among Arctic zooplankton. *Marine Ecology Progress Series*, **493**, 291-296.

- Kurlansky, M. (1997). Cod: A Biography of the Fish that Changed the World. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **7**(4), 495-496.
- Lambert, D. G. (1960). The food of the redfish *Sebastes marinus* (L.) in the Newfoundland area. *Journal of the Fisheries Board of Canada*. **17**(2), 235-243.
- Larkin, P. A. (1996). Concepts and issues in marine ecosystem management. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **6**(2), 139-164.
- Larouche, M., Paradis, Y., Hatin, D., Brodeur, P., & Sirois, P. (2019). Barotraumatisme chez les poissons d'eau douce et perforation de la vessie natatoire pour en réduire les effets. *Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec*, 40 p. et 3 annexes.
- Lear, W. H. (1998). History of fisheries in the Northwest Atlantic: the 500-year perspective. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **23**, 41-74.
- Lee, R. F. (1974). Lipid composition of the copepod *Calanus hyperboreus* from the Arctic Ocean. Changes with depth and season. *Marine Biology*, **26**(4), 313-318.
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). Numerical ecology. *Elsevier*, Amsterdam, 1006 p.
- Legler, N. D., Johnson, T. B., Heath, D. D., & Ludsin, S. A. (2010). Water temperature and prey size effects on the rate of digestion of larval and early juvenile fish. *Transactions of the American Fisheries Society*, **139**(3), 868-875.
- Lejeune, B., Mouchet, M. A., Mehault, S., & Kopp, D. (2022). Gut content metabarcoding reveals potential importance of fisheries discards consumption in marine fauna. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **79**(7), 1064-1073.
- Lepage, G. & Roy, C. C. (1984). Improved recovery of fatty acid through direct transesterification without prior extraction or purification. *Journal of Lipid Research*, **25**, 1391-1396.
- Leray, M., Yang, J. Y., Meyer, C. P., Mills, S. C., Agudelo, N., Ranwez, V., Boehm, J. T. & Machida, R. J. (2013). A new versatile primer set targeting a short fragment of the mitochondrial COI region for metabarcoding metazoan diversity: application for characterizing coral reef fish gut contents. *Frontiers in Zoology*, **10**(1), 1-14.
- Lilly, G. R. (2008). The decline, recovery, and collapse of Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Labrador and Eastern Newfoundland. *Resiliency of gadid stocks to fishing and climate change*, **364**, 67-88.

- Lilly, G. R., & Fleming, A. M. (1981). Size relationships in predation by Atlantic cod, *Gadus morhua*, on capelin, *Mallotus villosus*, and sand lance, *Ammodytes dubius*, in the Newfoundland area. In : *Vol. 1 NAFO Scientific Council Studies*, 41-45.
- Lilly, G. R., Parsons, D. G., & Kulka, D. W. (2000). Was the increase in shrimp biomass on the northeast Newfoundland shelf a consequence of a release in predation pressure from cod? *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **27**, 45-62.
- Lilly, G. R., Nakken, O., & Brattey, J. (2013). A review of the contributions of fisheries and climate variability to contrasting dynamics in two Arcto-boreal Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks: persistent high productivity in the Barents Sea and collapse on the Newfoundland and Labrador Shelf. *Progress in Oceanography*, **114**, 106-125.
- Link, J. S. (2010). *Ecosystem-based fisheries management: confronting tradeoffs*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Link, J. S. (2004). Using fish stomachs as samplers of the benthos: integrating long-term and broad scales. *Marine Ecology Progress Series*, **269**, 265-275.
- Link, J. S., & Browman, H. I. (2014). Integrating what? Levels of marine ecosystem-based assessment and management. *ICES Journal of Marine Science*, **71**(5), 1170-1173.
- Link, J. S., & Garrison, L. P. (2002). Trophic ecology of Atlantic cod *Gadus morhua* on the northeast US continental shelf. *Marine Ecology Progress Series*, **227**, 109-123.
- Logue, J., de Vries, A., Fodor, E. & Cossins, A. (2000). Lipid compositional correlates of temperature-adaptive interspecific differences in membrane physical structure. *Journal of Experimental Biology*, **203**(14), 2105-2115.
