

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	ii
REMERCIEMENTS.....	iii
AVANT-PROPOS	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX	vi
LISTE DES FIGURES	vii
I - INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
II - MIGRATION OF STRIPED BASS DURING EARLY LIFE: CONTINGENTS IN THE RE-INTRODUCED POPULATION OF THE ST. LAWRENCE	12
2.1 INTRODUCTION	13
2.2 MATERIALS AND METHODS.....	16
2.2.1 Study Site.....	16
2.2.2 Sampling	18
2.2.4 Otolith laser ablation.....	20
2.2.5 Data analysis	21
2.3 RESULTS	25
2.4 DISCUSSION.....	33
2.4.1 Presence of migratory contingents.....	33
2.4.3 Multivariate transect analysis	37
2.4.4 Concluding remarks.....	38
III - CONCLUSION GÉNÉRALE	40
RÉFÉRENCES	45
ANNEXE	55

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Mean (with SD) limits of detection (LOD) and limits of quantification (LOQ) of selected elements	22
Table 2. Origin (in percentage) of freshwater resident (FR), oligohaline migrant (OM), and mesohaline migrant (MM) for both samples.....	33

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. The St. Lawrence River system, vertical lines show the approximate limits of the three estuarine sections..... 17
- Figure 2. Sampling sites along the St. Lawrence Estuary. White open circles are 2011 samples and black solid circles are 2012 samples. The black lines show the approximate limits of the defined habitats, corresponding to a modified Venice classification 19
- Figure 3. Mean element concentrations (ppm) in 2011 and 2012 for three identified habitats. Different letters indicate a significant difference (Tukey's HSD) between habitats for a same year 26
- Figure 4. Ordination of the discriminant function analysis for 2011 (left panel) and 2012 (right panel) habitat fingerprints 27
- Figure 5. Trace element (Mg, Mn, Sr, and Ba) concentrations (in ppm) during the first growth season (0+) as determined from otolith transects (relative age position) from the otolith's core to edge. Patterns are typical (a) of a freshwater resident, (b) of an oligohaline migrant, and (c) of a mesohaline migrant. Horizontal lines show boundaries determined by SMW and capital letters identify DFA classification of inhabited habitats: F= freshwater, O = oligohaline, and M = mesohaline..... 28
- Figure 6. Contingent frequencies for 1+ fish sampled in 2011 first and second year (left panel) and for 0+ fish sampled in 2012 (right panel)..... 30
- Figure 7. Relative habitat utilization by contingent of 1+ striped bass captured in 2011 (left panel) and 0+ striped bass captured in 2012 (right panel) 31
- Figure 8. Otolith fingerprints in striped bass at hatching (core) in 2011 (a) and in 2012 (b), and after yolk resorption in 2011 (c) and 2012 (d). Different symbols represent group reclassification by DFA) 32
- Figure A1. Moyenne de la concentration (ppm) des quatre éléments analysés pour chacune des régions identifiées. Des lettres différentes signalent une différence significative (HSD Tukey) 57
- Figure A2. Position des habitats identifiés par la signature élémentaire des bars rayés capturés en 2012, les traits noirs représentent les limites approximatives des habitats 58
- Figure A3. Utilisation relative (pourcentage) des différentes régions par les contingents identifiés dans l'étude 59

Figure A4. Ordination des composantes principales des signatures élémentaires du noyau
de l'otolithe des poissons capturés en 2012
..... 61

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le bar rayé (*Morone saxatilis*) est un poisson anadrome peuplant typiquement les estuaires de la côte Est nord-américaine. Son aire de répartition historique le long de la côte Atlantique s'étend de l'estuaire du fleuve Saint-Laurent (Québec) jusqu'à la rivière St-John en Floride (Scott & Crossman 1974), en plus de populations exploitant les tributaires associés au golfe du Mexique, de la Floride jusqu'au Texas. Possédant une taille adulte moyenne entre 406-457 mm, il peut atteindre plus de 700 mm, le plus grand individu pêché atteignait 1,8 m (Scott & Crossman 1974, Bernatchez & Giroux 2000). Très combatif, il est un constituant important de la pêche récréative et commerciale en Amérique du Nord (13,71%, soit 12499 tonnes, des débarquements de la pêche sportive en 2011 aux États-Unis; NMFS, 2012). Les adultes effectuent une migration annuelle des eaux salées côtières et estuariennes vers l'eau douce, où ils se reproduisent. La reproduction a lieu au printemps, typiquement en amont du front salin estuarien. La croissance et le recrutement du bar rayé sont fortement associés aux conditions environnementales de l'estuaire (Kimmerer et al. 2001) ainsi qu'à la biologie et la physique de la zone de turbidité maximale (North & Houde 2003, Martino & Houde 2010). La variabilité annuelle et le dynamisme des conditions estuariennes font fortement varier le recrutement annuel du bar rayé, ce qui en fait un poisson dont la gestion des stocks est complexe (Ulanowicz & Polgar 1980, Cooper & Polgar 1981). Les fluctuations d'abondances liées à la biologie particulière de l'espèce et le fort attrait qu'elle engendre chez les pêcheurs autant sportifs que commerciaux ont exposé plusieurs populations à des taux d'exploitation parfois excessifs par rapport à leur production et leur abondance.

Les grandes populations de bars rayés de la côte Est nord-américaine ont connus d'importants déclin (Goodyear et al. 1985, Richards & Rago 1999), menant les stocks jusqu'au bord de l'extinction. Ce fut le cas de la population du fleuve Saint-Laurent. Elle subit une pression de pêche élevée, durant une période de faible effectif lié à son cycle naturel d'abondance en conjonction à d'autres effets délétères (p. ex., destruction d'habitats, pollution, etc.). Ceci mena la population à l'extinction dans les années 1960 (Beaulieu 1985, Beaulieu et al. 1990). Ce n'est cependant qu'en 1996, après de nombreuses

évaluations, que la population obtint le statut de disparue en vertu de la loi sur les espèces menacées ou vulnérables du Québec (Trépanier & Robitaille 1996). Les autorités fédérales emboîtèrent le pas en lui attribuant le statut de disparue en vertu de la loi sur les espèces en périls du Canada (LEP) (Robitaille 2004). Une désignation par la LEP implique *de facto* l'implantation d'un plan de rétablissement (Robitaille et al. 2011a), ce qui était en accord avec les précédentes suggestions des gestionnaires (Trépanier & Robitaille 1996) et un rapport confirmant que la disparition du bar rayé dans les eaux du Saint-Laurent n'était pas irréversible (Comité aviseur sur la réintroduction du bar rayé 2001). Entre autres, l'augmentation de la qualité des eaux du Saint-Laurent laissait croire à la possibilité de réimplantation de l'espèce. Ainsi, c'est selon le plan d'action sur la réintroduction du bar rayé qu'un projet d'ensemencement fut initié. Le projet avait comme objectif l'implantation d'une population se maintenant par elle-même (Robitaille et al. 2011a). Pour se faire, la progéniture d'individus reproducteurs de la rivière Miramichi (Nouveau-Brunswick, Canada) produits dans une pisciculture québécoise (station piscicole Baldwin-Coaticook) futensemencée dès 2002. Dès le début des ensemencements de bars rayés dans le Saint-Laurent, l'espèce a donné des signes de rétablissement. Les captures de jeunes de l'année en 2008, malgré l'absence d'ensemencements cette année-là, ont été les premières preuves d'une reproduction naturelle dans le système (Pelletier et al. 2011). Récemment, une étude a montré que cette nouvelle population n'exploite pas les aires de reproduction et d'alevinage supposées de l'ancienne population (Robitaille et al. 2011a, Lecomte et al. soumis). Des captures de juvéniles autant dans les zones d'eau douce et d'eau saumâtre du Saint-Laurent (Pelletier 2009) suggèrent une utilisation d'habitats extensive.

En plus de l'ensemencement, le plan de rétablissement fait l'identification des menaces possibles pour la population lors du processus de rétablissement de l'espèce. Cet exercice met en lumière les lacunes dans les connaissances et pointe les informations cruciales à acquérir. Parmi celles-ci, l'identification des habitats essentiels du bar rayé dans le Saint-Laurent pour tous ses stades de vie est un besoin de premier plan. La LEP décrit l'habitat essentiel comme; « ... *l'habitat nécessaire à la survie ou au rétablissement d'une*

espèce sauvage inscrite, qui est désignée comme telle dans un programme de rétablissement ou un plan d'action élaboré à l'égard de l'espèce. » (Robitaille et al. 2011a). L'anse Sainte-Anne, entre Rivière-Ouelle et La Pocatière, est le premier et le seul habitat essentiel du bar rayé de l'estuaire du Saint-Laurent actuellement identifié. Ce fait se base majoritairement sur l'observation d'importantes concentrations de bars de l'année (0+) dans l'Anse durant la période automnale (1^{er} septembre au 30 octobre). Afin de raffiner la connaissance sur les habitats essentiels, un vaste projet d'identification d'habitats essentiels est en cours. Celui-ci base son approche sur des relevés télémétriques afin de cibler les lieux possédant une importance particulière pour l'espèce. Cependant, ces relevés ne sont applicables que chez les individus adultes ou ayant une taille suffisante pour porter les émetteurs télémétriques.

En plus de ces contraintes physiques, la situation particulière de la population du fleuve Saint-Laurent limite l'utilisation de plusieurs méthodes. La faible connaissance des différents groupements reproducteurs au sein du Saint-Laurent limite l'utilisation de protocole de marquage/recapture. En plus, les études génétiques sur les individus s'avèrent peu utiles jusqu'à présent. En effet, considérant la réintroduction récente des bars dans l'écosystème et puisque ceux capturés dans le Saint-Laurent proviennent du programme d'ensemencement ou sont des descendants d'individus ensemencés, les différences génétiques présentes dans la population ne permettent pas de faire une distinction claire entre les groupes génétiques. Cependant, l'utilisation de la chimie de l'otolithe n'est pas soumise à ces contraintes, puisque les distinctions entre les individus sont issues du milieu ambiant. Ainsi, c'est une technique de choix afin de cibler les habitats essentiels au sein de l'estuaire du Saint-Laurent, notamment les habitats fréquentés en début de saison de croissance, ce qui ne peut être étudié autrement. En plus de pouvoir cibler les habitats utilisés, c'est la technique la plus appropriée dans le contexte de l'étude pour discerner les groupes migratoires chez les bars rayés au sein du Saint-Laurent, et ce, autant chez des adultes que chez des individus larvaires et juvéniles.

L'otolithe est une concrétion calcaire de l'oreille interne des poissons. Le nombre total d'otolithes est de six, distribué en trois paires (les lapilli, les sagittae et les astérisci). L'otolithe est constitué majoritairement d'aragonite, une conformation cristalline du carbonate de calcium (CaCO_3), arrangée dans une matrice organique (Campana 1999). On y retrouve également d'autres éléments en concentration mineure (> 100 ppm) ou sous forme de trace (< 100 ppm) (Campana 1999). L'otolithe, par sa position dans les canaux semi-circulaires, est impliqué dans l'orientation spatiale, l'équilibre et la perception des sons (Popper et al. 2003). Il est le résultat de la biominéralisation de l'endolymphe, le fluide qui le baigne. La croissance de l'otolithe se fait par accumulation de couches successives qui se forment selon une périodicité journalière (Pannella 1971). Ainsi, chaque accroissement peut être associé à une journée dans la vie du poisson. Avant d'être incorporés, les éléments contenus dans l'otolithe doivent traverser certaines barrières physiologiques (Campana 1999). Il s'agit d'un passage très contrôlé de barrières ioniques et élémentaires, qui sont un prérequis pour des organismes ayant une importante régulation osmotique comme les poissons (Campana 1999). En somme, à partir du milieu ambiant, les éléments passent au plasma sanguin par la captation via les branchies ou l'intestin. Du sang, les éléments seront transportés vers l'endolymphe et ultimement cristallisés dans l'otolithe (Campana 1999). Bien qu'une fraction des éléments semble provenir de l'alimentation, la majorité des constituants de l'otolithe provient du milieu ambiant (80-90% pour Ca et Sr notamment; Farrell & Campana 1996, Walther & Thorrold 2006). Les éléments semblables au calcium selon leur charge (p. ex., Sr et Ba) se fixeraient plus fortement et en plus grande quantité (Proctor & Thresher 1998) à la matrice de l'otolithe vu leur substitution au calcium dans l'aragonite (Chowdhury & Blust 2001). Ainsi, l'otolithe est un témoin des variations environnementales de certains éléments provenant de l'eau où le poisson aurait passé une partie de sa vie.

L'incorporation continue des éléments du milieu ambiant dans l'otolithe a été la prémisses des techniques de chimie de l'otolithe. Deux courants généraux se dégagent dans l'utilisation de l'analyse élémentaire, l'identification des stocks (Campana 1999) et l'étude

de la migration (Elsdon & Gillanders 2003). L'identification des stocks utilise la variabilité de la signature élémentaire (« elemental fingerprint », c.-à-d. la concentration de plusieurs éléments trace) entre les habitats comme un marqueur naturel afin de déterminer la provenance des poissons d'un stock (Tresher et al. 1994). L'étude de la migration utilise plutôt la variation du signal de certains éléments en réponse au mouvement du poisson dans les gradients élémentaires (salinité, turbidité et pollution entre autres). L'analyse de la concentration des éléments dans différentes zones de l'otolithe correspondant à des périodes de la vie du poisson permet de reconstruire l'histoire migratoire de l'individu (Elsdon & Gillanders 2003).

L'analyse élémentaire de l'otolithe pour étudier la migration des poissons est de plus en plus utilisée pour ses avantages uniques comparativement aux techniques plus traditionnelles (p. ex., télémétrie, détection acoustique ou capture/marquage/recapture). La croissance quotidienne de l'otolithe permet d'obtenir une résolution au jour près des conditions vécues par le poisson. La nature inerte de l'otolithe et l'absence de résorption du matériel incorporé permettent une conservation de l'intégrité du signal durant toute la vie du poisson (Pannella 1971, Gunn et al. 1992). Cette propriété du matériel calcifié de l'otolithe est unique vis-à-vis les autres structures calcifiées qui peuvent être altérées ou absentes lors de certaines périodes du cycle de vie (p. ex., écailles, vertèbres, etc. Campana & Thorrold 2001). Finalement, la présence des otolithes chez tous les téléostéens assure que virtuellement tous les poissons sont marqués, et cela dès leurs premiers jours de vie. Les techniques d'analyse des éléments de l'otolithe sont diverses et se sont raffinées au cours des dernières années. Les études ont porté entre autres sur l'otolithe entier, réduit en poudre ou en solution (Kennedy et al. 2000, Rooker et al. 2001) pour progressivement se tourner vers des méthodes à la résolution plus fine (microforage de certaines zones, Kennedy et al. 2002) et déboucher vers des analyses à l'aide de « sondes » ultras précises, notamment le LA-ICP-MS (spectrométrie de masse à plasma induit couplée à l'ablation laser; Arai et al. 2007, Schuchert et al. 2010). L'ablation du LA-ICP-MS mesure quelques microns de diamètres et permet d'avoir une résolution de l'ordre quelques jours entre les

points d'analyse (Sanborn & Telmer 2003). Ces techniques, bien que réalisées à une échelle plus fine, conservent la précision des techniques mentionnées précédemment (Sanborn & Telmer 2003).

L'étude de la migration chez les poissons doit cependant répondre à certains critères (Elsdon et al. 2008). De prime abord, le « gradient élémentaire » traversé par les poissons doit être suffisamment important pour que la variation influence significativement la composition de l'otolithe. Les poissons diadromes migrant entre l'eau douce et l'eau salée sont ainsi un sujet d'étude de choix pour l'analyse élémentaire (Gillanders 2005). Notamment, le strontium s'est avéré un bon scalaire de la migration dans le gradient de salinité (Secor & Rooker 2000), la concentration de strontium dans l'eau de mer étant d'un ordre de grandeur plus importante que celle de l'eau douce (Ingram & Sloan 1992). La faible régulation physiologique du strontium par les poissons permet une forte concordance entre la concentration ambiante et celle dans l'otolithe (Walther & Thorrold 2006). Le strontium n'est cependant pas le seul élément connaissant des variations entre les milieux d'eau douce et salée. Des travaux récents suggèrent l'utilisation d'analyses multivariées (de plusieurs éléments simultanément) et quantitatives afin d'interpréter les variations chimiques de l'otolithe (Gemperline et al. 2002, Hedger et al. 2008, Mercier et al. 2010, Phillis et al. 2011). La littérature sur l'étude de la migration des poissons par la chimie de l'otolithe comporte plusieurs études réalisées chez des poissons diadromes (ex. Tsukamoto et al. 1998, Arai et al. 2007, Bradbury et al. 2008, Morais et al. 2011) notamment chez le bar rayé (Secor et al. 2001, Gemperline et al. 2002, Zlokovitz et al. 2003).

