

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Modélisation de la dynamique spatiale et des comportements
migratoires de la morue (*Gadus morhua*) dans le nord du golfe
du Saint-Laurent, Canada**

THÈSE PRÉSENTÉE À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

Comme exigence partielle du programme de doctorat conjoint en océanographie
en vue de l'obtention du grade de philosophiae doctor en océanographie

PAR
© HACÈNE TAMDRARI

Dépôt final novembre 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Composition du jury :

Dr Jean-Denis Dutil, Président du jury, Institut Maurice-Lamontagne (MPO)

Dr Martin Castonguay, directeur de recherche, Institut Maurice-Lamontagne (MPO)

Pr Jean-Claude Brêthes, codirecteur de recherche, ISMER UQAR

Dr Daniel Duplisea, codirecteur de recherche, Institut Maurice-Lamontagne (MPO)

Dre Stéphanie Mahévas, Examinatrice externe, IFREMER France

Dépôt initial 9août 2011

Dépôt final 18 novembre 2011

REMERCIEMENTS

Au terme de cette thèse, une aventure scientifique très enthousiasmante autour de la fameuse morue du nord du golfe du Saint-Laurent, je remercie toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin, à ce modeste travail. Pour ce projet, j'ai bénéficié du soutien financier du programme SARCEP, Pêches et Océans Canada, et de l'ISMER. J'ai bénéficié également d'une bourse de stage de Québec Océan.

Au Dr Jean-Denis Dutil qui me fait l'honneur de présider le jury de cette thèse qu'il veuille trouver ici l'expression de ma profonde gratitude.

Je tiens à témoigner de ma reconnaissance et gratitude à mon directeur, le Dr Martin Castonguay, pour son aide précieuse et sa disponibilité qui m'ont permis de présenter cette thèse.

Je tiens à témoigner aussi de ma reconnaissance et profonde gratitude à mon codirecteur, le professeur Jean-Claude Brêthes, pour son aide précieuse et ses encouragements constants qui m'ont permis de présenter ce modeste travail.

Je remercie tout particulièrement, mon codirecteur Dr Daniel Duplisea, pour sa disponibilité et son aide précieuse.

J'adresse mes remerciements également, à la Dre Stéphanie Mahévas, qui a accepté d'évaluer cette thèse.

Un remerciement bien spécial à ma famille pour son soutien moral et ses encouragements constants, particulièrement ma mère.

A mon père pour son soutien moral et ses encouragements constants jusqu'à la fin de sa vie.

Finalement, je remercie tous mes amis (es) et collègues (Myke, Madone, Manon, Anibal, Sylvain, Arnault et tous ceux que j'ai oublié de citer) qui m'ont aidé de près ou de loin durant ces quatre dernières années.

RÉSUMÉ

Dans le milieu marin, la compréhension de la dynamique et de la structure des populations nécessite la prise en compte des échelles de variation temporelle et spatiale. L'objectif général de cette thèse est de déterminer et comprendre la dynamique spatiale du stock de morue du nord du golfe du Saint-Laurent (nGSL) et les principaux facteurs qui interviennent dans sa répartition spatiale. Ce stock a connu un déclin marqué depuis la fin des années 1980, associé à une contraction de la distribution géographique. La morue est devenue rare dans le secteur nord-ouest du golfe et se concentre essentiellement le long de la côte ouest de Terre-Neuve (zone 4R). La reconstruction de ce stock nécessitera une ré-expansion vers l'ouest pour réoccuper l'ensemble de son aire de distribution. Par conséquent, ce travail vise à comprendre les facteurs qui peuvent conditionner cette ré-expansion. Cette thèse se compose de trois chapitres, chacun caractérisant un aspect de la dynamique spatiale et temporelle de la morue du nGSL. Dans le premier chapitre, les données des relevés scientifiques du ministère des Pêches et des Océans du Canada (MPO) ont été utilisées pour examiner la dynamique spatiale à deux échelles géographiques, pour trois groupes d'âge et pour huit années. À l'échelle de l'ensemble du nord du golfe du Saint-Laurent, la population de morue est caractérisée par un modèle de densité indépendante pour toutes les années et les groupes d'âge, et elle est influencée par des facteurs environnementaux. À l'échelle de la zone 4R, les modèles de dynamique de densité dépendante et indépendante ont été observés, et le modèle de bassin a dominé de 2006 à 2008, avec une expansion vers les zones occupées avant l'effondrement du stock. Le second chapitre, basé sur les données de marquage, recueillies par le MPO de 1996 à 2008, révèle que les fluctuations interannuelles de l'abondance et de la température agissent conjointement sur le comportement de dispersion de la morue. À partir de 2006, un mouvement vers le nord est également observé. Ce travail suggère que les conditions environnementales affectent les phénomènes de contraction et d'expansion *via* de petits mouvements de la morue qui sont susceptibles de jouer un rôle important dans la reconstitution du stock. À partir des mêmes données de marquages comme dans le chapitre