- Long, R. D., Charles, A., & Stephenson, R. L. (2015). Key principles of marine ecosystem-based management. *Marine Policy*, **57**, 53-60.
- Marion, A., Harvey, M., Chabot, D., & Brêthes, J. C. (2008). Feeding ecology and predation impact of the recently established amphipod, *Themisto libellula*, in the St. Lawrence marine system, Canada. *Marine Ecology Progress Series*, **373**, 53-70.
- Martínez-Silva, M. A., Vagner, M., Senay, C. & Audet, C. (2021). Using gene expression to identify the most suitable environmental conditions for growth and metabolism of juvenile deepwater redfish (*Sebastes mentella*) in the Estuary and the Gulf of St. Lawrence. *ICES Journal of Marine Science*, **79**(2), 382-393.
- Marty, Y., Delaunay, F., Moal, J., & Samain, J. F. (1992). Changes in the fatty acid composition of *Pecten maximus* (L.) during larval development. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **163**(2), 221-234.

- Matley, J. K., Maes, G. E., Devloo-Delva, F., Huerlimann, R., Chua, G., Tobin, A. J. & Heupel, M. R. (2018). Integrating complementary methods to improve diet analysis in fishery-targeted species. *Ecology and Evolution*, **8**(18), 9503-9515.
- McAllister, M., & Duplisea, D. (2016). An updated production model fitting for redfish (*Sebastes fasciatus* and *Sebastes mentella*) in units 1 and 2. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat*, 2016/084, iv + 6p.
- McCann, K. (2007). Protecting biostructure. *Nature*, **446**(7131), 29-29.
- McInnes, J. C., Alderman, R., Deagle, B. E., Lea, M. A., Raymond, B., & Jarman, S. N. (2017). Optimised scat collection protocols for dietary DNA metabarcoding in vertebrates. *Methods in Ecology and Evolution*, **8**(2), 192-202.
- McQuinn, I. H., Plourde, S., Pierre, J. F. S., & Dion, M. (2015). Spatial and temporal variations in the abundance, distribution, and aggregation of krill (*Thysanoessa raschii* and *Meganyctiphanes norvegica*) in the lower estuary and gulf of St. Lawrence. *Progress in Oceanography*, **131**, 159-176.
- Mejri, S., Audet, C., Vandenberg, G. W., Parrish, C. C., & Tremblay, R. (2014). Biochemical egg quality in a captive walleye (*Sander vitreus*) broodstock population relative to ovulation timing following hormonal treatment. *Aquaculture*, **431**, 99-106.
- Mejri, S. C., Tremblay R., Audet C., Wills P. S. & Riche M. (2021). Essential fatty acid requirements in tropical and cold-water marine fish larvae and juveniles. *Frontiers in Marine Science*, **557**.
- Meyer, L., Pethybridge, H., Nichols, P. D., Beckmann, C., & Huveneers, C. (2019). Abiotic and biotic drivers of fatty acid tracers in ecology: A global analysis of chondrichthyan profiles. *Functional Ecology*, **33**(7), 1243-1255.
- Mills, L. S., Soulé, M. E., & Doak, D. F. (1993). The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*, **43**(4), 219-224.
- Mohn, R., & Bowen, W. D. (1996). Grey seal predation on the eastern Scotian Shelf: modelling the impact on Atlantic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **53**(12), 2722-2738.
- Morin, B., Bernier, B., & St-Hilaire, N. (1999). The status of redfish in Unit 1 (Gulf of St. Lawrence) in 1998. *DFO Canadian Stock Assessment Secretariat Research Document*, 1999/132, 1480-4883.

- Morin, B., Power, D., & Gagnon, P. (1994). Distribution of redfish (*Sebastes* spp.) in the Gulf of St. Lawrence and in Laurentian Channel based on RV surveys and commercial fishery catch rates. *DFO Atlantic Fisheries Research Document*, 1991/94, 52 p.
- MPO (1995). Aperçu de l'état des stocks de poisson de fond gérés par le Canada dans le golfe du Saint-Laurent et l'Atlantique. *MPO Pêches de l'Atlantique, Rapport sur l'État des Stocks*, 95/3F.