Le comportement migratoire d'une population est souvent décrit comme un caractère binaire (migratrice ou non migratrice). Cependant, chez certaines populations, une fraction d'individus ne suit pas la tendance générale (Dingle 1996). L'absence ou l'altération de la migration chez une portion des individus d'une population se définit comme le phénomène de migration partielle. Celle-ci se manifeste lorsque, par exemple, coexistent des individus migrants et résidents au sein d'une même population (Chapman

et al. 2011a). Étant d'abord un concept venant de la littérature ornithologique (Lack 1943), on considère maintenant la migration partielle dans bien d'autres groupes taxonomiques, incluant les poissons (Kaitala et al. 1993, Kerr et al. 2009). Le phénomène est identifié chez un nombre croissant d'espèces (Chapman et al. 2012). Ces observations permettent de constater que la nature figée des comportements migratoires attribuée aux populations (anadrome, catadrome, amphidrome) prendrait plutôt la forme d'une série d'expressions variées le long d'un continuum (Hendry & Stearns 2004). L'expression de ces traits comportementaux serait influencée par les valeurs combinées d'un ensemble de facteurs (p. ex., physiques, physiologiques et génétiques) que l'on nomme « susceptibilité », par rapport à une valeur seuil (Roff 1996). Ces traits à seuil (threshold traits) sont les réponses dichotomiques à la variabilité environnementale et à la variabilité attribuable à l'individu afin de maximiser le succès de l'individu selon certaines stratégies alternatives (Hazel et al. 2004, Dodson et al. 2013).

L'identification de la migration partielle chez des espèces de poissons exploitées (Tsukamoto et al. 1998, Zimmerman et al. 2012) démontre que notre vision du stock est erronée dans certains cas. C'est que le concept du stock au niveau des pêcheries est généralement très monolithique, reposant sur un seul trait de classification (entre autres génétique, moléculaire ou morphologique) et faisant la prémisse que les individus d'un stock se conforment à un mode de vie commun (Booke 1999). En 1999, le symposium sur l'identification des stocks mit en lumière l'importance de la connaissance approfondie de la structure d'un stock pour sa gestion efficace (Engel et al. 1999). Principalement parce qu'une structure complexe du stock (p. ex., migration partielle) peut conduire à des exploitations différentielles sur certaines composantes précises du stock. L'incapacité d'identification de ces composantes peut mener à la surpêche et à la détérioration de celles-ci (Begg et al. 1999). Ce qui risque d'avoir un impact imprévu sur la diversité, la résilience ou la productivité totale du stock exploité (Petitgas et al. 2010).

Dans le même ordre d'idée, Secor (1999) suggéra une subdivision des stocks en unités migratoires spécifiques; les *contingents migratoires*. Le concept de contingent migratoire est pour la première fois décrit dans la littérature des pêcheries par la publication de Clark (1968). Celui-ci décrit un contingent comme « un groupe de poissons qui exhibe un patron saisonnier de migration commun entre leurs aires d'alimentation, d'hivernage et de reproduction », ce qui est ni plus ni moins que des groupes discrets exhibant des comportements de migration partielle. L'étude des comportements des différents contingents et l'utilisation d'habitats au sein d'une population permettent d'évaluer les points d'intersection entre l'activité humaine (p. ex., pêcheries) et les stocks de poissons (Secor 1999). Cela permet de préciser les zones de « sensibilité » de la population à la pêche (Secor 1999, Zlokovitz & Secor 1999, Zlokovitz et al. 2003), aux variations environnementales (Kraus & Secor 2004a) ou à la dégradation de la qualité de l'habitat (Lindley et al. 2011). L'identification de contingents peut aussi permettre d'avoir une vision complète de l'utilisation d'habitats par les individus d'une population afin d'en déterminer les habitats essentiels à ses différents stades de vie.

Le concept de contingents migratoires semble être d'une grande importance chez le bar rayé. Bien que considéré comme anadrome, des contingents migratoires se distinguent dans certaines populations. Il en ressort une généralité; le comportement migratoire varie selon la nordicité des populations (Merriman 1941, Rulifson & Dadswell 1995, Bjorgo et al. 2000). Les stocks au sud de la Caroline du Sud n'entreprennent pas de véritables migrations. Les individus résident dans les estuaires toute l'année et démontrent seulement une oscillation périodique entre l'aval et l'amont dictée principalement par la température de l'eau et la reproduction printanière (Bjorgo et al. 2000). La population de Caroline du Nord semble plutôt avoir deux types de patrons, un contingent résident en estuaire et un contingent migratoire, effectuant des mouvements saisonniers vers l'océan (Morris et al. 2005). Les rivières situées au centre de l'aire de répartition accueillent plutôt trois contingents, un résident en eau douce, un contingent estuarien exploitant les eaux saumâtres des estuaires et un contingent migratoire marin (Secor et al. 2001, Wingate & Secor 2007).

Enfin, les populations à l'extrémité nordique de l'aire de distribution auraient une présence variable de divers contingents. Par exemple, les bars de la rivière Shubenacadie (Nouvelle-Écosse, Canada) se séparent en deux contingents, un résident en eau douce et un contingent migratoire océanique (Paramore & Rulifson 2001). Bien que peu documentée, la migration des bars rayés juvéniles semblerait être semblable à celle du baret (*Morone americana*), une espèce congénère (Kraus & Secor 2004a). La migration du baret est caractérisée par la cohabitation de juvéniles résidents et de juvéniles se dispersant rapidement vers les eaux saumâtres. Le bar rayé démontre donc une propension à la migration partielle et l'établissement de comportements migratoires divergents.

Cependant, l'observation de ces comportements s'est faite au sein de populations déjà bien établies. La sélection naturelle et les contraintes environnementales diverses ont déjà pu modifier l'expression des différents comportements migratoires dans celles-ci. La population du Saint-Laurent par contre, n'est présente que depuis une dizaine d'années, et ce, en faible nombre. La réintroduction du bar rayé dans le fleuve Saint-Laurent possède un fort potentiel d'implantation d'une population se maintenant par elle-même. L'écosystème ayant déjà abrité une population naturelle de bars rayés et étant maintenant dans un meilleur état que lors de sa disparition (absence d'exploitation, meilleure condition des eaux, meilleure santé du milieu, stabilisation des espèces de poissons-fourrages), il représente un milieu idéal pour l'espèce. Bien que le milieu soit typique à l'espèce, la faible diversité génétique, l'absence de contraintes historiques et de phénomènes dépendant de la densité placent la population dans une situation bien différente à celle de ces homologues. Ainsi, au-delà du nombre d'individus, de quelle façon se fera cette implantation? Quel sera le rythme et le patron de colonisation des habitats, la colonisation se fera-t-elle rapidement ou lentement? Certains habitats seront-ils exploités préférentiellement, laissant les habitats « alternatifs » être colonisés plus tard? Les comportements migratoires divergents font-ils partie des stratégies de colonisation, ou sont-ils le résultat des contraintes de l'écosystème? La présente étude ne documentera donc pas une population dans un état évolutivement stable, mais bien les premiers instants d'un processus de colonisation. La situation

s'apparente concrètement à la description d'une expérience à grande échelle de la colonisation du bar rayé.

Ainsi, considérant le statut particulier de la population de bar rayé de l'estuaire du Saint-Laurent et afin de combler le manque au niveau des connaissances sur l'espèce, ce projet visera l'accomplissement de trois objectifs; 1) Identifier, par la chimie de l'otolithe, la présence de contingents migratoires au sein des larves et des juvéniles de bars rayés du fleuve et de l'estuaire du Saint-Laurent et comparer ces patrons avec ceux existant dans les autres populations de l'aire de distribution, 2) déterminer les habitats essentiels des individus larvaires et juvéniles de bars rayés du Saint-Laurent et 3) identifier les zones d'origine des bars rayés capturés afin de raffiner notre connaissance de sa dynamique au sein du Saint-Laurent.

CHAPITRE II

MIGRATION OF STRIPED BASS DURING EARLY LIFE: CONTINGENTS IN THE REINTRODUCED POPULATION OF THE ST. LAWRENCE ESTUARY

2.1 INTRODUCTION

Several populations of anadromous or catadromous fish have been observed to exhibit intra-population variations of habitat utilization (Tsukamoto et al. 1998, Secor et al. 2001, Dodson et al. 2013). Recent methodological advances and theoretical considerations have revealed that migration in fishes is a very complex trait (Tzeng et al. 2002, Arai et al. 2004, Chapman et al. 2012). There is increasing evidence of divergent life-history tactics in diverse animal populations (Tzeng et al. 2002, Morais et al. 2011, Zimmerman et al. 2012) that take on multiple forms, including partial migration. Partial migration can be defined as the presence of some resident (non-migratory) individuals within a migratory population (Chapman et al. 2011b). Partial migration was first identified in avian fauna, and it has also been studied in anadromous fish (mostly salmonids; Nordeng 1983, Jonsson & Jonsson 1993) and estuarine-dependent white perch (*Morone americana*; Kerr et al. 2009). Partial migration can lead to a relatively stable structure within a population known as the migratory contingent (Secor 1999).

The contingent hypothesis was initially proposed by Clark (1968) and was based on movements of discrete striped bass groups from the Hudson River (NY, USA) population. He used the term contingent to describe “a group of fish that engage in a common pattern of seasonal migration between feeding areas, wintering areas, and spawning areas.” Contingents have been described across different taxa including Japanese eel (*Anguilla japonica*; Tsukamoto et al. 1998), green sturgeon (*Acipenser medirostris*; Lindley et al. 2011), and black bream (*Acanthopagrus butcheri*; Elsdon & Gillanders 2006). Contingents were proposed to be important subunits of the stock definition (Secor 1999); their existence requires spatial considerations for particular parts of a managed population that can experience divergent ecological realities. Knowledge of the diverse movements of fish populations allows the identification of locations where fish presence and human impacts converge and how to accurately manage pressures imposed on these subunits. In a common model of anadromous migratory contingents, young-of-the-year begin their life in freshwater and migrate (or not) to more saline waters downstream. The decision to migrate

is often related to physiological barriers to migration (i.e., threshold traits; Roff 1996, Thériault & Dodson 2003).

Over the past 20 years, otolith chemistry has become one of the most useful techniques to describe fish migrations (Secor et al. 1995, Campana 1999). Using the discriminatory power available with otolith chemistry (the Sr/Ca relationship with salinity), Secor et al. (2001) revisited the contingent hypothesis and confirmed the presence of many contingents within the Hudson River striped bass population. For several elements, variations in the otolith's carbonated matrix appear to be correlated with some environmental variations experienced by fish (Kraus & Secor 2004b, Walther & Thorrold 2006) such as the water's ambient physicochemical characteristics (e.g., salinity, turbidity; Secor & Rooker 2000, Zimmerman 2005) and the fish's physiological condition (e.g., metamorphosis, stress; Kalish 1992, Otake et al. 1994, Arai et al. 1997). Even if some conclusions based on the variations of some elements remain controversial or uncertain (Miller 2011), otolith chemistry has been successfully used to describe the migration patterns of many fish populations (Secor & Piccoli 1996, Kerr et al. 2009, Volk et al. 2010). The strontium to calcium ratio has been widely used to investigate migrations since it is known to be related to the ambient salinity experienced by fish (Secor et al. 1995); this technique is particularly useful for freshwater and diadromous fish (Brown & Severin 2009). In addition, other elements may be associated with migratory movements (e.g., Ba, Mn, Mg; Elsdon & Gillanders 2005, Mercier et al. 2012). The concentrations of these other elements are more frequently used in stock identification, as natural tags for different production zones since their natural variability provide specific elemental "fingerprints" (Campana et al. 1995). Using discriminant function analysis on elemental fingerprints allows linking fish from a mixed sample (or fishery) to their population of origin (Rooker et al. 2001). Despite its potential utility, multivariate analysis of elemental fingerprints has not often been used to study migration; few studies use elements other than Sr and Ba concentrations in otoliths (e.g., Tzeng et al. 2002, Arai et al. 2004, Secor & Piccoli 2007).

Recent publications have highlighted the importance of using quantitative methods for the interpretation of element in otolith transects (Gemperline et al. 2002, Phillis et al. 2011), which is a continuous profile analysis along the otolith growth axis, as an alternative to classical methods (e.g., threshold values; Jessop et al. 2002). Hedger et al. (2008) suggested different methods for the objective analysis of elemental otolith transects; one of these is split-moving window analysis (SMW) which was developed to identify discontinuities in univariate or multivariate ecological series (Webster 1973). SMW is based on the calculation of a dissimilarity index (e.g., Mahalanobis generalized distance) between two halves of a “moving window” of a predetermined width along all the stations of the transect (or every point of analysis along an ecological series). The greatest dissimilarities are representative of discontinuities in the ecological series. Hedger et al. (2008) used SMW to objectively interpret Sr variation within otoliths: however, the procedure can also be performed with multivariate data (e.g., multiple elements from otoliths) using a variation of the principal component analysis (Webster 1973).

The northernmost striped bass population—the St. Lawrence Estuary (Québec, Canada) stock—experienced heavy fishing pressure, habitat degradation, and pollution that drove this stock to collapse in the 1960s (Robitaille et al. 2011b). The stock never recovered, and striped bass were extirpated from the St. Lawrence by the end of the 1960s. Following improvements in water quality in the early 1990s (St. Lawrence Centre 1996) and stabilization of forage fish populations, a reintroduction plan for the St. Lawrence Estuary striped bass was put in place (Robitaille et al. 2011b). The source fish were progeny of a breeding stock raised in a fish farm (Baldwin Mills fish hatchery, Sherbrooke, Québec, Canada), with juveniles and adults originating from the Miramichi River (New Brunswick, Canada). Since 2002, 14,000 juveniles and 27 million larvae have been stocked in the St. Lawrence Estuary. Natural reproduction for this population was confirmed in 2008 (Pelletier et al. 2011) and larvae from natural spawning events in the St. Lawrence Estuary have been collected since 2010 (Lecomte et al. unpubl).

The reintroduction plan also includes research objectives. These include descriptions of the life history and habitat utilization of early stages (0 to 2 years old) as well as understanding habitat utilization including a description of migration behavior. The wide distribution of juvenile striped bass observed in the St. Lawrence Estuary led to the hypothesis that at least two migratory contingents exist within this stock.

The general objective of this study is to describe the migration patterns of early life stages of St. Lawrence striped bass in the context of stock reconstruction and their habitat utilization of the estuarine system. More specifically, this study tries to (1) identify the presence of migratory contingents among early life stages of the St. Lawrence Estuary striped bass using multivariate otolith chemistry and SMW analysis, (2) determine the essential habitats of early life stage of this population, and (3) identify the regions from which the striped bass originate to refine our knowledge on the population's reproductive dynamics.

2.2 MATERIALS AND METHODS

2.2.1 Study Site

The St. Lawrence River drains a catchment area of 1.6×10^6 km² and connects the Great Lakes to the Gulf of St. Lawrence (St. Lawrence Centre 1996). The St. Lawrence Estuary (SLE) is an important part of this system and can be subdivided into three distinct sections (Fig. 1).

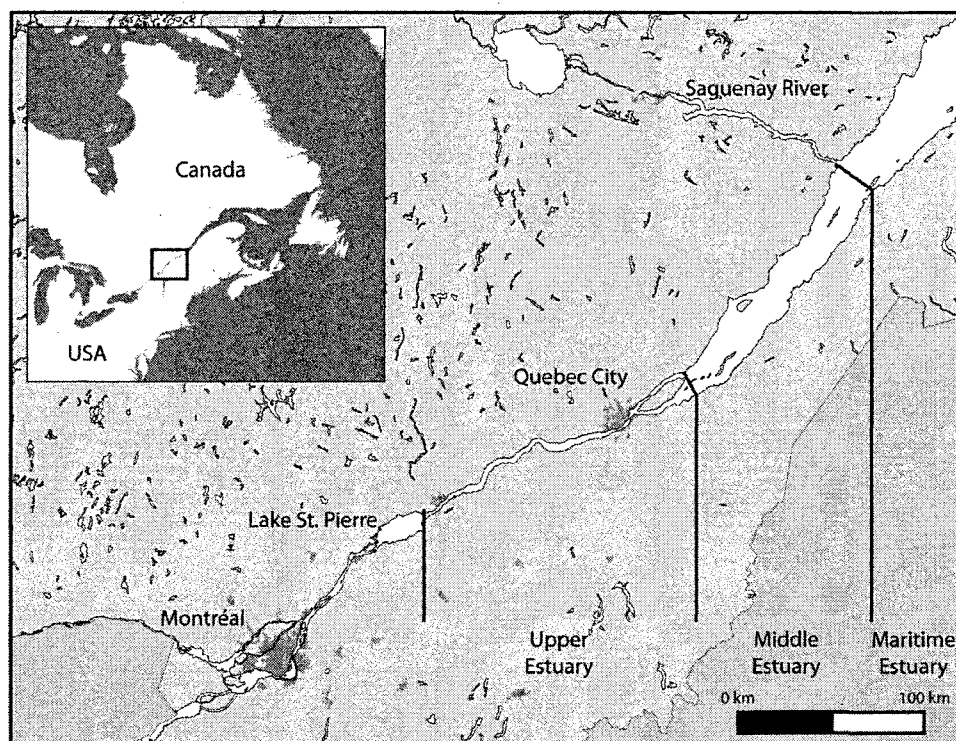


Figure 1. The St. Lawrence River system, vertical lines show the approximate limits of the three estuarine sections.