2 et celles des années 1983 à 1986, le troisième chapitre met en relief un comportement de *homing*, 50% des poissons ayant été recapturés à moins de 34 km de leur site de marquage après trois ans en liberté. Il montre aussi une fidélité de la morue au groupe, les poissons marqués en même temps étant plus susceptibles d'être recapturés ensemble. À notre connaissance, ce type de comportement est démontré pour la première fois pour une espèce de poisson démersal. Cette fidélité au groupe persiste pendant au moins trois ans après le marquage et probablement tout au long de la vie de la morue. Les dynamiques de densité dépendance et indépendance combinées aux phénomènes du homing et de fidélité au banc sont importants pour envisager la reconstruction et la conservation des stocks de poissons effondrés comme la morue de l'est canadien. Les résultats de ces études ont permis d'émettre des scénarios possibles de reconstruction du sous-stock de morue du nord-ouest du golfe du Saint-Laurent.

Mots clés: Agrégation, sélection d'habitat, facteurs environnementaux, homing, marquage-recapture, cohésion des bancs, reconstruction du stock.

ABSTRACT

In marine environments, the understanding of temporal and spatial scales of variation is fundamental to a better comprehension of a population's dynamics and structures. The general objective of this thesis is to identify and understand the spatial dynamics of the northern Gulf of St. Lawrence (nGSL) cod stock and the main factors influencing its spatial distribution. This stock has experienced a marked decline since the late 1980s, associated with a geographical contraction of the distribution. Cod has become scarce in the north-western part of the gulf and is now mainly concentrated along the west coast of Newfoundland (subarea 4R). The rebuilding of this stock will require a re-expansion to the west to reoccupy all of its geographical range. Therefore, this work aims at understanding the factors that can influence this re-expansion. This thesis consists of three chapters each characterising an aspect of cod spatial and temporal dynamics. In the first chapter, data from the scientific surveys of the Department of Fisheries and Oceans Canada (DFO) were used to determine spatial dynamics at two geographical scales for three age groups and for eight years. At the broadest scale of the entire nGSL, the cod population is characterized by a density independent model for all years and age groups, and it is influenced by environmental factors. Across the area 4R, both density dependent and independent spatial dynamics were observed while the density dependent basin model dominated from 2006 to 2008 including a westward expansion to areas occupied before cod collapsed in 1994. The second chapter, based on tagging data from 1995 to 2008 collected by DFO, reveals that the interannual fluctuations in abundance and temperature acted together on the dispersal behavior of cod. From 2006, a northward movement was also observed. This work suggests that environmental conditions affected both the contraction and the small subsequent expansions in cod movements and they are likely to play a strong role in recovery of the cod stock. Using the same tagging data as in chapter 2 and those of the years 1983 to 1986, the third chapter highlights a homing behaviour, as 50% of recaptured fish were caught <34 km of their tagging site, even three years after release. It also shows a group fidelity in cod, the fish tagged at the same time being more likely to be

recaptured together. To our knowledge, this behaviour is demonstrated for the first time for a demersal fish species. This group fidelity is maintained for at least three years after tagging and probably throughout the life of cod. Density dependent and independent dynamics combined with homing behaviour and fidelity to shoals, are important in order to consider the reconstruction and conservation of fish stocks already collapsed as the case of cod in eastern Canada and in particular in the northern Gulf of St. Lawrence. Finally, the results of these studies have allowed us to make probable scenarios in order to promote the rebuilding of cod sub-stock of north-west of Gulf of St. Lawrence.