- MPO (2005). Le golfe du Saint-Laurent, un écosystème unique: Plateforme pour la gestion intégrée du golfe du Saint-Laurent. *Rapport de la direction générale Océans et sciences*, <http://www.glf.dfo-mpo.gc.ca/f0006090>.
- MPO (2011). Évaluation du potentiel de rétablissement du sébaste (*Sebastes fasciatus* et *S. mentella*) dans l'Atlantique Nord-Ouest. *MPO Secrétariat Canadien de Consultation Scientifique*, 2011/044.
- MPO (2013). Plan de gestion intégrée du golfe du Saint-Laurent. *MPO Division de la Gestion des Océans*, 2013/1893.
- MPO (2017a). Mise à jour des principaux indicateurs de l'état des stocks de sébastes des unités 1 et 2 en 2016. *MPO Secrétariat Canadien de Consultation Scientifique*, 2017/023.
- MPO (2017b). Compte rendu de l'examen zonal par des pairs portant sur la révision du cadre d'évaluation pour le sébaste atlantique (*Sebastes Mentella*) et le sébaste acadien (*Sebastes Fasciatus*) des unités 1 et 2 et pour le sébaste acadien de l'unité 3. *MPO Secrétariat Canadien de Consultation Scientifique*, 2017/016.
- MPO (2018). Évaluation des stocks de sébaste (*Sebastes mentella* et *S. fasciatus*) des unités 1 et 2 en 2017. *MPO Secrétariat Canadien de Consultation Scientifique*, 2018/032.
- MPO (2022a). Statistiques des débarquements des pêches maritimes. *Disponible en ligne à* : <https://www.dfo-mpo.gc.ca/stats/commercial/sea-maritimes-fra.htm>.
- MPO (2022b). Évaluation des stocks de crevette nordique de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent en 2021. *MPO Secrétariat Canadien de Consultation Scientifique*, 2022/027.
- MPO (2022c) Évaluation des stocks de sébastes (*Sebastes mentella* et *Sebastes fasciatus*) des Unités 1 et 2 en 2021. *MPO Secrétariat Canadien de Consultation Scientifique*, 2022/039.



- Mucci, A., Starr, M., Gilbert, D., & Sundby, B. (2011). Acidification of lower St. Lawrence estuary bottom waters. *Atmosphere-Ocean*, **49**(3), 206-218.
- Murawski, S. (1997). Groundfish stocks and the fishing industry. In: *Northwest Atlantic Groundfish: Perspectives on a Fishery Collapse*, J. Boreman, B.S. Nakashima, J.A. Wilson and R.L. Kendall, *American Fisheries Society*, Bethesda, MD, 27-70 p.
- Myers, R. A., Rosenberg, A. A., Mace, P. M., Barrowman, N., & Restrepo, V. R. (1994). In search of thresholds for recruitment overfishing. *ICES Journal of Marine Science*, **51**(2), 191-205.
- Myers, R. A., & Worm, B. (2003). Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, **423**(6937), 280-283.
- Navarro, J. C., McEvoy, L. A., Bell, M. V., Amat, F., Hontoria, F., & Sargent, J. R. (1997). Effect of different dietary levels of docosahexaenoic acid (DHA, 22: 6w-3) on the DHA composition of lipid classes in sea bass larvae eyes. *Aquaculture International*, **5**(6), 509-516.
- Navia, A. F., Mejía-Falla, P. A., & Giraldo, A. (2007). Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC ecology*, **7**(1), 1-10.
- Ni, I. H., & Templeman, W. (1985). Reproductive cycles of redfishes (*Sebastes*) in southern Newfoundland waters. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **6**(1), 57-63.
- Nielsen, J. M., Clare, E. L., Hayden, B., Brett, M. T., & Kratina, P. (2018). Diet tracing in ecology: method comparison and selection. *Methods in Ecology and Evolution*, **9**(2), 278-291.
- Norrbin, M. F., Olsen, R. E., & Tande, K. S. (1990). Seasonal variation in lipid class and fatty acid composition of two small copepods in Balsfjorden, northern Norway. *Marine Biology*, **105**(2), 205-211.