The first portion, the upper estuary, is a 160 km stretch of tidally influenced freshwater extending from Pointe du Lac (outlet of a large fluvial lake, Lake St. Pierre) to Île d'Orléans. The second portion, the middle estuary, is a 150 km long section between Île d'Orléans and the Saguenay River mouth, where salinity changes from 0.5 to 25. Finally, the maritime estuary connects to the Gulf of St. Lawrence some 230 km further downstream (Vincent & Dodson 1999). The St. Lawrence has economic and social importance, but this ecosystem has been highly impacted over the last decades (St. Lawrence Centre 1996). A total of 185 fish species are known to occur in the St. Lawrence (105 in freshwater and 80 in the marine portion of the estuary; St. Lawrence Centre 1996). As it drains a large catchment area, waters of the St. Lawrence Estuary carry high concentrations of suspended particulate matter. The high turbidity zone (estuarine turbidity maximum; ETM) lies in the upstream portion of middle estuary and has its upper limit 15 km upstream of the area where a salinity increase is first detected in surface water and

extends downstream to where surface salinity is 12 (Bewers & Yeats 1978). The length of the ETM varies from 70 to 120 km (d'Anglejan & Smith 1973) depending on freshwater river discharge (Silverberg & Sundby 1979). The ETM is a highly productive area used as a nursery area by several species (Dodson et al. 1989, Dauvin & Dodson 1990, Sirois & Dodson 2000). This zone is maintained by non-tidal circulation and advection processes, which keep suspended particulate matter in a relatively stable area (d'Anglejan & Smith 1973, Silverberg & Sundby 1979).

The chemical composition of the St. Lawrence waters are mainly controlled by the mixing of fresh- and saltwater (Subramanian & D'Anglejan 1976). Some dissolved elements (As, Mn) act highly conservatively with salinity while others (Fe, Cr, Zn, Cd) experience abrupt variations in concentration (Cossa & Poulet 1978, Bewers & Yeats 1979, Campbell & Yeats 1984, Tremblay & Gobeil 1990). In most cases, the salinity front is an interface where numerous chemical reactions (e.g., precipitation, flocculation) occur marked by strong variations in dissolved metal concentrations (Cossa & Poulet 1978). In the more upstream portion of the river, anthropogenic inputs and sewage influence trace metal concentrations and hence water composition (Gobeil et al. 2004). With its waters becoming progressively marine along the longitudinal axis, the St. Lawrence Estuary has a steep elemental gradient, ideal for studying migration using otolith chemistry.

2.2.2 Sampling

Samples were obtained through the monitoring network operated by the *Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec* that is in place since the beginning of the stocking program. Samples are mainly commercial fishing by-catch (eel fishing weir) and from an experimental beach seine survey. In 2011, 54 1+ juvenile striped bass were captured between June and November at nine sites, two upstream of the salt front and seven downstream (Fig. 2). Between September 4th and 17th 2012, 64 0+ juveniles were captured at 18 different sites, seven upstream of the salt front and 11 downstream. In 2012, sampling resolution was higher because of the utilization of beach seine survey in addition to fishing

weir. Each fish was measured (total length) and aged (by scale analysis). In 2011, 1+ fish were frozen immediately after capture; in 2012, 0+ fish were fixed in 95% ethyl alcohol that was replaced after 24h. Preservation methods were different between years due to technical limits, commercial fishermen favored freezing of samples. Since migratory behavior can be linked to the capture site (it is unlikely that a freshwater resident would be captured in saltwater), striped bass were randomly selected among all sampled stations. This was done to avoid over- or under-representation of particular stations in the sample.

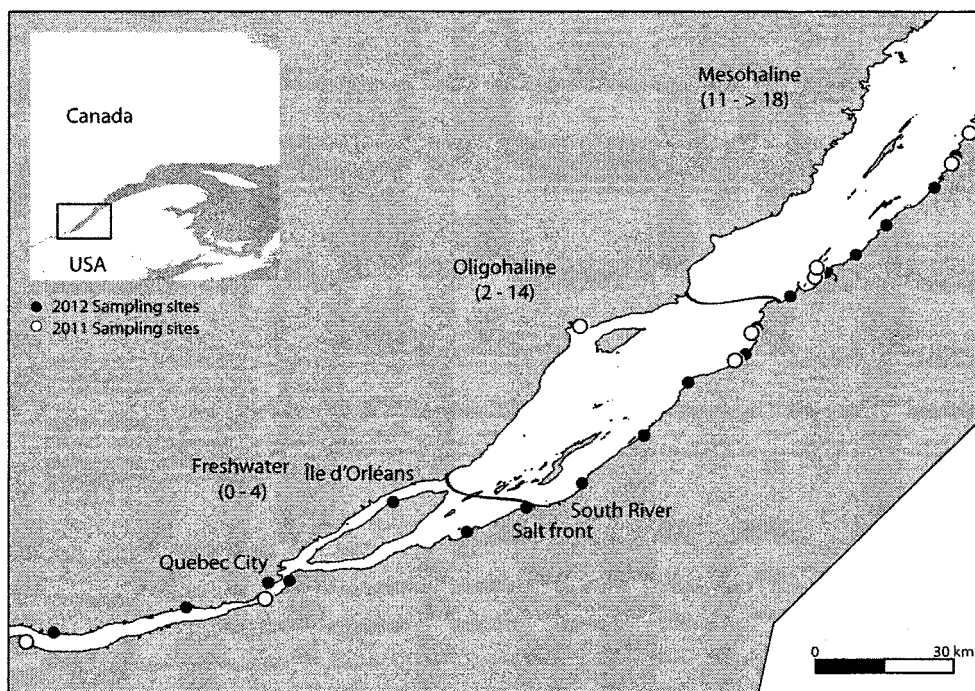


Figure 2. Sampling sites along the St. Lawrence Estuary. White open circles are 2011 samples and black solid circles are 2012 samples. The black lines show the approximate limits of the defined habitats, corresponding to a modified Venice classification.

2.2.3 Otolith preparation

Sagittal otoliths were extracted and organic material removed with plastic forceps before being rinsed three times in ultrapure water. Otoliths were allowed to dry under a laminar flow fume hood for 24 h prior to be stored in dry, acid-washed polyethylene vials. Otoliths were handled only with clean plastic forceps that had been soaked in 10% nitric acid (prepared with ultrapure water) for 24 hours and rinsed three times in ultrapure water before drying under a class 100 laminar flow fume hood for 24 h.

For sectioning, the right sagitta was embedded in two-part epoxy resin (Miapoxy 100, Miapoxy, OH, USA). Sections 1 mm thick were made along the transversal plane of the sagitta with a slow-speed diamond bladed saw (Isomet saw; Buehler, IL, USA). After sectioning, the otolith's core was exposed with polishing paper (Wetordry™ 2000 grains; 3M) and lapping films (lapping film 1 and 5 µm; 3M). Sagittal sections were mounted on a petrographic glass slide with thermoplastic glue (CrystalBound 509; Aremco products). Otoliths were sonicated in ultrapure water for 5 min, dried under a laminar flow fume hood for 24 h, and then stored in slide box before laser ablation.

2.2.4 Otolith laser ablation

Otolith trace element concentrations were determined using laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry (LA-ICP-MS) with Agilent 7700x ICP-MS coupled to a Resonetics Resolution M-50 Excimer (193nm) ArF laser. Laser ablation was done along a continuous line from one edge of the otolith to the other, passing through the core and always in the same orientation. Preliminary measurements showed that striped bass otolith increments had a mean width of approximately 5 µm (data not shown). Beam diameter was set to 19 µm and laser speed was 5 µm/sec with a frequency of 15 hz and energy of 4 mJ. The resolution was less than 5 days per second of ablation. This method allows the detection of 22 elements/isotopes (^7Li , ^{23}Na , ^{24}Mg , ^{25}Mg , ^{29}Si , ^{31}P , ^{39}K , ^{43}Ca , ^{44}Ca , ^{55}Mn , ^{57}Fe , ^{61}Ni , ^{63}Cu , ^{69}Ga , ^{71}Ga , ^{86}Sr , ^{87}Sr , ^{88}Sr , ^{136}Ba , ^{137}Ba , ^{138}Ba , ^{139}La). For

reference and correction for potential drift with time, three standard materials (NIST-610, GP4-A and MACS-3) were assessed for 60 s after every five otoliths (about every 1.5 h). Every sample analysis was preceded by a 30 s blank measurement and followed by a 10 s blank. Calcium (^{44}Ca) was used for internal calibration and was assumed to be 40% of the otolith mass. Element concentrations were calculated from conversion of isotope counts and expressed in ppm after a correction for gas blank, instrument drift, and calibration with the internal standard (Ca). The internal standard integration and instrument drift correction were done for each otolith.

2.2.5 Data analysis

To assess the validity of the estimated concentration of all elements, the limits of detection (LOD) and limits of quantification (LOQ) of the method were calculated. These limits set the thresholds to determine if observed values were sufficiently above the instrument noise (LOD) and, if detected, whether values could be confidently interpreted as a concentration within the ablated material (LOQ). LOD was calculated as three times the standard deviation (SD_{blank}) of the gas blank divided by the sensitivity of the instrument signal. Similarly, LOQ was defined as 10 times $\text{SD}_{\text{blank}} * \text{sensitivity}^{-1}$. By definition (Long & Winefordner 1983), concentration values below LOD cannot be considered “detected” and were replaced by zeros. Because subsequent data analyses rely on variations of element concentrations, elements with values below LOQ were not considered. Of the 22 elements quantified by ICP-MS, three did not meet the minimal threshold defined by the established LOD (^{63}Cu , ^{71}Ga and ^{139}La). Four elements (^{24}Mg , ^{55}Mn , ^{88}Sr , and ^{138}Ba) were selected for subsequent analysis (see Table 1) based on discernible variations along otolith transects. The isotopic masses used for each element are those of the most abundant natural isotope and were assumed to be representative of the total concentration of that element in the otolith. In the text, these will be presented with no mass number (e.g., $\text{Mn} = ^{55}\text{Mn}$).

Table 1. Mean (with SD) limits of detection (LOD) and limits of quantification (LOQ) of selected elements

Elements	LOD	LOQ
²⁴ Mg	0.18 ± 0.45	0.61 ± 1.51
⁵⁵ Mn	8.52 ± 0.69	28.98 ± 4.02
⁸⁸ Sr	0.05 ± 0.12	0.17 ± 0.38
¹³⁸ Ba	0.03 ± 0.02	0.10 ± 0.05

Outliers were defined as groups of values having fewer than four analysis points (the LA-ICP-MS integration time) that greatly exceeded (by more than three times) the mean of other neighboring values. These outliers were replaced by the mean of the two adjacent values of the dataset. If there were more than four adjacent high values, it was impossible to distinguish between instrument noise outliers and the true chemical composition signal; these values were conserved as is. For SMW multivariate analysis, otolith transect trace element concentrations were replaced by their standardized principal component (PCA) to produce synthetic, uncorrelated variables.

Variables not satisfying normality assumptions were natural log transformed, as recommended by Quinn & Keough (2002). Natural log transformation has been described as the best suited for multivariate fingerprint analysis (Campana 2005). Because PCA is sensitive to missing values (Quinn & Keough 2002), the dataset was visually checked for these. PCA uses covariances or correlations as variable association metrics, so it is more effective at variable reduction when linear relationships exist between variables (Quinn & Keough 2002). Linear relationships between variables were assessed by scatter plot matrix, and data were natural log transformed if needed.

PCA was done with a correlation matrix, which is best suited for a dataset like otolith chemical composition. The number of principal components used for the split moving-window analysis (SMW) was determined by the “eigenvalues equal one” rule (Quinn & Keough 2002). The eigenvalues equal one rule can be achieved with the visual interpretation of a Scree plot.

SMW analysis was conducted on the selected principal component of the entire otolith's transect signal (from the core to the edge of the longer otolith radius). The window width determined by an autocorrelation function on the principal components of each otolith analyzed, was found to be 2/3 of the maximum lag before the autocorrelation reached zero; this was determined for each fish (Webster 1973). The generalized Mahalanobis distance was calculated between the two halves of the split window. Significant habitat transition boundaries were identified as the window's position when the distance was greater than the mean generalized distance plus SD. When several adjacent window positions met this criterion, only the position with the highest calculated distance was considered as the boundary. Data exploration and PCA were done using the *R* packages *base*, *stats*, and their dependents (R Core Team, 2012) and SMW with the *smw.R* procedure (Rossiter 2009).

Since each boundary represents a change between two constant multivariate fingerprints representing different chemical habitats, all the analysis points between two boundaries was considered being part of the same habitat. The habitat fingerprint was then represented by the mean of the four selected element concentrations between two boundaries. For the first growth season, relative age positions of the boundaries were calculated as $P_{1st\ season} = \text{length}_B * \text{length}_A^{-1}$, where length_B is the distance (μm) between the otolith core and chemical habitat boundary position on the laser ablation transect and length_A is the distance (μm) between the otolith core and the margin (for 0+ fish) or the otolith annuli (for 1+ fish) on the laser ablation transect. For the second growth season, relative age position was calculated as $P_{2nd\ season} = 1 + (\text{length}_{AB} * \text{length}_{AA}^{-1})$, where length_{AB} is the distance between annuli and the boundary position and length_{AA} is between annuli and the otolith margin.

SMW-delimited elemental fingerprints were classified by discriminant function analysis (DFA) using otolith margin fingerprints as a training dataset. Element signatures within sampling sites were determined using the otolith margin fingerprint. Mean element values of the last 20 analysis points (corresponding to $\sim 30\ \mu\text{m}$ with the parameters used for

the laser) of the life-line transect were assumed to be representative of element concentrations in the area where the fish was captured. Capture site fingerprint identities were assigned to one of the three St. Lawrence Estuary habitats, which were defined according to water salinity and grouped following the modified Venice classification (Bulger et al. 1993). From upstream to downstream, habitats were designated as freshwater (F; salinity 0 to 4), oligohaline sites (O; salinity 2 to 14), and mesohaline sites (M; salinity 11 to >18). The modified Venice classification is a biologically based (i.e., based on species distribution) separation encompassing natural variability of estuarine waters. Prior to DFA, homogeneity of the within-group variance-covariance matrices were tested by plotting the scores of the first two discriminant functions and checking for homogeneity in the spread of each group, as suggested by Tabachnick and Fidell (1996). Migration behavior has been described as successive habitat identified along the otolith transect and grouped by general behavior (see below).

Otolith core fingerprints were used to identify natal origin. The means of the four selected elements for the transect's first 20 analysis points were considered as the core fingerprint, representing striped bass spawning sites. Core fingerprints were classified with DFA using 2011 and 2012 fingerprint classifications separately as training datasets; core fingerprint identities were plotted with PCA for each year. However, to confirm that differences were due to spawning location and not from a potential maternal effect (Kalish 1990), we also classified an area more distant from the otolith's core (post-yolk-sac). We assumed that all striped bass larvae had completely absorbed their yolk-sac at a maximum total length of 7.5 mm (Wallus & Simon 2006); this is a conservative value compared to the mean observed minimum of 6.0 mm. According to two classical studies on otolith-length relationships (Secor & Dean 1989, Dickey et al. 1997), a 7.5 mm striped bass larva has an otolith radius of between 40 to 60 μm , depending on the growth ratio (between 15 and 30 μm for 6 mm larvae). We conducted DFA classification and PCA ordination of the 20 analysis points between 40 to 60 μm of the laser transect (post yolk-sac), which assures a signature representative of the first inhabited zone, with no maternal contribution. All the DFA and PCA ordinations were done with *PRIMER 6* (PRIMER-E Ltd.).