- Nozères, C. (2006). Régime alimentaire du béluga, *Delphinapterus leucas*, de l'estuaire du Saint-Laurent, Canada, tel que révélé par l'analyse des acides gras du lard. *Mémoire de maîtrise, Département de biologie, Université Laval, QC, Canada*, 207 p.
- Nozères, C., Archambault, D., Chouinard, P.-M., Gauthier, J., Miller, R., Parent, E., Schwab, P., Savard, L., & Dutil, J.-D. (2010). Guide d'identification des poissons marins de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent et protocoles suivis pour leur échantillonnage lors des relevés par chalut entre 2004 et 2008. *Rapport technique canadien des sciences halieutiques aquatiques*, **2866** : xi + 243 p.

- Nozères, C., Archambault, D., & Miller, R. (2014). Photocatalogue of invertebrates of the Estuary and northern Gulf of St. Lawrence from trawl surveys (2005-2013). *DFO Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, **3035**: iv + 221 p.
- Oehm, J., Thalinger, B., Eisenkölbl, S., & Traugott, M. (2017). Diet analysis in piscivorous birds: What can the addition of molecular tools offer? *Ecology and Evolution*, **7**(6), 1984-1995.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P. & McGlinn, D. (2019) Vegan: Community ecology package. *R Package Version 2.5-6*.
- Olds, B. P., Jerde, C. L., Renshaw, M. A., Li, Y., Evans, N. T., Turner, C. R., & Shirey, P. D. (2016). Estimating species richness using environmental DNA. *Ecology and Evolution*, **6**(12), 4214-4226.
- Orr, D. C., & Bowering, W. R. (1997). A multivariate analysis of food and feeding trends among Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) sampled in Davis strait, during 1986. *ICES Journal of Marine Science*, **54**(5), 819-829.
- Ortega, A., & Mourente, G. (2010). Comparison of the lipid profiles from wild caught eggs and unfed larvae of two scombroid fish: northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L., 1758) and Atlantic bonito (*Sarda sarda* Bloch, 1793). *Fish Physiology and Biochemistry*, **36**(3), 461-471.
- Ortega, A., Geraldi, N. R., Díaz-Rúa, R., Ørberg, S. B., Wesselmann, M., Krause-Jensen, D., & Duarte, C. M. (2020). A DNA mini barcode for marine macrophytes. *Molecular Ecology Resources*, **20**(4), 920-935.
- Ouellet, P., & Lefavre, D. (1994). Vertical distribution of northern shrimp (*Pandalus borealis*) larvae in the Gulf of St Lawrence; implications for trophic interactions and transport. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**(1), 123-132.
- Ouellet, P., Savard, L., & Larouche, P. (2007). Spring oceanographic conditions and northern shrimp *Pandalus borealis* recruitment success in the north-western gulf of St. Lawrence. *Marine Ecology Progress Series*, **339**, 229-241.
- Ouellette-Plante, J., Chabot, D., Nozères, C., & Bourdages, H. (2020). Diets of demersal fish from the CCGS teleost ecosystemic surveys in the estuary and northern gulf of St. Lawrence, August 2015-2017. *DFO Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, **3383**, v + 121 p.

- Oyafuso, Z. S., Toonen, R. J., & Franklin, E. C. (2016). Temporal and spatial trends in prey composition of wahoo *Acanthocybium solandri*: a diet analysis from the central North Pacific Ocean using visual and DNA barcoding techniques. *Journal of Fish Biology*, **88**(4), 1501-1523.
- Papastamatiou, Y. P., Wetherbee, B.M., Lowe, C.G. & Crow, G.L. (2006). Distribution and diet of four species of carcharhinid shark in the Hawaiian Islands: Evidence for resource partitioning and competitive exclusion. *Marine Ecology Progress Series*, **320**, 239-251.
- Parrish, C. C. (1999). Determination of total lipid, lipid classes, and fatty acids in aquatic samples. *Lipids in freshwater ecosystems*, **1999**, 4-20.
- Parrish, C. C. (2013). Lipids in marine ecosystems. *International Scholarly Research Notices in Oceanography*, **2013**, 16 p.