2.3 RESULTS

Habitat boundaries based on the concentrations of four elements (Mg, Mn, Sr, Ba) were delimited by SMW. According to Scree plot interpretation, the first two PC were used for the analysis and account for an average of $75.1 \pm 8.09\%$ of the variance. The window size was set between 49 and 400 units (mean: 220 ± 82 units) depending on the autocorrelation analysis, and the SWM successfully detected an average of five boundaries by otolith (min 1, max 12). The means of the four elements between two boundaries were assumed to be the representative signature of the habitat and represented the “habitat fingerprint.” A total of 753 habitat fingerprints were identified.

Element concentrations were significantly different between habitats (ANOVA 2011: $F_{2,354} > 13.82$, $p < 0.001$; 2012: $F_{2,393} > 22.17$, $p < 0.001$ except for 2012 Mn: $F_{2,393} = 2.65$, $p = 0.071$; Fig. 3).

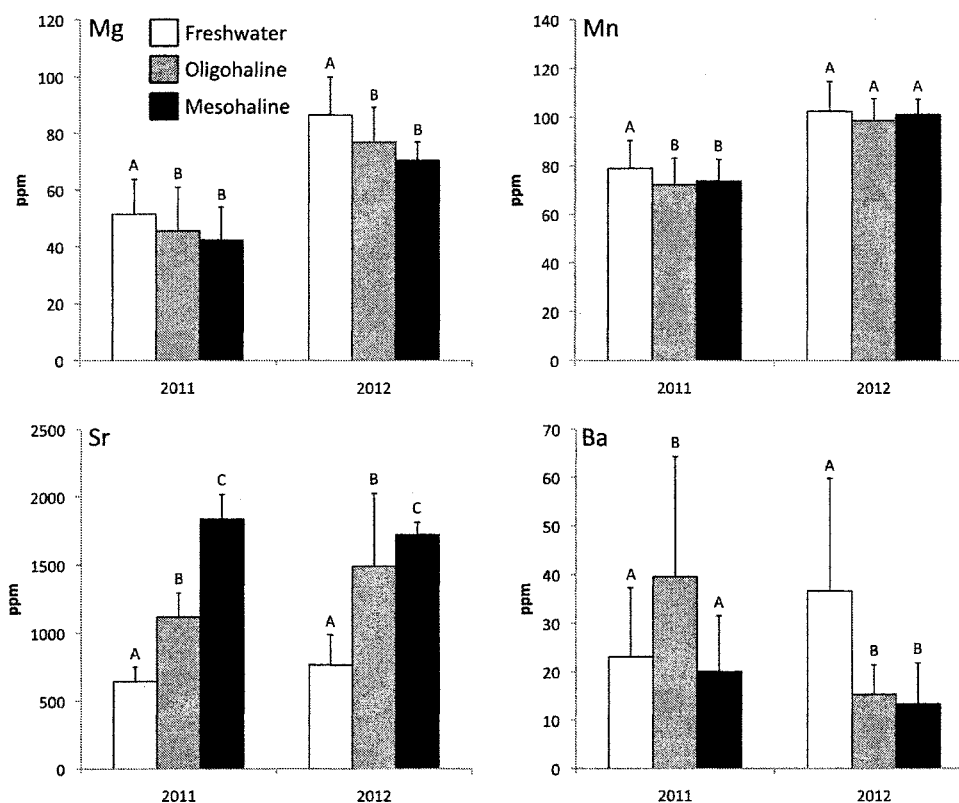


Figure 3. Mean element concentrations (ppm) in 2011 and 2012 for three identified habitats. Different letters indicate a significant difference (Tukey's HSD) between habitats for a same year.

For habitats identified in 2011, all elements were significantly different between at least two habitats and Sr was significantly different between all habitats. In 2012, all elements except Mn were significantly different between at least two habitats, and Sr remained significantly different between all three habitats.

Fingerprints delimited by SMW were classified to a chemical habitat (freshwater, oligohaline or mesohaline) by DFA predictions with margin fingerprints as the training data set. Since the variance-covariance of the 2012 dataset was not homogeneous, it was necessary to use quadratic discriminant function analysis (QDFA); the 2011 variance-covariance was homogeneous, allowing the use of linear discriminant function analysis

(LDFA). Classification success with LDFA was 93.8% for 1+ striped bass and was 95.3% with QDFA for (2012) 0+ striped bass habitat's fingerprint (Fig. 4).

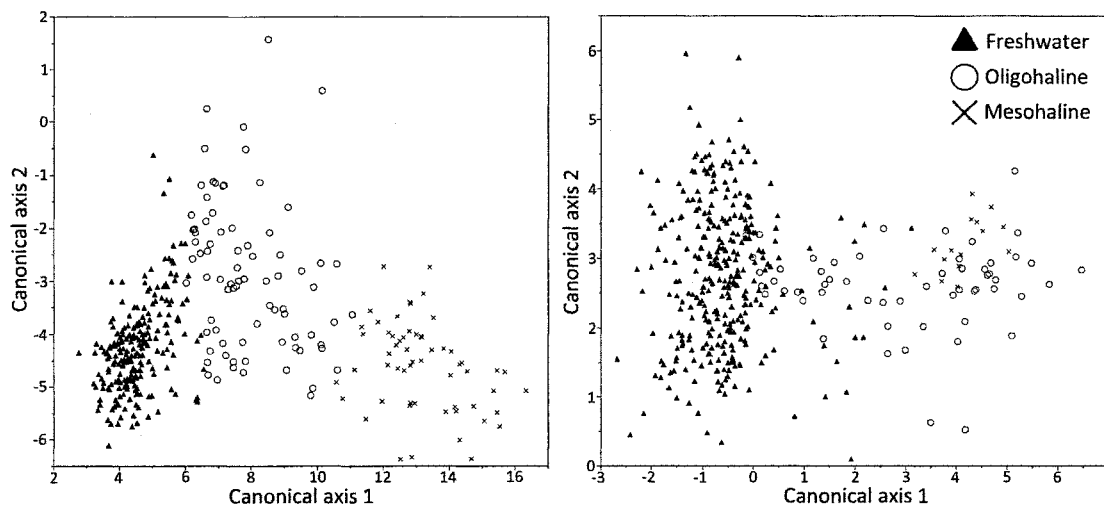


Figure 4. Ordination of the discriminant function analysis for 2011 (left panel) and 2012 (right panel) habitat fingerprints.

Migration behavior for each striped bass was described as the successive utilization of every identified habitat. In order to simplify subsequent analysis, similar habitat utilization patterns were grouped into three common shared migration patterns: migratory contingents (Fig. 5).

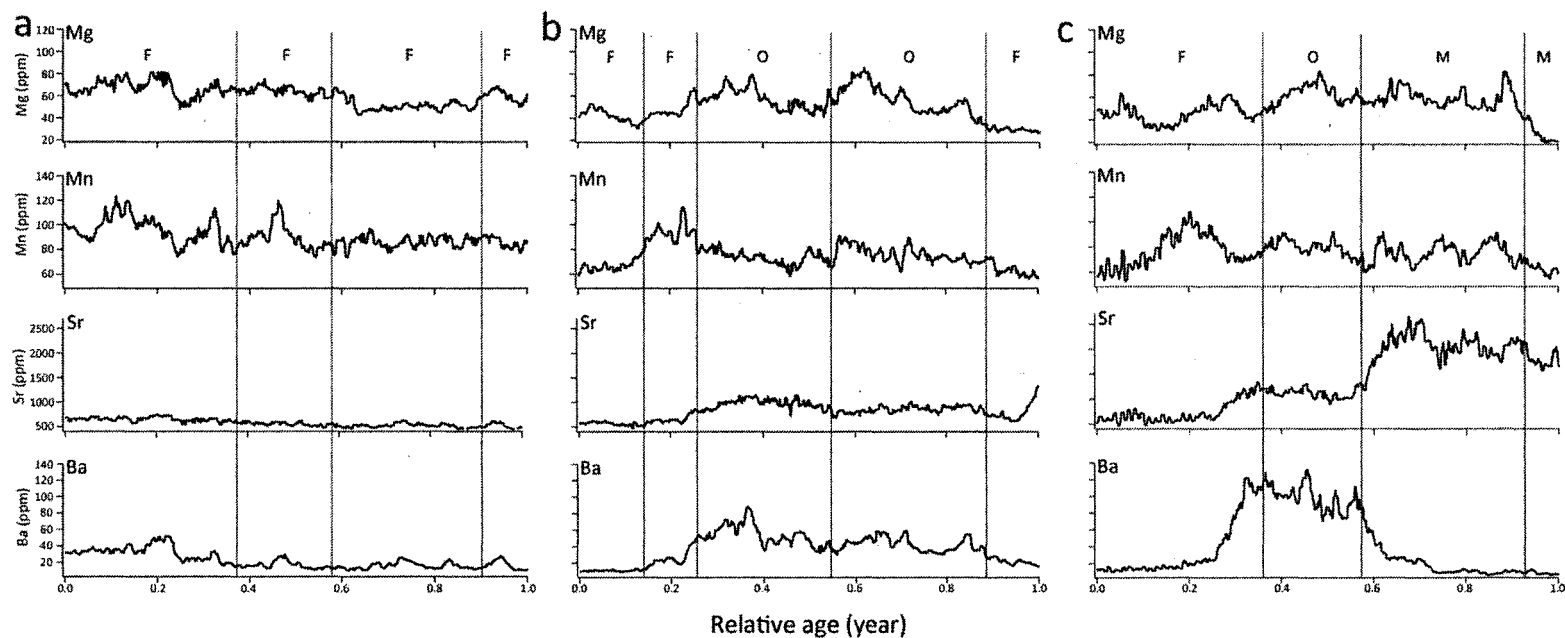


Figure 5. Trace element (Mg, Mn, Sr, and Ba) concentrations (in ppm) during the first growth season (0+) as determined from otolith transects (relative age position) from the otolith's core to edge. Patterns are typical (a) of a freshwater resident, (b) of an oligohaline migrant, and (c) of a mesohaline migrant. Horizontal lines show boundaries determined by SMW and capital letters identify DFA classification of inhabited habitats: F= freshwater, O = oligohaline, and M = mesohaline.

The first contingent includes all juvenile striped bass who spent their entire life before capture in freshwater; they were thus called “freshwater resident.” “Oligohaline migrant,” the second contingent, regrouped individuals that moved between freshwater and the oligohaline zone at least one time. Finally, the “mesohaline migrant” group included striped bass that made at least one movement into the mesohaline zone. Most of the individuals in the analysis (90.6%) had a freshwater fingerprint identified as the first habitat occupied, 7.6% had first used the oligohaline habitat, and 1.6% had the mesohaline habitat as their first identified fingerprint. To observe the evolution of contingent behavior before and after the first winter for the 1+ striped bass sampled in 2011 (i.e., individuals having spent two summers in the St. Lawrence), the contingent to which they belonged for their first year of life was also identified (Fig. 6); it was found that contingent frequency during the first and second years did not vary much. During their first year, 28% were freshwater residents, 48% were oligohaline migrants, and 24 % were mesohaline migrants. The frequency remained fairly similar in 2011 (22% freshwater residents, 40% oligohaline migrants, 37% mesohaline migrants). For the 2012 cohort, sampled during their first year, freshwater residents dominated the samples with 45.3%, followed by oligohaline migrants (34.3%) and mesohaline migrants (20.3%).

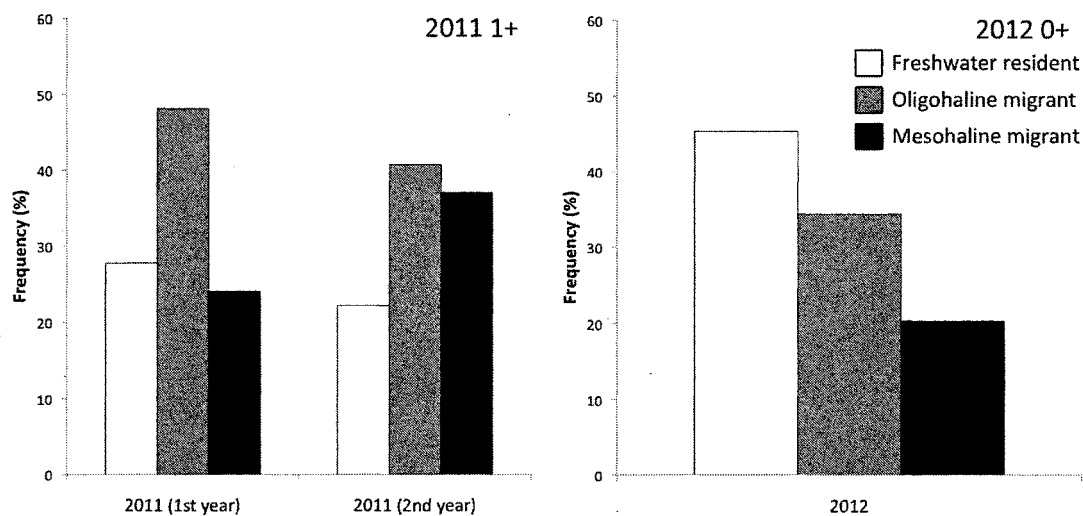


Figure 6. Contingent frequencies for 1+ fish sampled in 2011 first and second year (left panel) and for 0+ fish sampled in 2012 (right panel).

Since the laser ablations of otolith transect were of known length and habitat boundaries were dispersed along those transects, it was possible to assess the transect length of the habitat used for every otolith. Assuming that otolith growth is correlated to fish growth and age (Secor & Dean 1989), transect length for each habitat gave a relative frequency of habitat utilization (Fig. 7).

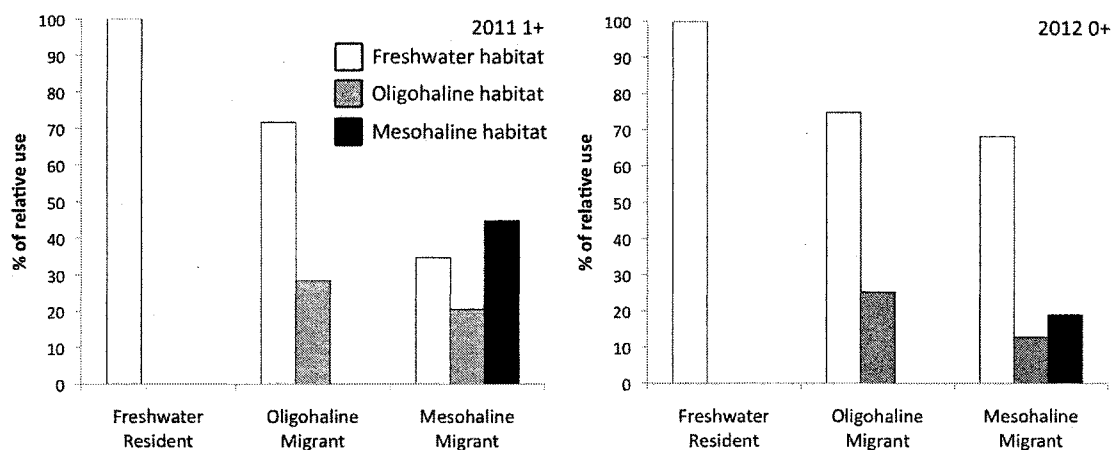


Figure 7. Relative habitat utilization by contingent of 1+ striped bass captured in 2011 (left panel) and 0+ striped bass captured in 2012 (right panel).

As previously defined, freshwater residents for both years utilized the freshwater habitat 100% of the time. Oligohaline migrants sampled in 2011 and 2012 had similar habitat utilization of freshwater (ca 75%) and oligohaline (ca 25%) habitats. However, relative habitat utilization by mesohaline migrants was variable: in 2011, striped bass use of freshwater, oligohaline and mesohaline habitats was 35%, 20%, and 45%, respectively compared to 68%, 13%, and 19% for fish sampled in 2012. Habitat use for 2011 mesohaline migrants during their first growth season was 40% (freshwater), 27% (oligohaline) and 33% (mesohaline).

The origins of striped bass identified with otolith core fingerprints were classified as freshwater or oligohaline; freshwater origin was more frequent than oligohaline, and there were none having a mesohaline classification (Fig. 8).

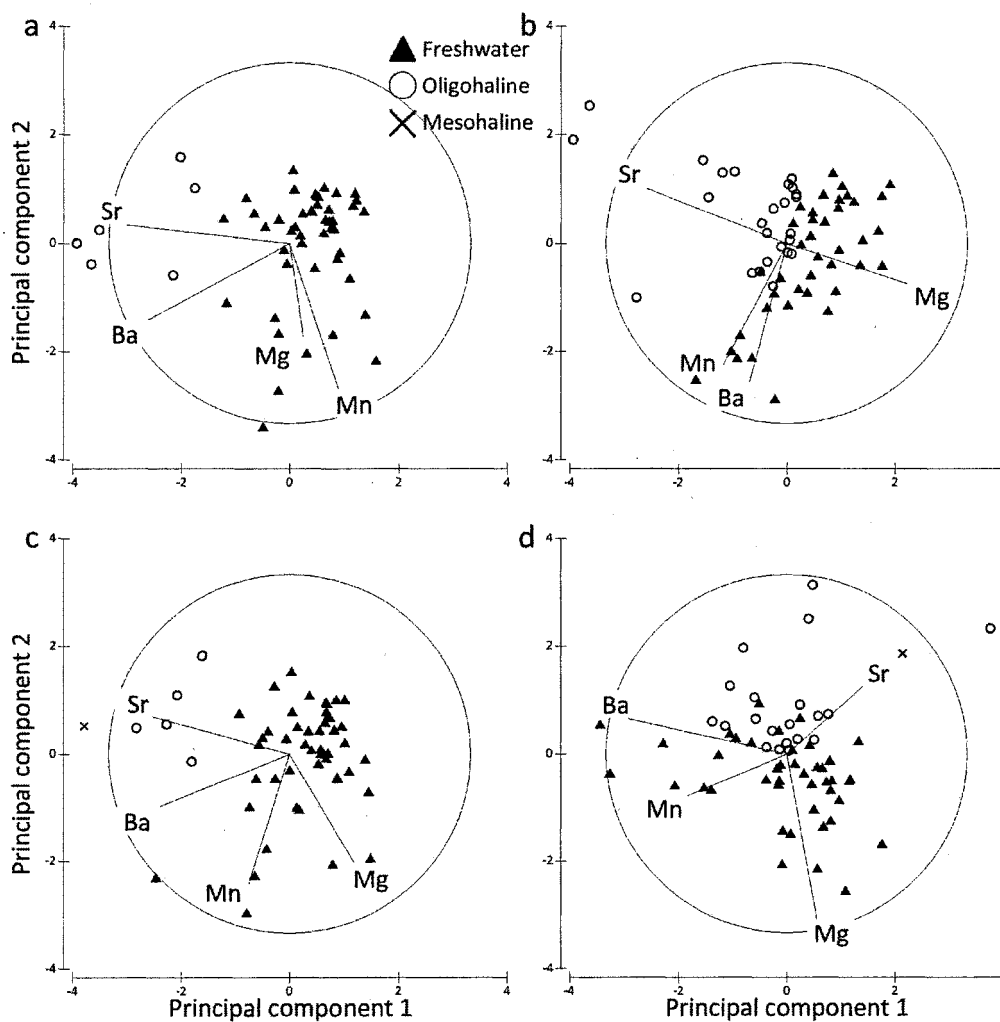


Figure 8. Otolith fingerprints in striped bass at hatching (core) in 2011 (a) and in 2012 (b), and after yolk resorption in 2011 (c) and 2012 (d). Different symbols represent group reclassification by DFA.

All three habitats were represented in the fingerprints from post-yolk-sac analysis in 2011 and 2012. As was the case with the core fingerprints, the freshwater habitat dominated (89% in 2011 and 66% in 2012). A smaller proportion of individuals originated in the oligohaline (9% in 2011 and 33% in 2012) or mesohaline (2% in 2011 and 2012) habitat

(Fig. 8). The similar ordination between the core and post-yolk-sac areas indicates that fingerprints successfully represented the signature of the water mass rather than a potential maternal effect in striped bass larvae. Table 2 shows the origin of individuals classified by post-yolk-sac otolith fingerprints and separated by migratory contingent membership for both samples.

Table 2. Origin (in percentage) of freshwater resident (FR), oligohaline migrant (OM), and mesohaline migrant (MM) for both samples

Origin	2011 1+ sample (n=54)			2012 0+ sample (n=64)		
	FR	OM	MM	FR	OM	MM
Freshwater habitat	100%	93%	69%	66%	73%	54%
Oligohaline habitat	0%	7%	23%	34%	27%	38%
Mesohaline habitat	0%	0%	8%	0%	0%	8%

The major spawning zone for all contingents within the St. Lawrence Estuary is the freshwater habitat. However, oligohaline habitats are spawning areas for a significant percentage of individuals within all contingents.

2.4 DISCUSSION

2.4.1 Presence of migratory contingents

Three contingents showing recurrence over two years were identified among St. Lawrence Estuary striped bass juveniles using quantitative method of habitat shift detection and discriminant function analysis. Recurrent migratory contingents within a population have also been observed in many other striped bass populations along the East Coast of North America (Zlokovitz et al. 2003, Secor & Piccoli 2007, Wingate et al. 2011). The three contingents observed (freshwater resident, oligohaline migrant, and mesohaline migrant) are similar to the migratory behaviors already described for these long-established populations. These generally experience the coexistence of a freshwater resident, an estuarine and a coastal water contingent. The recurrence of the contingents in two

consecutive cohorts shows the consistency of this partial migration within the St. Lawrence Estuary striped bass population. St. Lawrence striped bass can be described as an estuarine opportunist (Ray 2005) that exhibits partial migratory behavior (or non-obligate anadromy; Chapman et al. 2011a, Chapman et al. 2012).

The confirmation of migratory activity in juvenile bass as young as 0+ is important as this species does not typically exhibit migratory behavior before 2-4 years of age when multiple contingents (migratory and resident) coexist (Rulifson & Dadswell 1995, Secor & Piccoli 1996). The results show that as early as the middle of their first growth season, 0+ individuals from a relatively homogenous origin are already exhibiting divergent habitat utilization resulting from migration. Another observation of precocious migratory behavior has also been made in the southern Gulf of St. Lawrence (the source population), where young-of-the-year exhibit downstream migration from late June to September (Robichaud-LeBlanc et al. 1998, Robinson et al. 2004).

In both sampled cohorts, high percentage of time spend in freshwater habitat supported the notion that the downstream movements described within contingents are made later in growth season. In fact, downstream movements occurred near the middle of the first growth season, when striped bass were > 40 mm in total length (data not shown). At this length, striped bass have acquired swimming capability (Mansueti 1958) and their movement are more likely attributed to a deliberate migratory activity rather than passive current drift. Moreover, differences in contingent frequencies between both analyzed samples are probably linked to migration timing. As 0+ fish in 2012 were sampled in September, some individuals may not have had the opportunity to migrate prior to their capture. This may explain the difference in the estimated frequencies of the freshwater resident contingent between 2012 and first year of 2011. However, since somatic and otolith growth are known to be lower in winter, our results have to be taken with caution concerning the overwintering of the St. Lawrence Estuary juvenile striped bass. Even if results show that oligo- and mesohaline migrants overwinter in downstream estuary, possibility of winter freshwater returns can't be discarded.

This study provides a description of the migratory behavior of a reintroduced population in the process of colonization. The coexistence of several migratory contingents within a single genetically homogenous population has been reported for several species (Secor et al. 2001, Tzeng et al. 2002). However, considering that reintroduced striped bass in the St. Lawrence are the offspring of a small population from the Miramichi River, it can be assumed that they have a relatively low genetic diversity. The source population has a more homogenous migratory behavior within the Miramichi estuary, with no reported coexisting divergent migratory contingents. In the Miramichi, young-of-the-year fish undertake a downstream migration toward coastal saline water or others nearby estuaries between June to September (Robichaud-LeBlanc et al. 1998, Robinson et al. 2004) and virtually no juveniles remain residents in strictly freshwater for all their first growth season. Moreover, adults are known to make a direct migration to upstream spawning grounds and stay there for 1–2 weeks before returning downstream, with no freshwater residency (Douglas et al. 2009). Despite the absence of divergent contingents within the source population, the newly reintroduced St. Lawrence striped bass almost instantaneously exhibited a wide spectrum of migratory behavior similar to the large populations of the central East Coast of North America. Within 10 years of the initial stocking, striped bass appear to have colonized most available habitats, ranging from the freshwater portion of the St. Lawrence system to the more saline (>18) middle estuary. It seems that this colonization was achieved through divergent life-cycle pathways. The reintroduced population exploits an area more than two times greater than that presumed to have been occupied by the extirpated (historical) St. Lawrence Estuary population (Pelletier 2009). These results confirm the highly adaptable nature of striped bass behavior; these characteristics are also exemplified by the diversity of life-history strategies exhibited all along the East Coast of North America (Merriman 1941, Rulifson & Dadswell 1995, Bjorgo et al. 2000).

Although the primary factor determining migratory contingent membership is unknown, it appears to be related to plastic migratory behavior rather than a genetically determined strategy, assuming that the St. Lawrence estuary population is actually

exhibiting low genetic diversity. It also appears that contingent membership is decided after a relatively constrained period of time, mainly within the first growth season. At the stock level, diverse life histories and habitat occupations confer to the population a large spectrum of possible responses to a variable environment (Kerr & Secor 2012), assuring that at least one contingent can take advantage of the ecosystem's ambient conditions.

2.4.2 New insights on population dynamics

It had been assumed that the newly reintroduced St. Lawrence Estuary striped bass population has a single spawning event, probably on a major spawning ground upstream of the estuarine salt front near the mouth of South River (Montmagny, QC). There is evidences that striped bass frequent this major spawning ground (Lecomte et al. unpubl). However, the core otolith fingerprints only partially corroborate this observation; while the dominant freshwater origin can be attributed to recruitment from South River's recurrent spawning events, the oligohaline and mesohaline fingerprints indicate that other spawning zones are yet to be discovered.

The good concordance between core and post-yolk-sac fingerprints indicated that a maternal contribution to the otolith's chemical signature in striped bass larvae is negligible, or null. Rapid resorption of vitelline reserves (Eldridge et al. 1981), short incubation time, and precocious exogenous feeding (Eldridge et al. 1982, Tsai 1991, Wallus & Simon 2006) by striped bass larvae probably reduce the impact of maternal history on otolith chemistry, although this phenomenon is more common in salmonids. Consequently, the important maternal contribution in the otolith fingerprints of salmonids (Kalish 1990, Zimmerman & Reeves 2002) can be attributed to higher vitelline reserves (Peterson et al. 1996) and the longer time taken to utilize them. As a comparison, the total length of salmonid larvae triples during yolk-sac resorption while striped bass larvae gain only 50% of their total length during this phase. This evidence supports that core fingerprints represent spawning ground signatures in striped bass.

Previous observations led some authors to argue that the upstream freshwater parts of the St. Lawrence, near the fluvial Lake St. Pierre, had been the spawning grounds for the now extinct historical population (Robitaille 2010). While not excluding this possibility, striped bass are known to favor areas near salt fronts as principal spawning grounds (Setzler et al. 1980). Large numbers of striped bass juveniles have been found near the salt front on the north shore of St. Lawrence (Île d'Orléans), where little sampling was done for the current study due to technical limitations. This area is also reported to have been an important nursery zone for the historical population (Robitaille et al. 2011b), suggesting probable spawning in its vicinity. This would be in agreement with the fact that the water is usually more saline on the north shore of St. Lawrence (Fig. 2) and would provide an oligohaline signature in otolith cores. As survival and recruitment of striped bass depend on match and mismatch episodes of eggs and larvae to favorable prey concentrations, salinities, and turbidity refuge (North et al. 2005), multiple (spatial or temporal) spawning events can provide a more resilient response to variable environmental conditions that affect survival. This is typical of the striped bass “broadcast spawning” strategy, where they saturate nursery zones with high concentrations of eggs trying to increase the “match” episodes (Rutherford et al. 1997, North et al. 2005). We hypothesize that St. Lawrence striped bass spawning dynamics are more complex than previously assumed and that they confer the vital plasticity needed to maintain the striped bass population and facilitate the establishment of this relatively young population.

2.4.3 Multivariate transect analysis

The multivariate analysis allowed the detection of subtle variations in the data. The effectiveness of the method used herein was optimized by the conservative behavior of numerous chemical elements related to salinity in estuarine ecosystems (Subramanian & D'Anglejan 1976). The use of several elements (fingerprints) surely improved the accuracy of habitat identification and the reconstruction of past life history by identifying habitats that may have been missed otherwise. For example, it appears that the fingerprints of some otoliths with high Sr concentrations that are within the range of mesohaline habitats (Fig.

3B; Sr concentration in oligohaline habitat) were ultimately classified as oligohaline due to the contribution of the other elements (Ba, Mg, and Mn). This may occur as Sr may be at higher concentration than expected from a salinity shift alone within estuarine maximum turbidity zones (Chang et al. 2004, Mohan et al. 2012); this is true especially near a salt front, where recirculation and chemical reactions alter the concentration and nature of trace elements (Bewers & Yeats 1978, Gobeil et al. 1981). The use of SMW has limitations for identifying discontinuities in the both ends of transect, where distance criteria cannot be calculated because separate portions of the window need to be equal in length (i.e., for a 100-point window, the last 50 points of the laser ablation transect are not included in SMW). This fact can lead to small discrepancy between first or last identified habitat and core or margin values. These limits need to be considered, especially when using the otolith's margin for habitat classification. Early movement/drift among estuarine habitats had a chance to not being delimited by SMW due to this limitation. This is probably the reason why core fingerprints and first habitat detected identification are matching at 81%. The remaining 19% of mismatches are likely to be rapid early life displacement between spawning sites and first detected habitat. To overcome this, specific otolith margin and core fingerprints should be separately defined, as was done in the present study.

Otolith chemistry has proven to be a useful technique for questions typically impossible to answer with more traditional methods. It can provide a description of early migratory behavior, and natal origin can be directly assessed with fingerprints data. Otolith chemistry can also be used for stock identification in populations that are otherwise impossible to discriminate (e.g., with the same genetic origin).

2.4.4 Concluding remarks

For management considerations, the results of this study provide the identification of probable spawning zones and essential vital habitats of the reintroduced population. Early life stages of St. Lawrence Estuary striped bass come from multiple spawning sites and mainly use freshwater habitats as nursery zones in their first weeks of life; they then

rapidly disperse within the estuarine ecosystem. The freshwater nursery zones at finer scales need to be identified and protected to ensure the survival of the reintroduced population. Moreover, the diversity of migratory movements of St. Lawrence striped bass need to be monitored periodically, especially considering the dynamics of a colonizing population (Lucek et al. 2012). It is common for colonizing individuals to exhibit more diverse life-history strategies than the source population during establishment (Fox et al. 2007). However, as the population's number increase, environmental constraints (e.g., predation, competition, selective mortality, fishing) can drive directional evolution (Parsons & Robinson 2006) to select a more restricted migratory behavior, resulting in a more limited distribution area. The establishment of migratory contingents may lead the St. Lawrence Estuary striped bass population to rapidly spread to optimal habitats that will promote strong demographic growth, or at least allow it to use every suitable habitat in the ecosystem. This study describes the first steps of the colonization process of a new species in an apparently ideal ecosystem, free of density-dependent constraints. The St. Lawrence Estuary striped bass population can be considered as a large-scale *in situ* colonization experiment. Its colonization can be compared to less studied but similar cases (e.g., the introduction of striped bass on the American West Coast; Skinner 1962). The evolution of contingents in the context of an establishing and growing population, implying the occurrence of density-dependent phenomenon, will likely provide opportunities to study factors influencing the decision to migrate.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'identification de mouvements migratoires divergents, mais récurrents au sein de la population de bars rayés juvéniles de l'estuaire du Saint-Laurent est un apport crucial à la compréhension des stratégies exhibées par l'espèce en rétablissement.

L'appartenance à divers contingents des bars rayés juvéniles laisse croire que la spatialisation du cycle vital est un trait inhérent à l'espèce. Bien que provenant d'un stock génétique homogène et d'une population démontrant une faible variabilité de tactiques migratoires dans ses premiers stades de vie (Robichaud-LeBlanc et al. 1996), l'établissement de tactiques divergentes s'est réalisée rapidement (<10 ans suivant l'implantation de l'espèce dans le milieu). La population juvénile du Saint-Laurent semble toutefois démontrer des similitudes comportementales avec sa population source (riv. Miramichi). Par exemple, une migration vers l'aval initiée au milieu de la première saison de croissance (Robichaud-LeBlanc et al. 1996, Robichaud-LeBlanc et al. 1998). Cependant, la présence de comportement de résidence en eau douce, l'utilisation du milieu oligohalin plutôt que mésohalin de l'estuaire et la migration vers l'aval retardée à la deuxième saison de croissance sont des comportements qui n'existent apparemment pas dans la population source (Douglas et al. 2009). La spatialisation semble aussi s'imposer dans la dynamique reproductrice du bar rayé. Les résultats obtenus montrent que l'origine d'une portion non négligeable de la population semble être le milieu oligohalin. Cette origine provient probablement de sites de reproduction alternatifs en marge du site de reproduction en eau douce, semblant représenter la plus grande contribution à la population.