- Parrish, C. C., McKenzie, C. H., MacDonald, B. A. & Hatfield, E.A. (1995). Seasonal studies of seston lipids in relation to microplankton species composition and scallop growth in South Broad Cove, Newfoundland. *Marine Ecology Progress Series*, **129**, 151-164.
- Parrish, C. C., Abrajano, T. A., Budge, S. M., Helleur, R. J., Hudson, E. D., Pulchan, K., & Ramos, C. (2000). Lipid and phenolic biomarkers in marine ecosystems: analysis and applications. *Marine chemistry*, **2000**, 193-223.
- Parrish, C. C., Nichols, P. D., Pethybridge, H., & Young, J. W. (2015). Direct determination of fatty acids in fish tissues: quantifying top predator trophic connections. *Oecologia*, **177**(1), 85-95.
- Parsons, D. G. (2005). Predators of northern shrimp, *Pandalus borealis* (Pandalidae), throughout the North Atlantic. *Marine Biology Research*, **1**(1), 48-58.
- Parzanini, C., Parrish, C. C., Hamel, J. F., & Mercier, A. (2018). Functional diversity and nutritional content in a deep-sea faunal assemblage through total lipid, lipid class, and fatty acid analyses. *PLoS One*, **13**(11), e0207395.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R., Walters, C. J., Watson, R. & Zeller, D. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, **418**(6898), 689-695.
- Pedersen, E. J., Thompson, P. L., Ball, R. A., Fortin, M. J., Gouhier, T. C., Link, H. & Gonzalez, A. (2017). Signatures of the collapse and incipient recovery of an overexploited marine ecosystem. *Royal Society Open Science*, **4**(7), 170215.

- Pepin, P., King, J., Holt, C., Smith, H. G., Shackell, N., Hedges, K. & Bundy, A. (2022). Incorporating knowledge of changes in climatic, oceanographic and ecological conditions in Canadian stock assessments. *Fish and Fisheries*, **23**(6), 1332-1346.
- Peterson, B. J. & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 293-320.
- Pethybridge, H., Daley, R. K., & Nichols, P. D. (2011). Diet of demersal sharks and chimaeras inferred by fatty acid profiles and stomach content analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **409**(1-2), 290-299.
- Pethybridge, H. R., Choy, C. A., Polovina, J. J., & Fulton, E. A. (2018). Improving marine ecosystem models with biochemical tracers. *Annual Review of Marine Science*, **10**, 199-228.
- Pikitch, E. K., Santora, C., Babcock, E. A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D. O. & Sainsbury, K. J. (2004). Ecosystem-based fishery management. *Science*, **305**(5682), 346-347.
- Planque, B., Kristinsson, K., Astakhov, A., Bernreuther, M., Bethke, E., Drevetnyak, K., Nedreaas, K., Reinert, J., Rolskiy, A., Sigurdsson, T. & Stransky, C. (2013). Monitoring beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the north Atlantic, current challenges and future prospects. *Aquatic Living Resources*, **26**(4), 293-306.
- Plourde, S., Joly, P., Runge, J. A., Dodson, J., & Zakardjian, B. (2003). Life cycle of *Calanus hyperboreus* in the lower St. Lawrence estuary and its relationship to local environmental conditions. *Marine Ecology Progress Series*, **255**, 219-233.
- Pompanon, F., Deagle, B. E., Symondson, W. O., Brown, D. S., Jarman, S. N., & Taberlet, P. (2012). Who is eating what: diet assessment using next generation sequencing. *Molecular Ecology*, **21**(8), 1931-1950.
- Randall, P. J., & Myers, A. A. (2001). Effects of resource matrix, gut region analysed and sample size on diet statistics in co-existing species of flatfish. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **81**(6), 1041-1048.
- Rawn, J. D. (1989). Amino Acids and the Primary structure of Proteins. In: *Biochemistry*, Neil Patterson Publishers Burlington, NC, 54 p.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing (Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing). Available at: [https:// www.R-project.org/](https://www.R-project.org/).

- Reynolds, J. D., Dulvy, N. K., Goodwin, N. B., & Hutchings, J. A. (2005). Biology of extinction risk in marine fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**(1579), 2337-2344.