L'identification des contingents migratoires juvéniles vient renforcer la compréhension actuelle de la dynamique de la population (Pelletier et al. 2011), démontrant une utilisation extensive de l'habitat. La multiplicité des comportements concorde avec les mentions de captures de bars rayés sur la majeure partie du cours du Saint-Laurent. La diversité des comportements migratoires démontre aussi la diversité des habitats cruciaux pour la population de bars rayés du Saint-Laurent. Bien qu'une portion importante des jeunes de l'année entreprennent une migration vers l'aval et utilisent probablement l'anse Sainte-Anne dès le milieu de la saison de croissance, cet habitat n'est pas le seul essentiel à

la population. La résidence en eau douce est un comportement loin d'être marginal au sein des jeunes bars rayés. Même chez les migrants, l'utilisation des différents habitats montre que le milieu d'eau douce est occupé pour près de la moitié de la première saison de croissance. Ainsi, loin de diminuer l'importance de l'anse Sainte-Anne, il importe de souligner la contribution des zones estuariennes d'eau douce comme lieu de reproduction et croissance probable de la nouvelle population de bars rayés du Saint-Laurent.

En plus des considérations écologiques liées à cette étude, nos résultats impliquent des constats méthodologiques sous-jacents importants; tout d'abord l'applicabilité de la chimie d'otolithe des poissons du Saint-Laurent. Le gradient élémentaire du Saint-Laurent favorise une incorporation variable d'éléments traces dans l'axe longitudinal de son estuaire, permettant une reconstruction puissante du comportement migratoire des espèces. L'accessibilité croissante aux techniques analytiques précises et la disponibilité de procédures d'analyses quantitatives des données font de la chimie d'otolithe un outil à considérer lors de futurs travaux. La sous-utilisation de la chimie de l'otolithe au Québec (cœur de l'otolithe et rayon de croissance) prive plusieurs études d'un niveau de compréhension additionnel, qui est de plus en plus facile à acquérir. La technique d'analyse de données utilisées lors de cette étude permet une discrimination plus efficace des habitats fréquentés et une plus grande puissance dans la reconstruction des mouvements migratoires expérimentés. Tel que mentionné en introduction, cette description n'est cependant pas un état de fait figé, les comportements possèdent le potentiel d'être modifiés ou même de disparaître.

L'établissement de la population de bar rayé du Saint-Laurent évolue rapidement et la dynamique semble prendre bon nombre de trajectoires diverses. La réaction de la population et la dynamique d'établissement ne sont pas sans rappeler la dynamique des espèces invasives et l'interprétation récente de la colonisation des espèces. En effet, une espèce colonisant un nouvel habitat semble prompte à exprimer des stratégies variées et absente de la population d'origine (Bouton et al. 2002, Collyer et al. 2007), probablement en réponse aux nouvelles contraintes environnementales (West-Eberhard 2005). Ce

processus est probablement initié par la plasticité phénotypique de l'espèce face aux nouvelles contraintes (Parsons & Robinson 2006), ou par une variabilité génétique précédemment censurée dans la population source, mais qui ressurgit en réponse à de nouvelles valeurs seuils physiologiques modulés par le changement de conditions environnantes (Pulido 2011). En somme, le nouveau contexte dans lequel l'espèce est placée favorise l'atteinte de nouvelles valeurs pour la susceptibilité, initiant l'expression des traits à seuils n'étant pas observés dans la population source. Ces traits n'étant pas observés n'ont pu être soumis à la sélection et furent conservés, silencieusement, au sein des génomes sources (Roff 1996). Ceci pourrait expliquer la plus grande diversité de comportements migratoires chez les bars rayés du fleuve Saint-Laurent comparé à ceux de la rivière Miramichi.

L'établissement de ces stratégies n'est cependant pas toujours stable et, en ce domaine, peu de certitudes existent sur la tangente que peut prendre l'évolution de ses diverses réactions. La population, en s'établissant, change son environnement et s'impose des contraintes absentes lors de la colonisation (p. ex. phénomènes densité-dépendant, compétition, mortalité sélective) pouvant modifier les stratégies observées. De plus, la plasticité phénotypique ou la réponse aux seuils physiologiques peuvent subir une certaine assimilation génétique (Pigliucci & Murren 2003) ou une canalisation des réponses (Pulido 2011) et donc diminuer l'étendue des réponses de l'espèce. Ainsi, il est fort vraisemblable que la situation dépeinte aujourd'hui ne soit pas le reflet du futur de l'espèce, mais bien une des étapes menant à un état de stabilité évolutive.

La population de bars rayés du Saint-Laurent est actuellement au cœur du processus de colonisation et revêt donc un grand intérêt écologique et théorique. Ainsi, un suivi récurrent de sa répartition et de l'évolution des comportements migratoires présents permettrait d'en comprendre les subtilités. De plus, c'est l'opportunité de décrire le processus de colonisation de l'espèce en profitant de l'expérience à grande échelle qu'est la population du Saint-Laurent. Ces informations n'ont jamais été recueillies pour le bar rayé, bien que l'expérience ait déjà été pratiquée (p. ex., bar rayé de la côte Ouest nord-

américaine). Un programme de captures expérimental récurrent sur un régime annuel et distribuées tout le long de l'estuaire du Saint-Laurent permettrait de documenter l'évolution des comportements migratoires, de l'utilisation d'habitat et de la production des différents sites de fraie. Ces informations constitueraient un capital de données scientifiques, qui en plus d'orienter la gestion de l'espèce, permettrait de décrire finement un phénomène n'ayant jamais été suivi à une si grande échelle. L'observation de stratégies alternatives de vie chez le bar rayé du Saint-Laurent offre l'opportunité de décrire ce phénomène pour l'espèce, ce qui n'a jamais été effectué jusqu'à maintenant. Finalement, le besoin semble aussi présent pour une étude approfondie de la dynamique de l'espèce par l'analyse de la répartition, la croissance, la mortalité et le régime alimentaire des jeunes stades de vie. Ces données permettraient de mieux documenter les impacts présents et futurs de l'espèce en plus de dresser un portrait global de son recrutement.

RÉFÉRENCES

- Arai T, Hirata T, Takagi Y (2007) Application of laser ablation ICPMS to trace the environmental history of chum salmon *Oncorhynchus keta*. *Marine Environmental Research* 63:55-66
- Arai T, Kotake A, Morita K (2004) Evidence of downstream migration of Sakhalin taimen, *Hucho perryi*, as revealed by Sr:Ca ratios of otolith. *Ichthyological Research* 51:377-380
- Arai T, Otake T, Tsukamoto K (1997) Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* 161:17-22
- Beaulieu H (1985) Rapport sur la situation du bar rayé (*Morone saxatilis*). Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec
- Beaulieu H, Trépanier S, Robitaille JA (1990) Statut des populations indigènes de bars rayé (*Morone saxatilis*) au Canada. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec
- Begg GA, Friedland KD, Pearce JB (1999) Stock identification and its role in stock assessment and fisheries management: an overview. *Fisheries Research* 43:1-8
- Bernatchez L, Giroux M (2000) Les poissons d'eau douce du Québec et leur répartition dans l'Est du Canada. Éditions Broquet
- Bewers JM, Yeats PA (1978) Trace metals in the waters of a partially mixed estuary. *Estuarine and Coastal Marine Science* 7:147-162
- Bewers JM, Yeats PA (1979) The behaviour of trace metals in estuaries of the St. Lawrence Basin. *Naturaliste Canadien* 106:149-161
- Bjorgo KA, Isely JJ, Thomason CS (2000) Seasonal movement and habitat use by striped bass in the Combahee River, South Carolina. *Transactions of the American Fisheries Society* 129:1281-1287
- Booke HE (1999) The stock concept revisited: perspectives on its history in fisheries. *Fisheries Research* 43:9-11
- Bouton N, Witte F, Van Alphen JJM (2002) Experimental evidence for adaptive phenotypic plasticity in a rock-dwelling cichlid fish from Lake Victoria. *Biological Journal of the Linnean Society* 77:185-192
- Bradbury IR, Campana SE, Bentzen P (2008) Otolith elemental composition and adult tagging reveal spawning site fidelity and estuarine dependency in rainbow smelt. *Marine Ecology Progress Series* 368:255-268
- Brown RJ, Severin KP (2009) Otolith chemistry analyses indicate that water Sr:Ca is the primary factor influencing otolith Sr:Ca for freshwater and diadromous fish but not for marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66:1790-1808
- Bulger AJ, Hayden BP, Monaco ME, Nelson DM, McCormick-Ray MG (1993) Biologically-based estuarine salinity zones derived from a multivariate analysis. *Estuaries* 16:311-322
- Campana SE (1999) Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series* 188:263-297

- Campana SE (2005) Otolith elemental composition as a natural marker of fish stocks. In: Cadrin SX, Friedland KD, Waldman JR (eds) Stock identification methods: Application in fishery science. Elsevier academic press
- Campana SE, Gagne JA, McLaren JW (1995) Elemental fingerprinting of fish otoliths using ID-ICPMS. *Marine Ecology Progress Series* 122:115-120
- Campana SE, Thorrold SR (2001) Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:30-38
- Campbell JA, Yeats PA (1984) Dissolved chromium in the St. Lawrence estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 19:513-522
- Chang CW, Lin SH, Iizuka Y, Tzeng WN (2004) Relationship between Sr:Ca ratios in otoliths of grey mullet *Mugil cephalus* and ambient salinity: validation, mechanisms, and applications. *Zoological Studies* 43:74-85
- Chapman BB, Brönmark C, Nilsson J-Å, Hansson L-A (2011a) The ecology and evolution of partial migration. *Oikos* 120:1764-1775
- Chapman BB, Brönmark C, Nilsson J-Å, Hansson L-A (2011b) Partial migration: an introduction. *Oikos* 120:1761-1763
- Chapman BB, Hulthén K, Brodersen J, Nilsson PA, Skov C, Hansson LA, Brönmark C (2012) Partial migration in fishes: causes and consequences. *Journal of Fish Biology* 81:456-478
- Chowdhury MJ, Blust R (2001) A mechanistic model for the uptake of waterborne strontium in the common carp (*Cyprinus carpio L.*). *Environmental Science & Technology* 35:669-675
- Clark J (1968) Seasonal movements of striped bass contingents of Long Island Sound and the New York Bight. *Transactions of the American Fisheries Society* 97:320-343
- Collyer ML, Stockwell CA, Dean CA, Reiser MH (2007) Phenotypic plasticity and contemporary evolution in introduced populations: Evidence from translocated populations of white sands pupfish (*Cyprinodon tularosa*). *Ecological Research* 22:902-910
- Comité avisur sur la réintroduction du bar rayé (2001) Plan d'action pour la réintroduction du bar rayé (*Morone saxatilis*) dans l'estuaire du Saint-Laurent. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction du développement de la faune Document de travail:41
- Cooper JC, Polgar TT (1981) Recognition of year-class dominance in striped bass management. *Transactions of the American Fisheries Society* 110:180-187
- Cossa D, Poulet SA (1978) Survey of trace metal contents of suspended matter in the St. Lawrence Estuary and Saguenay Fjord. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 35:338-345
- d'Anglejan BF, Smith EC (1973) Distribution, transport, and composition of suspended matter in the St. Lawrence Estuary. *Canadian Journal of Earth Sciences* 10:1380-1396
- Dauvin J-C, Dodson JJ (1990) Relationship between feeding incidence and vertical and longitudinal distribution of rainbow smelt larvae (*Osmerus mordax*) in a turbid well-mixed estuary. *Marine Ecology Progress Series* 60:1-12

- Dickey CL, Isely JJ, Tomasso JR (1997) Slow growth did not decouple the otolith size–fish size relationship in striped bass. *Transactions of the American Fisheries Society* 126:1027-1029
- Dingle H (1996) *Migration: the biology of life on the move*. Oxford University Press, New York
- Dodson JJ, Aubin-Horth N, Thériault V, Paez DJ (2013) The evolutionary ecology of alternative migratory tactics in salmonid fishes. *Biological Reviews*
- Dodson JJ, Dauvin J-C, Ingram RG, d'Anglejan B (1989) Abundance of larval rainbow smelt (*Osmerus mordax*) in relation to the maximum turbidity zone and associated macroplanktonic fauna of the middle St. Lawrence estuary. *Estuaries and Coasts* 12:66-81
- Douglas SG, Chaput G, Hayward J, Sheasgreen J (2009) Prespawning, spawning, and postspawning behavior of striped bass in the Miramichi River. *Transactions of the American Fisheries Society* 138:121-134
- Eldridge MB, Whipple JA, Bowers MJ (1982) Bioenergetics and growth of striped bass, *Morone saxatilis*, embryos and larvae. *Fishery Bulletin* 80:461-474
- Eldridge MB, Whipple JA, Eng D, Bowers MJ, Jarvis BM (1981) Effects of food and feeding factors on laboratory-reared striped bass larvae. *Transactions of the American Fisheries Society* 110:111-120
- Elsdon TS, Gillanders BM (2003) Reconstructing migratory patterns of fish based on environmental influences of otolith chemistry. *Review in Fish Biology and Fisheries* 12:219-235
- Elsdon TS, Gillanders BM (2005) Alternative life-history patterns of estuarine fish: barium in otoliths elucidates freshwater residency. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:1143-1152
- Elsdon TS, Gillanders BM (2006) Identifying migratory contingents of fish by combining otolith Sr:Ca with temporal collections of ambient Sr:Ca concentrations. *Journal of Fish Biology* 69:643-657
- Elsdon TS, Wells BK, Campana SE, Gillanders BM, Jones CM, Limburg KE, Secor DH, Thorrold SR, Walther BD (2008) Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: Hypotheses, assumptions, limitations and inferences. In: Gibson RN, Atkinson RJA, Gordon JDM (eds) *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review, Book 46*. Taylor & Francis, Boca Raton
- Engel S, Isenmann S, Stander M, Rieger J, Bahr M, Weller M, Begg GA, Friedland KD, Pearce JB (1999) Stock identification and its role in stock assessment and fisheries management: an overview. *Fisheries Research* 43:1-8
- Farrell J, Campana SE (1996) Regulation of calcium and strontium deposition on the otoliths of juvenile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 115:103-109
- Fox MG, Vila-Gispert A, Copp GH (2007) Life-history traits of introduced Iberian pumpkinseed *Lepomis gibbosus* relative to native populations. Can differences explain colonization success? *Journal of Fish Biology* 71:56-69
- Gemperline PJ, Rulifson RA, Paramore L (2002) Multi-way analysis of trace elements in fish otoliths to track migratory patterns. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems* 60:135-146

- Gillanders BM (2005) Otolith chemistry to determine movements of diadromous and freshwater fish. *Aquatic Living Resources* 18:291-300
- Gobeil C, Rondeau B, Beaudin L (2004) Contribution of municipal effluents to metal fluxes in the St. Lawrence River. *Environmental Science & Technology* 39:456-464
- Gobeil C, Sundby B, Silverberg N (1981) Factors influencing particulate matter geochemistry in the St. Lawrence estuary turbidity maximum. *Marine Chemistry* 10:123-140
- Goodyear CP, Cohen JE, Christensen SW (1985) Maryland striped bass: Recruitment declining below replacement. *Transactions of the American Fisheries Society* 114:146-151
- Gunn JS, Harrowfield IR, Proctor CH, Tresher RE (1992) Electron probe microanalysis of fish otoliths - evaluation of techniques for studying age and stock discrimination. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 158:1-36
- Hazel W, Smock R, Lively CM (2004) The ecological genetics of conditional strategies. *The American Naturalist* 163:888-900
- Hedger RD, Atkinson PM, Thibault I, Dodson JJ (2008) A quantitative approach for classifying fish otolith strontium: Calcium sequences into environmental histories. *Ecological Informatics* 3:207-217
- Hendry AP, Stearns SC (2004) *Evolution illuminated: Salmon and their relatives*. Oxford University Press, New York
- Ingram BL, Sloan D (1992) Strontium isotopic composition of estuarine sediments as paleosalinity-paleoclimate indicator. *Science* 255:68-72
- Jessop BM, Shiao JC, Iizuka Y, Tzeng WN (2002) Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology Progress Series* 233:217-229
- Jonsson B, Jonsson N (1993) Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3:348-365
- Kaitala A, Kaitala V, Lundberg P (1993) A theory of partial migration. *The American Naturalist* 142:59-81
- Kalish JM (1990) Use of otolith microchemistry to distinguish the progeny of sympatric anadromous and non-anadromous salmonids. *Fishery Bulletin* 88:657-666
- Kalish JM (1992) Formation of a stress-induced chemical check in fish otoliths. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 162:265-277
- Kennedy BP, Blum JD, Folt CL, Nislow KH (2000) Using natural strontium isotopic signatures as fish markers: methodology and application. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:2280-2292
- Kennedy BP, Klaue A, Blum JD, Folt CL, Nislow KH (2002) Reconstructing the lives of fish using Sr isotopes in otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59:925-929
- Kerr LA, Secor DH (2012) Partial migration across populations of white perch (*Morone americana*): A flexible life history strategy in a variable estuarine environment. *Estuaries and Coasts* 35:227-236
- Kerr LA, Secor DH, Piccoli PM (2009) Partial migration of fishes as exemplified by the estuarine-dependent white perch. *Fisheries* 34:114-123

- Kimmerer WJ, Cowan JH, Miller LW, Rose KA (2001) Analysis of an estuarine striped bass population: Effects of environmental conditions during early life. *Estuaries* 24:557-575
- Kraus RT, Secor DH (2004a) Dynamics of white perch *Morone americana* population contingents in the Patuxent River estuary, Maryland, USA. *Marine Ecology Progress Series* 279:247-259
- Kraus RT, Secor DH (2004b) Incorporation of strontium into otoliths of an estuarine fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 302:85-106
- Lack D (1943) The problem of partial migration. *British Birds* 37:122-130
- Lecomte F, Morissette O, Verreault G, Legault M, Sirois P (unpubl) Long time no see: The successful re-introduction of striped bass at the northern-most extend of its distributional range (St. Lawrence Estuary, Canada). *Chaire de recherche MRNF sur les espèces aquatiques exploitées, Québec*
- Lindley ST, Erickson DL, Moser ML, Williams G, Langness OP, McCovey BW, Belchik M, Vogel D, Pinnix W, Kelly JT, Heublein JC, Klimley AP (2011) Electronic tagging of green sturgeon reveals population structure and movement among estuaries. *Transactions of the American Fisheries Society* 140:108-122
- Long GL, Winefordner JD (1983) Limit of detection a closer look at the IUPAC definition. *Analytical Chemistry* 55:712A-724A
- Lucek K, Sivasundar A, Seehausen O (2012) Evidence of adaptive evolutionary divergence during biological invasion. *PLoS ONE* 7
- Mansueti RJ (1958) Eggs, larvae and young of the striped bass, *Roccus saxatilis*. Chesapeake Biological Laboratory Contribution 112, Book 112. Chesapeake Biological Laboratory, Solomons, Maryland
- Martino EJ, Houde ED (2010) Recruitment of striped bass in Chesapeake Bay: spatial and temporal environmental variability and availability of zooplankton prey. *Marine Ecology-Progress Series* 409:213-228
- Mercier L, Darnaude AM, Bruguier O, Vasconcelos RP, Cabral HN, Costa MJ, Lara M, Jones DL, Mouillot D (2010) Selecting statistical models and variable combinations for optimal classification using otolith microchemistry. *Ecological Applications* 21:1352-1364
- Mercier L, Mouillot D, Bruguier O, Vigliola L, Darnaude AM (2012) Multi-element otolith fingerprints unravel sea-lagoon lifetime migrations of gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Marine Ecology Progress Series* 444:175-194
- Merriman D (1941) Studies on the striped bass (*Roccus saxatilis*) of the Atlantic coast. *Fishery Bulletin* 35:1-77
- Miller JA (2011) Effects of water temperature and barium concentration on otolith composition along a salinity gradient: Implications for migratory reconstructions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 405:42-52
- Mohan JA, Rulifson RA, Corbett DR, Halden NM (2012) Validation of oligohaline elemental otolith signatures of striped bass by use of in situ caging experiments and water chemistry. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, management, and ecosystem science* 4:57-70
- Morais P, Dias E, Babaluk J, Antunes C (2011) The migration patterns of the European flounder *Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758) (Pleuronectidae, Pisces) at the southern

- limit of its distribution range: Ecological implications and fishery management. *Journal of Sea Research* 65:235-246
- Morris JAJ, Rulifson R, Babaluk JA, May PG, Campbell JL (2005) Use of micro-PIXE to investigate otolith Sr distributions of the anadromous striped bass, *Morone saxatilis*. *X-Ray Spectrometry* 34:301-305
- NMFS National Marine Fisheries Service, Fisheries Statistics Division. Silver Spring, MD
- Nordeng H (1983) Solution to the "char problem" based on Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40:1372-1387
- North EW, Hood RR, Chao S-Y, Sanford LP (2005) The influence of episodic events on transport of striped bass eggs to the estuarine turbidity maximum nursery area. *Estuaries* 28:108-123
- North EW, Houde ED (2003) Linking ETM physics, zooplankton prey, and fish early-life histories to striped bass *Morone saxatilis* and white perch *M. americana* recruitment (vol 260, pg 219, 2003). *Marine Ecology-Progress Series* 264:219-236
- Otake T, Ishii T, Nakahara M, Nakamura R (1994) Drastic changes in otolith strontium/calcium ratios in leptocephali and glass eels of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* 112:189-193
- Pannella G (1971) Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. *Science* 173:1124-1127
- Paramore LM, Rulifson RA (2001) Dorsal coloration as an indicator of different life history patterns for striped bass within a single watershed of Atlantic Canada. *Transactions of the American Fisheries Society* 130:663-674
- Parsons KJ, Robinson BW (2006) Replicated evolution of integrated plastic responses during early adaptive divergence. *Evolution* 60:801-813
- Pelletier A-M (2009) Premier portrait biologique de la nouvelle population de bars rayés (*Morone saxatilis*) du fleuve Saint-Laurent résultant des ensemencements effectués entre 2002 et 2008. *Direction de l'expertise Faune-Forêts-Territoire du Bas St-Laurent, Ministère des ressources naturelles et de la faune*:55
- Pelletier A-M, Bourget G, Legault M, Verreault G (2011) Réintroduction du bar rayé (*Morone saxatilis*) dans le fleuve Saint-Laurent: bilan du rétablissement de l'espèce. *Le Naturaliste Canadien* 135:79-85
- Peterson RH, Martin-Robichaud DJ, Berge Å (1996) Influence of temperature and salinity on length and yolk utilization of striped bass larvae. *Aquaculture International* 4:89-103
- Petitgas P, Secor DH, McQuinn I, Huse G, Lo N (2010) Stock collapses and their recovery: mechanisms that establish and maintain life-cycle closure in space and time. *ICES Journal of Marine Science* 67:1841-1848
- Phillis CC, Ostrach DJ, Ingram BL, Weber PK (2011) Evaluating otolith Sr/Ca as a tool for reconstructing estuarine habitat use. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68:360-373
- Pigliucci M, Murren CJ (2003) Genetic assimilation and a possible evolutionary paradox: can macroevolution sometimes be so fast as to pass us by? *Evolution* 57:1455-1464
- Popper AN, Fay RR, Platt C, Sand O (2003) Sound detection mechanisms and capabilities of teleost fishes. In: Shaun CP, Marshall JN (eds) *Sensory processing in aquatic environments*. Springer, New York

- Proctor CH, Thresher RE (1998) Effects of specimen handling and otolith preparation on concentration of elements in fish otoliths. *Marine Biology* 131:681-694
- Pulido F (2011) Evolutionary genetics of partial migration – the threshold model of migration revis(it)ed. *Oikos* 120:1776-1783
- Quinn GP, Keough MJ (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University press, Cambridge
- R Core Team (2012) *R: A language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria
- Ray GC (2005) Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64:18-32
- Richards RA, Rago PJ (1999) A case history of effective fishery management: Chesapeake Bay striped bass. *North American Journal of Fisheries Management* 19:356-375
- Robichaud-LeBlanc KA, Courtenay SC, Benfey TJ (1998) Distribution and growth of young-of-the-year striped bass in the Miramichi River estuary, Gulf of St. Lawrence. *Transactions of the American Fisheries Society* 127:56-69
- Robichaud-LeBlanc KA, Courtenay SC, Locke A (1996) Spawning and early life history of a northern population of striped bass (*Morone saxatilis*) in the Miramichi River estuary, Gulf of St Lawrence. *Canadian journal of Zoology* 74:1645-1655
- Robinson M, Courtenay S, Benfey T, Maceda L, Wirgin I (2004) Origin and movements of young-of-the-year striped bass in the southern Gulf of St. Lawrence, New Brunswick. *Transactions of the American Fisheries Society* 133:412-426
- Robitaille J (2010) Assessment of habitat quality and habitat use by the extirpated striped bass population (*Morone saxatilis*) of the St. Lawrence Estuary. Research document, Book 2010/052. Fisheries and Oceans Canada, Québec
- Robitaille J, Bérubé M, Gosselin A, Baril M, Beauchamp J, Boucher J, Dionne S, Legault M, Mailhot Y, Ouellet B, Sirois P, Tremblay S, Trencia G, Verreault G, Villeneuve D (2011a) Programme de rétablissement du bar rayé (*Morone saxatilis*), population de l'estuaire du Saint-Laurent, Canada. Pêches et Océans Canada, Ottawa
- Robitaille J, Bérubé M, Gosselin A, Baril M, Beauchamp J, Boucher J, Dionne S, Legault M, Mailhot Y, Ouellet B, Sirois P, Tremblay S, Trencia G, Verreault G, Villeneuve D (2011b) Recovery strategy for the striped bass (*Morone saxatilis*), St. Lawrence Estuary population, Canada. Species At Risk Act recovery strategy series. Fisheries and Oceans Canada, Ottawa
- Robitaille JA (2004) Évaluation et rapport de situation du COSEPAC sur le bar rayé (*Morone saxatilis*) au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril du Canada
- Roff DA (1996) The evolution of threshold traits in animals. *The Quarterly Review of Biology* 71:3-35
- Rooker JR, Secor DH, Zdanowicz VS, Itoh T (2001) Discrimination of northern bluefin tuna from nursery areas in the Pacific Ocean using otolith chemistry. *Marine Ecology Progress Series* 218:275-282
- Rossiter DG (2009) Technical note: Optimal partitioning of soil transects with R.
- Rulifson RA, Dadswell MJ (1995) Life history and population characteristics of striped bass in Atlantic Canada. *Transactions of the American Fisheries Society* 124:477-507

- Rutherford ES, Houde ED, Nyman RM (1997) Relationship of larval-stage growth and mortality to recruitment of striped bass, *Morone saxatilis*, in Chesapeake Bay. *Estuaries* 20:174-198
- Sanborn M, Telmer K (2003) The spatial resolution of LA-ICP-MS line scans across heterogeneous materials such as fish otoliths and zoned materials. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry* 18:1231-1237
- Schuchert PC, Arkhipkin AI, Koenig AE (2010) Traveling around Cape Horn: Otolith chemistry reveals a mixed stock of Patagonian hoki with separate Atlantic and Pacific spawning grounds. *Fisheries Research* 102:80-86
- Scott WB, Crossman EJ (1974) *Poissons d'eau douce du Canada*. Service des pêches et des sciences de la mer, Ottawa
- Secor DH (1999) Specifying divergent migrations in the concept of stock: the contingent hypothesis. *Fisheries Research* 43:13-34
- Secor DH, Dean JM (1989) Somatic growth effects on the otolith - Fish size relationship in young pond-reared striped bass, *Morone saxatilis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46:113-121
- Secor DH, Henderson-Arzapalo A, Piccoli PM (1995) Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 192:15-33
- Secor DH, Piccoli PM (1996) Age- and sex-dependent migrations of striped bass in the Hudson River as determined by chemical microanalysis of otoliths. *Estuaries* 19:778-793
- Secor DH, Piccoli PM (2007) Oceanic migration rates of Upper Chesapeake Bay striped bass (*Morone saxatilis*), determined by otolith microchemical analysis. *Fishery Bulletin* 105:62-73
- Secor DH, Rooker JR (2000) Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? *Fisheries Research* 46:359-371
- Secor DH, Rooker JR, Zlokovitz ER, Zdanowicz VS (2001) Identification of riverine, estuarine and coastal contingents of Hudson River striped bass based upon otolith elemental fingerprints. *Marine Ecology Progress Series* 211:245-253
- Setzler EM, Boynton WR, Wood KV, Zion HH, Lubbers L, Mountford NK, Frere P, Tucker L, Mihursky JA (1980) Synopsis of biological data on striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum). National and Atmospheric Administration Technical Report, Book 433. U.S. National Marine Fisheries Service
- Silverberg N, Sundby B (1979) Observations in the turbidity maximum of the St. Lawrence Estuary. *Canadian Journal of Earth Sciences* 16:939-950
- Sirois P, Dodson JJ (2000) Critical periods and growth-dependent survival of larvae of an estuarine fish, the rainbow smelt *Osmerus mordax*. *Marine Ecology Progress Series* 203:233-245
- Skinner JE (1962) An historical review of the fish and the wildlife resources of the San Francisco Bay Area. Water Projects Branch Report No1. California Department of Fish and Game, San Francisco
- St. Lawrence Centre (1996) Synthesis report on the state of the St. Lawrence River. Volume 1: The St. Lawrence ecosystem. Book 1. Environnement Canada, Montréal

- Subramanian V, D'Anglejan B (1976) Water chemistry of the St. Lawrence estuary. *Journal of Hydrology* 29:341-354
- Tabachnick B, Fidell L (1996) Using multivariate statistics, 3rd edition. Harper & Row, New York
- Thériault V, Dodson JJ (2003) Body size and the adoption of a migratory tactic in brook charr. *Journal of Fish Biology* 63:1144-1159
- Tremblay G-H, Gobeil C (1990) Dissolved arsenic in the St Lawrence Estuary and the Saguenay Fjord, Canada. *Marine Pollution Bulletin* 21:465-469
- Trépanier S, Robitaille JA (1996) Rapport sur la situation de certaines populations indigènes de bar rayé (*Morone saxatilis*) au Québec et au Canada. Ministère de l'Environnement et de la Faune. Direction de la faune et des habitats
- Tresher RE, Proctor CH, Gunn JS, Harrowfield IR (1994) An evaluation of electron-probe microanalysis of otoliths for stock delineation and identification of nursery areas in a southern temperate groundfish, *Nemadactylus macropterus* (Cheilodactylidae). *Fishery Bulletin* 92:817-840
- Tsai C-f (1991) Prey density requirements of the striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum), larvae. *Estuaries* 14:207-217
- Tsukamoto K, Nakai I, Tesch W-V (1998) Do all freshwater eels migrate? *Nature* 396:635-636
- Tzeng WN, Shiao JC, Iizuka Y (2002) Use of otolith Sr:Ca ratios to study the riverine migratory behaviors of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* 245:213-221
- Ulanowicz RE, Polgar TT (1980) Influences of anadromous spawning behavior and optimal environmental conditions upon striped bass (*Morone saxatilis*) year-class success. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:143-154
- Vincent WF, Dodson JJ (1999) The St. Lawrence River, Canada-USA: The need for an ecosystem-level understanding of large rivers. *Japanese Journal of Limnology* 60:29-50
- Volk EC, Bottom DL, Jones KK, Simenstad CA (2010) Reconstructing juvenile chinook salmon life history in the Salmon River Estuary, Oregon, using otolith microchemistry and microstructure. *Transactions of the American Fisheries Society* 139:535-549
- Wallus R, Simon TP (2006) Reproductive biology and early life history in the Ohio River drainage, Vol 5. CRC Press, Boca Raton FL
- Walther BD, Thorrold SR (2006) Water, not food, contributes the majority of strontium and barium deposited in the otoliths of a marine fish. *Marine Ecology-Progress Series* 311:125-130
- Webster R (1973) Automatic soil-boundary location from transect data. *Mathematical Geology* 5:27-37
- West-Eberhard MJ (2005) Phenotypic accommodation: adaptive innovation due to developmental plasticity. *Journal of Experimental Zoology B* 304B:610-618
- Wingate RL, Secor DH (2007) Intercept telemetry of the Hudson River striped bass resident contingent: Migration and homing patterns. *Transactions of the American Fisheries Society* 136:95-104

- Wingate RL, Secor DH, Kraus RT (2011) Seasonal patterns of movement and residency by striped bass within a subestuary of the Chesapeake Bay. *Transactions of the American Fisheries Society* 140:1441-1450
- Zimmerman CE (2005) Relationship of otolith strontium-to-calcium ratios and salinity: experimental validation for juvenile salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:88-97
- Zimmerman CE, Rand PS, Fukushima M, Zolotukhin SF (2012) Migration of Sakhalin taimen (*Parahucho perryi*): evidence of freshwater resident life history types. *Environmental Biology of Fishes* 93:223-232
- Zimmerman CE, Reeves GH (2002) Identification of steelhead and resident rainbow trout progeny in the Deschutes River, Oregon, revealed with otolith microchemistry. *Transactions of the American Fisheries Society* 131:986-993
- Zlokovitz ER, Secor DH (1999) Effect of habitat use on PCB body burden in Hudson River striped bass (*Morone saxatilis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:86-93
- Zlokovitz ER, Secor DH, Piccoli PM (2003) Patterns of migration in Hudson River striped bass as determined by otolith microchemistry. *Fisheries Research* 63:245-259

ANNEXES

DONNÉES SUPPLÉMENTAIRES

Mise en contexte

La classification des signatures chimiques issues de l'otolithe repose en grande partie sur l'ampleur du gradient élémentaire établi dans le milieu à l'étude, mais aussi sur l'étendue de l'échantillonnage. Puisque la marge de l'otolithe est couramment utilisée comme série de données d'apprentissages pour la classification par analyse discriminante, l'échantillonnage influencera directement la résolution de la classification et raffiner l'interprétation possible des données. Par exemple, l'échantillonnage réalisé en 2012 était d'une nature plus extensive et plus systématique que ceux des années précédentes. Ceci a conféré à cette série de données une résolution supérieure et un pouvoir de classification plus important. Cependant, ces données n'ont pas été exposées dans le précédent mémoire.