- Riccioni, G., Stagioni, M., Piccinetti, C., & Libralato, S. (2018). A metabarcoding approach for the feeding habits of European hake in the Adriatic Sea. *Ecology and Evolution*, **8**(21), 10435-10447.
- Richoux, N. B., Jaquemet, S., Bonnevie, B. T., Cherel, Y., & McQuaid, C. D. (2010). Trophic ecology of grey-headed albatrosses from Marion Island, Southern Ocean: insights from stomach contents and diet tracers. *Marine Biology*, **157**(8), 1755-1766.
- Roberts, C. M., & Hawkins, J. P. (1999). Extinction risk in the sea. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**(6), 241-246.
- Rochet, M. J., Trenkel, V. M., Carpentier, A., Coppin, F., De Sola, L. G., Léauté, J. P. & Piet, G. (2010). Do changes in environmental and fishing pressures impact marine communities? An empirical assessment. *Journal of Applied Ecology*, **47**(4), 741-750.
- Rodrigues, C. G., Ceman, J. A., & Vilks, G. (1993). Late quaternary paleoceanography of deep and intermediate water masses off Gaspé peninsula, gulf of St. Lawrence: foraminiferal evidence. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **30**(7), 1390-1403.
- Sakaguchi, S. O., Shimamura, S., Shimizu, Y., Ogawa, G., Yamada, Y., Shimizu, K. & Takishita, K. (2017). Comparison of morphological and DNA-based techniques for stomach content analyses in juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta*: a case study on diet richness of juvenile fishes. *Fisheries Science*, **83**(1), 47-56.
- Sánchez-Hernández, J., Nunn, A. D., Adams, C. E., & Amundsen, P. A. (2019). Causes and consequences of ontogenetic dietary shifts: a global synthesis using fish models. *Biological Reviews*, **94**(2), 539-554.
- Sardenne, F., Hollanda, S., Lawrence, S., Albert-Arrisol, R., Degroote, M., & Bodin, N. (2017). Trophic structures in tropical marine ecosystems: a comparative investigation using three different ecological tracers. *Ecological Indicators*, **81**, 315-324.
- Sargent, J. R. (1976). The structure, metabolism, and function of lipids in marine organisms. In: Malins, D.C., Sargent, J.R. (Eds.), *Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology*, **3**, 149-212.
- Sargent J. R., Parkes R. J., Muller-Harvey I. & Henderson R. J. (1987). Lipid biomarkers in marine ecology. In: *Microbes and The Sea*, Ellis Horwood, Chichester, U.K., 119-133 p.

- Sargent J. R., Tocher D. R. & Bell J. G. (2002). The lipids. In: *Chapter 4. Fish nutrition*, J.E. Halver, Academic Press, Washington, D.C., Chapter 4.
- Sarkis, C. M., Hoenig, B. D., Seney, E. E., Gaspar, S. A., & Forsman, A. M. (2022). Sea snacks from DNA tracks: using DNA metabarcoding to characterize the diet of green turtles (*Chelonia Mydas*). *Integrative and Comparative Biology*, **62**(2), 223-236.
- Savard, L., & Nozères, C. (2012). Atlas of shrimp species of the estuary and northern gulf of St. Lawrence. *DFO Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, **3007**, vi + 67 p.
- Savenkoff, C., Savard, L., Morin, B., & Chabot, D. (2006). Main prey and predators of northern shrimp (*Pandalus borealis*) in the northern gulf of St. Lawrence during the mid 1980s, mid-1990s, and early 2000s. *DFO Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, **2639**, v + 28 pp.
- Savenkoff, C., Gagné, J. A., Gilbert, M., Castonguay, M., Chabot, D., Chassé, J. & Starr, M. (2016). Le concept d'approche écosystémique appliqué à l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Canada). *Environmental Reviews*, **25**(1), 26-96.
- Schmidt, K. (2010). Food and feeding in Northern krill (*Meganyctiphanes norvegica* Sars). *Advances in Marine Biology*, **57**, 127-171.
- Schmidt, K., Atkinson, A., Petzke, K. J., Voss, M., & Pond, D. W. (2006). Protozoans as a food source for Antarctic krill, *Euphausia superba*: complementary insights from stomach content, fatty acids, and stable isotopes. *Limnology and Oceanography*, **51**(5), 2409-2427.