Cette annexe présente les résultats spécifiques obtenus à partir de ce jeu de données. Loin d'invalider les résultats du mémoire, cette annexe se veut un supplément d'informations sur la dynamique et l'utilisation des habitats des bars rayés juvéniles du Saint-Laurent. Elle sera présentée comme une courte section résultats et discussion afin d'en faciliter la compréhension.

Résultats et discussion

Quatre régions différentes ont été identifiées par les empreintes élémentaires de la marge des otolithes des poissons capturés. En plus des trois régions identifiées dans le précédent mémoire, une zone intermédiaire entre l'eau douce et la zone oligohaline possède une empreinte élémentaire distincte. Cette zone est identifiée comme la section de mélange estuarien. Les concentrations des éléments quantifiés sont significativement différentes entre les quatre zones identifiées (Fig. A1).

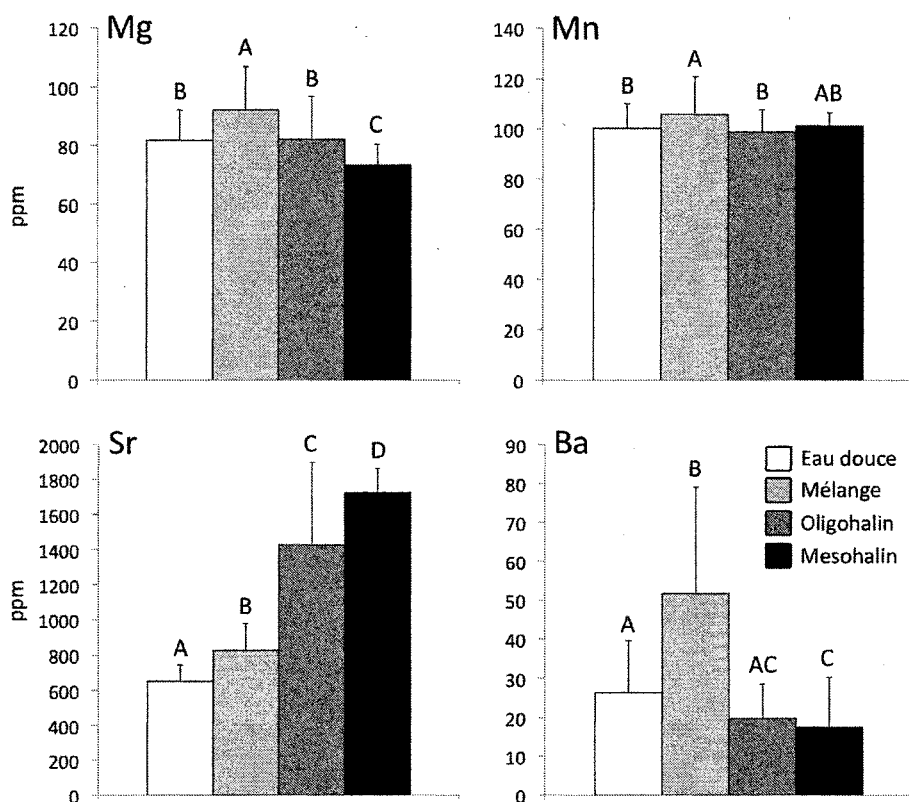


Figure A1. Moyenne de la concentration (ppm) des quatre éléments analysés pour chacune des régions identifiées. Des lettres différentes signalent une différence significative (HSD Tukey)

Les concentrations des divers éléments de chacune des zones sont significativement différentes (ANOVA, $p < 0.05$). De plus, le strontium est en concentration différente entre toutes les régions identifiées. L'empreinte élémentaire de la zone de mélange possède une faible concentration de strontium voisine de la concentration de l'eau douce. L'enrichissement en baryum, magnésium et manganèse la distingue de la zone d'eau douce. La région de mélange pourrait géographiquement être située approximativement entre la moitié est de l'île d'Orléans et la rivière du Sud (Fig. A2). Ainsi, la signature de la région « eau douce » est plutôt attribuable à la moitié ouest de l'île d'Orléans, Québec et son amont. Cependant, il faut considérer ces situations géographiques comme relatives. Le régime hydrique et l'ampleur des marées au sein de l'estuaire du Saint-Laurent peuvent

déplacer la structure spatiale de la chimie des eaux. Il est intéressant de noter la concentration élevée de baryum présente dans la zone de mélange. Les concentrations élevées de baryum sont normalement attribuables à l'eau douce, cependant, l'équilibre chimique de l'eau peut être fortement influencé à proximité du front salin. L'incidence de tributaires importants au fleuve peut aussi amener un apport non négligeable en baryum. Il est possible de faire la même constatation pour le magnésium et le manganèse.

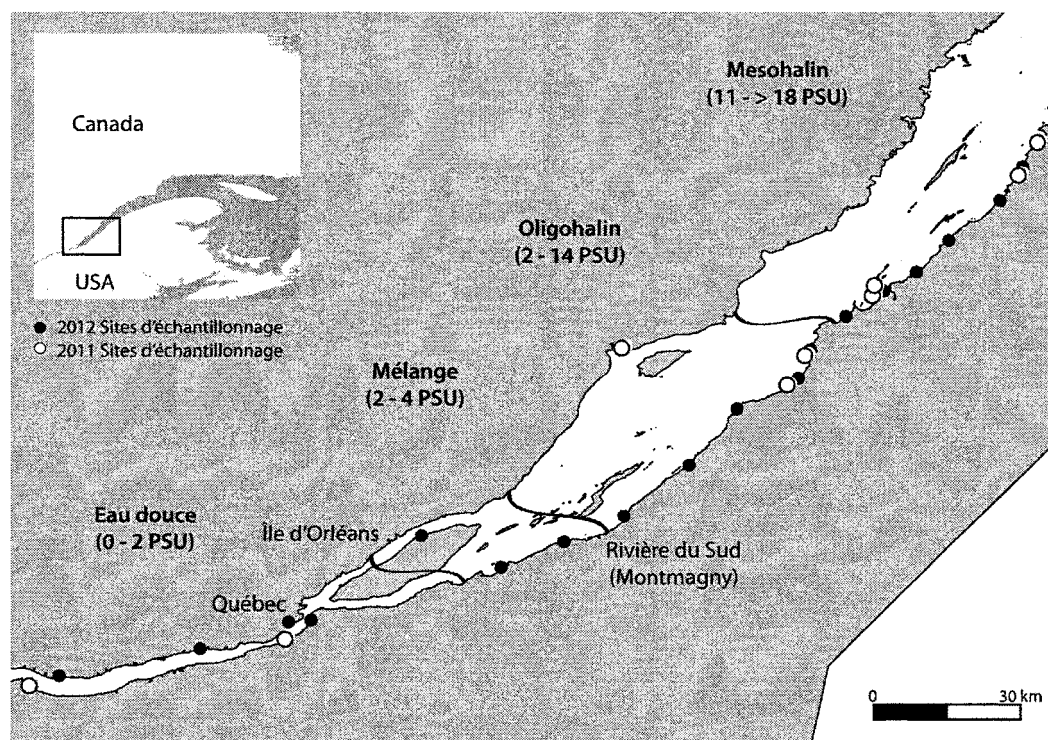


Figure A2. Position des habitats identifiés par la signature élémentaire des bars rayés capturés en 2012, les traits noirs représentent les limites approximatives des habitats.

L'identification d'une quatrième signature chimique au sein de l'estuaire vient raffiner la description du comportement migratoire du bar rayé du Saint-Laurent. Ainsi, l'utilisation relative de chacune des zones par les contingents migratoires identifiés précédemment a aussi été étudiée (Fig. A3).

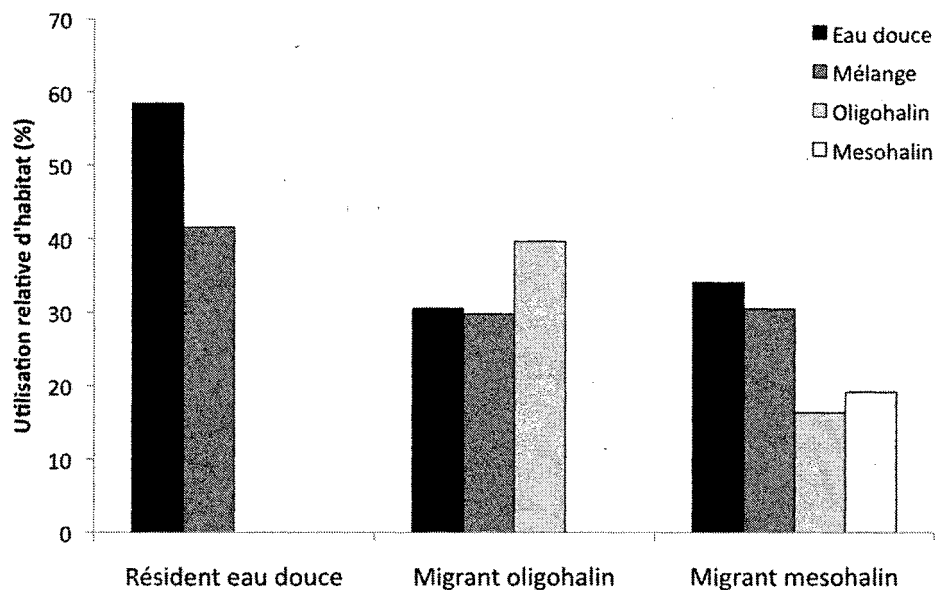


Figure A3. Utilisation relative (pourcentage) des différentes régions par les contingents identifiés dans l'étude

Considérant la définition des contingents utilisés dans l'étude, les zones d'eau douce et de mélange ont été assumées comme deux subdivisions de la région d'eau douce (« Freshwater »). Le milieu de mélange compte pour plus de 40 % de l'utilisation d'habitat pour les résidents en eau douce et plus de 30 % pour les poissons qui ont migré vers les régions plus salines. Les migrants utilisent donc pour plus de la moitié de leur première saison de croissance les régions d'eau douce et de mélange. Cela laisse croire que ces milieux sont plus qu'une zone de transition durant la migration, mais bien des habitats utilisés durant une portion significative de la vie juvénile. Ce fait souligne de nouveau que l'initiation de la migration vers les milieux d'eau saumâtres se fait relativement tard en saison de croissance. La « décision » de migrer est prise suite à un certain temps de résidence en eau douce. De fait, la majorité des premières détections du signal oligohalin sont faites entre 40 et 60 % de la trajectoire d'analyse sur l'otolithe et les détections du milieu mésohalin entre 70 et 80 %. Signe d'une colonisation tardive et probablement délibérée du milieu saumâtre.

La totalité des résidents en eau douce possède au moins une signature attribuable à la zone de mélange, et ce, même chez les poissons capturés en amont de la ville de Québec. De fait, 44 % (n = 12) des résidents exhibent un comportement commun : le début de leur vie en milieu d'eau douce, une signature du milieu de mélange et un retour à l'eau douce. De ceux-ci, 7 poissons (58 %) possèdent une signature du milieu de mélange pour une période consécutive d'environ 42.5 % de leur saison de croissance. Ainsi, cette signature est attribuable à un mouvement significatif vers la zone de mélange avant leur retour en eau douce (66 % des résidents retournent aux zones franchement douces). Ainsi, ces résultats montrent que les résidents sont susceptibles d'utiliser les milieux d'eau douce voisins du front salin durant la période estivale avant d'effectuer un retour vers l'eau franchement douce vers la fin de la saison.

Enfin, la signature chimique du noyau de l'otolithe des poissons de 2012 fut analysée et classifiée entre les 4 zones identifiées (Fig. A4).

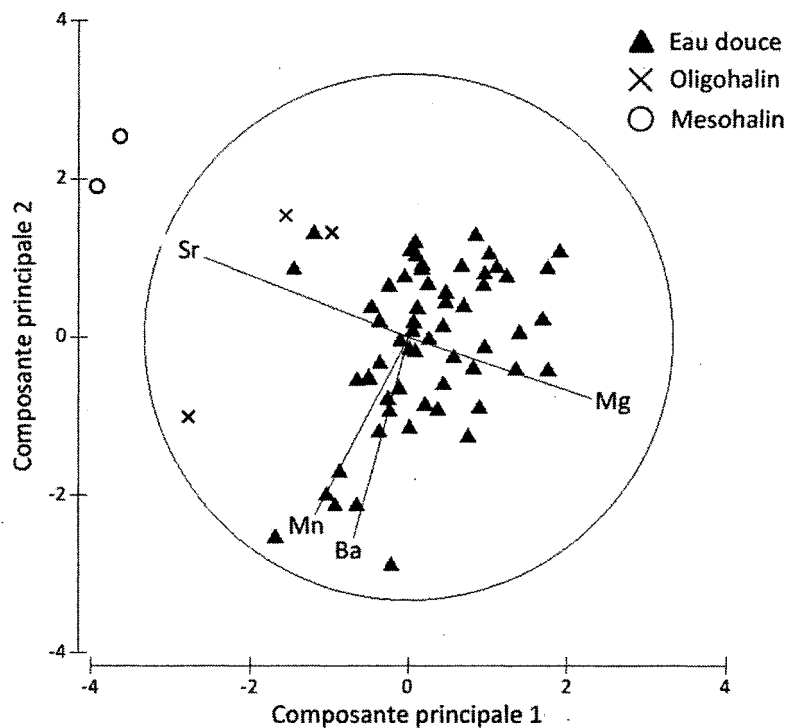


Figure A4. Ordination des composantes principales des signatures élémentaires du noyau de l'otolithe des poissons capturés en 2012.

La majorité des poissons capturés possède une signature à l'origine classifiée comme eau douce. Deux hypothèses peuvent expliquer cette constatation. (1) La région de la zone de mélange, bien qu'importante dans la phase juvénile, pourrait ne pas être encore une zone de production de jeunes bars rayés. Ainsi, la majorité de la production de bars rayés pourrait avoir lieu dans les zones d'eau franchement douce. Cependant, l'attribution d'une zone géographique précise reste hasardeuse considérant que la production de bars rayés a cours au printemps, lorsque les apports d'eau douce du bassin versant peuvent déplacer significativement la structure chimique de l'estuaire vers l'aval ou l'amont selon les années. Alternativement, (2) une production en amont des tributaires du Saint-Laurent, comme la rivière du sud, pourrait laisser une signature typique de la zone d'eau douce dans les otolithes des bars rayés larvaires. Il est donc possible que certaines des empreintes élémentaires classifiées comme typique de la zone d'eau douce soit plutôt originaire des

tributaires. Avec la série d'apprentissage approprié, il serait possible de tester la possibilité de classification des empreintes issues de certaines tributaires versus ceux du Saint-Laurent. L'utilisation d'empreintes élémentaires issues d'autres espèces résidentes de ces tributaires (e.g. épinoches, perchaudes etc.) pourrait être envisagé si les captures de bars rayés dans ces tributaires ne sont pas possibles. Ce genre de technique fut déjà testé et semble pouvoir être applicable dans certains cas (Hedger et al. 2008).

Conclusions

Ces nouvelles données montrent que la production de bar rayé semble être localisée dans le fleuve Saint-Laurent en amont de Québec ou dans des zones d'eaux franchement douces telles que certains tributaires. Le comportement général des bars migrants se décrit comme une migration vers l'aval (au sein du Saint-Laurent ou du tributaire de naissance), initiée en milieu de saison de croissance. Les résidents en eau douce semblent effectuer des mouvements variables au sein de la zone de mélange, mais effectuent en majorité un retour vers l'amont durant la période automnale.

Enfin, cette annexe souligne la contribution importante d'un échantillonnage extensif et systématique à l'amélioration de la résolution dans l'analyse de la chimie de l'otolithe. Ce fait reste à considérer dans les années futures, lors de l'établissement de nouvelles recherches utilisant la chimie de l'otolithe au sein de l'estuaire du Saint-Laurent.