- Senay, C., Gauthier, J., Bourdages, H., Brassard, C., Duplisea, D., & Ouellette-Plante, J. (2019). Redfish (*Sebastes mentella* and *S. fasciatus*) stocks status in unit 1 in 2017. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, viii + 61 p.
- Senay, C., Ouellette-Plante, J., Bourdages, H., Bermingham, T., Gauthier, J., Parent, G., Chabot, D. & Duplisea, D. (2021). Unit 1 redfish (*Sebastes mentella* and *S. fasciatus*) stock status in 2019 and updated information on population structure, biology, ecology, and current fishery closures. *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, xi + 119 p.
- Senay, C., Bermingham, T., Parent, G.J., Benoît, H. P., Parent, E., & Bourret, A. (2022). Identifying two Redfish species, *Sebastes mentella* and *S. fasciatus*, in fishery and survey catches using anal fin ray count in Units 1 and 2. *DFO Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, viii + 46 p.

- Sheppard, S. K., Bell, J., Sunderland, K. D. Fenlon, J., Skervin, D., & Symondson, W. O. C. (2005). Detection of secondary predation by PCR analyses of the gut contents of invertebrate generalist predators. *Molecular Ecology*, **14**, 4461-4468.
- Simenstad, C. A., & Cailliet, G. M. (2017). Retrospective on the origin, intent, and impact of the Gutshops and some directions for the future. *Environmental Biology of Fishes*, **100**(4), 299-308.
- Squires, H. J. (1990). Decapod Crustacea of the Atlantic coast of Canada. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, **221**, 1-532.
- Stapleton, T. E., Weinstein, S. B., Greenhalgh, R., & Dearing, M. D. (2022). Successes and limitations of quantitative diet metabarcoding in a small, herbivorous mammal. *Molecular Ecology Resources*, **22**(7), 2573-2586.
- Starr, M., Harvey, M., Galbraith, P. S., Gilbert, D., Chabot, D., & Therriault, J. C. (2002). Recent intrusion of Labrador shelf waters into the Gulf of St. Lawrence and its influence on the plankton community and higher trophic levels. *ICES Annual Science Conference and ICES Centenary*, CM 2002/N, 16
- Steele, D. H. (1957). The redfish (*Sebastes marinus* L.) in the western Gulf of St. Lawrence. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, **14**(6), 899-924.
- Stortini, C. H., Chabot, D., & Shackell, N.L. (2017). Marine species in ambient low-oxygen regions subject to double jeopardy impacts of climate change. *Global change biology*, **23**(6), 2284-2296.
- St-Pierre, J. -F., & De Lafontaine, Y. (1995). Fecundity and reproduction characteristics of beaked redfish (*Sebastes fasciatus* and *S. mentella*) in the Gulf of St. Lawrence. *DFO Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, **2059**, 1488-5379.
- Symondson, W. O. C. (2002). Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology*, **11**(4), 627-641.
- Symondson, W. O., & Harwood, J. D. (2014). Special issue on molecular detection of trophic interactions: Unpicking the tangled bank. *Molecular Ecology*, **23**(15), 3601-3604.
- Taipale, S., Strandberg, U., Peltomaa, E., Galloway, A. W. E., Ojala, A., & Brett, M. T. (2013). Fatty acid composition as biomarkers of freshwater microalgae: Analysis of 37 strains of microalgae in 22 genera and seven classes. *Aquatic Microbial Ecology*, **71**, 165-178.

- Taipale, S. J., Vuorio, K., Strandberg, U., Kahilainen, K. K., Järvinen, M., Hiltunen, M., & Kankaala, P. (2016). Lake eutrophication and brownification downgrade availability and transfer of essential fatty acids for human consumption. *Environment International*, **96**, 156-166.
- Templeman, W., Ricker, W. E., & Carter, N. M. (1959). Redfish distribution in the north Atlantic. *Fisheries Research Board of Canada*, **120**, 1-173.
- Therriault, J.-C. (1991). The Gulf of St. Lawrence: Small Ocean or big estuary?. *DFO Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, **113**.
- Thomas, A. C., Jarman, S. N., Haman, K. H., Trites, A. W., & Deagle, B. E. (2014). Improving accuracy of DNA diet estimates using food tissue control materials and an evaluation of proxies for digestion bias. *Molecular Ecology*, **23**(15), 3706-3718.
- Thomas, A. C., Deagle, B. E., Eveson, J. P., Harsch, C. H., & Trites, A. W. (2016). Quantitative DNA metabarcoding: improved estimates of species proportional biomass using correction factors derived from control material. *Molecular Ecology Resources*, **16**(3), 714-726.
- Tocher, D. R. (2003). Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. *Reviews in Fisheries Science*, **11**(2), 107-184.
- Tocher, D. R., Bell, J. G., & Sargent, J. R. (1996). Production of eicosanoids derived from 20: 4n-6 and 20: 5n-3 in primary cultures of turbot (*Scophthalmus maximus*) brain astrocytes in response to platelet activating factor, substance P and interleukin-1 $\beta$ . *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, **115**(2), 215-222.
- Tomkiewicz, J., Morgan, M. J., Burnett, J., & Saborido-Rey, F. (2003). Available information for estimating reproductive potential of Northwest Atlantic groundfish stocks. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **33**, 1-21.
- Twining, C. W., Brenna, J. T., Hairston, N. G. & Flecker, A. S. (2016). Highly unsaturated fatty acids in nature: what we know and what we need to learn. *Oikos*, **125**, 749-760.
- Valentin, A. (2006). Structure des populations de sébaste de L'Atlantique du nord-ouest dans un contexte de gestion des stocks et d'évolution. *Doctoral dissertation, Université du Québec à Rimouski*.
- Valentin, A. E., Power, D., & Sévigny, J. -M. (2015). Understanding recruitment patterns of historically strong juvenile year classes in redfish (*Sebastes* spp.): the importance of species identity, population structure, and juvenile migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **72**(5), 774-784.



- Valentini, A., Pompanon, F., & Taberlet, P. (2009). DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**(2), 110-117.
- Vassilenko, S. V., & Petryashov, V. V. (2009). Rotifera, Pycnogonida, Cirripedia, Leptostraca, Mysidacea, Hyperiidea, Caprellidea, Euphausiasea, Dendrobranchiata, Pleocyemata, Anomura, and Brachyura. In: *Illustrated keys to free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters*, Alaska Sea Grant, University of Alaska Fairbanks, 192 p.
- Velansky, P. V., & Kostetsky, E. Y. (2008). Lipids of marine cold-water fishes. *Russian Journal of Marine Biology*, **34**(1), 51-56.
- Viso, A. C., & Marty, J. C. (1993). Fatty acids from 28 marine microalgae. *Phytochemistry*, **34**(6), 1521-1533.
- Volkman, J. K., Jeffrey, S. W., Nichols, P. D., Rogers, G. I., & Garland, C. D. (1989). Fatty acid and lipid composition of 10 species of microalgae used in mariculture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **128**(3), 219-240
- Voronin, V. P., Nemova, N. N., Ruokolainen, T. R., Artemenkov, D. V., Rolskii, A. Y., Orlov, A. M., & Murzina, S. A. (2021). Into the deep: new data on the lipid and fatty acid profile of redfish *Sebastes mentella* inhabiting different depths in the Irminger Sea. *Biomolecules*, **11**(5), 704 p.
- Ward, P., & Myers, R. A. (2005). Shifts in open-ocean fish communities coinciding with the commencement of commercial fishing. *Ecology*, **86**(4), 835-847.
- Ward, R. D., Zemlak, T. S., Innes, B. H., Last, P. R., & Hebert, P. D. (2005). DNA barcoding Australia's fish species. *Biological Sciences*, **360**(1462), 1847-1857.
- Watanabe, T. (1982). Lipid nutrition in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **73**, 3-15.
- Wickham, H. (2011). The Split-Apply-Combine strategy for data analysis. *Journal of Statistical Software*. **40**(1), 1-29.
- Wickham, H. (2016). Data analysis. In: *Ggplot2: Elegant graphics for data analysis*, Springer, 189-201.