Keywords: aggregation, habitat selection, environmental factors, homing, group fidelity, tagging-recapture, stock rebuilding.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
RÉSUMÉ	ix
ABSTRACT	xi
LISTE DES TABLEAUX	xvii
LISTE DES FIGURES	xix
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1. Problématique	2
1.2. Considérations théoriques.....	4
1.2.1. Concept de métapopulation	4
1.2.2. Modèles de dynamique spatiale.....	7
1.2.2.1. Sélection de l’habitat en fonction de la densité (DDHS)	7
1.2.2.2. Modèle de bassin	8
1.2.2.3. Dynamique spatiale indépendante de la densité.....	10
1.3. La morue (<i>Gadus morhua</i>) de l’Atlantique canadien	11
1.4. La morue du nord du golfe du St-Laurent	12
1.5. Objectifs de recherche	17
1.6. Hypothèses de recherche	18
1.7. Approche méthodologique.....	19
1.7.1. Analyse de la dynamique spatiale des populations de morue (1 ^{ère} étape)	21
1.7.2. Analyse de la dispersion en fonction des facteurs abiotiques et biotique (2 ^e étape)	24
1.7.3. Caractérisation du homing et la fidélité au groupe (3 ^e étape).....	24
CHAPITRE II.....	27

Sélection de l'habitat dépendante et indépendante de la densité chez la morue franche (<i>Gadus morhua</i>), basée sur les courbes d'agrégations géostatistiques dans le nord du golfe du Saint-Laurent.....	27
2.1. Introduction	33
2.2. Material and methods	35
2.2.1. Data sources	37
2.2.2. Theoretical considerations on spatial dynamics.....	38
2.2.3. Geostatistical aggregation curves.....	39
2.2.4. Variation of the space selectivity index with population size.....	41
2.2.5. Other spatial indices (centre of gravity and inertia).....	41
2.3. Results	43
2.3.1. Geographic distribution.....	43
2.3.2. Spatial dynamics of age groups.....	47
2.4. Discussion	54
CHAPITRE III	57
Comportement et mode de dispersion de la morue dans le nord du golfe du Saint-Laurent: résultats d'expériences de marquage.....	57
RÉSUMÉ	58
ABSTRACT	60
3.1. Introduction	62
3.2. Materials and methods.....	64
3.2.1. Study area	64
3.2.2. Tagging and recapture data	66
3.2.3. Environmental variables.....	66

3.2.4.	Spatial indices	68
3.2.5.	Statistical analysis	69
3.3.	Results.....	70
3.3.1.	Centre of gravity (<i>CG</i>) dispersal patterns, and environmental factors	71
3.3.2.	Relationships between the dispersion index, environmental factors, and biomass	76
3.4.	Discussion	79
CHAPITRE IV.....		84
Homing et cohésion des groupes chez la morue Atlantique (<i>Gadus morhua</i>), révélés par des expériences de marquage.....		84
RÉSUMÉ		86
ABSTRACT		88
4.1.	Introduction.....	90
4.2.	Materials and methods	92
4.2.1.	Study area.....	92
4.2.2.	Tagging and recapture data	94
4.2.3.	Establishing evidence of homing behaviour	94
4.2.4.	Estimating the probability of non-random matches.....	95
4.3.	Results.....	97
4.3.1.	Homing behaviour	100
4.3.2.	Probability of association occurring by chance	102
4.4.	Discussion	106
DISCUSSION GÉNÉRALE.....		110
5.	Discussion générale	112

5.1.	Dynamique spatiale de la morue	112
5.2.	Dispersion de la morue en fonction des facteurs abiotiques et biotiques.....	113
5.3.	Le homing et la fidélité au banc	115
5.4.	Implications pour la reconstruction du sous-stock de la division 4S	118
CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE.....		120
Conclusion générale		122
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES		128

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1: Indice annuel de sélectivité (Ssp) de la morue dans le golfe St-Laurent(4RS) et la zone 4R.	48
Tableau 2.2: Comparaisons par paires des type de dynamiques selon les courbes Q(T) pour la morue d'âge<4,4-6, et >6ans à petite échelle (zone 4R).	49
Tableau 3.1: Résumé des recaptures de morues dans le nord du golfe St-Laurent.	70
Tableau 4.1: Données de recaptures utilisées pour le test de Monte-Carlo pour la période 1984-1986.	98
Tableau 4.2 : Données de recaptures utilisées pour le test de Monte-Carlo pour la période 1996-2008.	99
Tableau 4.3 : Résultats du test d'association des morues recapturées, stratifiés par période.	104
Tableau 4.4: Résultats du test d'association des morues recapturées, stratifiés par 1, 2,3 ans après leur marquage dans la récente période (1996-2008).	105

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1: Les différents types de configuration. Les cercles représentent des sites qui sont occupés quand ils sont remplis. Les tiretés représentent les frontières des populations et les flèches les directions de dispersion.....	6
Figure 1.2: Représentation graphique du modèle de bassin de MacCall (1990).....	9
Figure 1.3: Carte de la zone d'étude indiquant les sous-divisions de l'OPANO pour le nord du golfe du Saint-Laurent.....	13
Figure 1.4: Tendances de la biomasse totale dans le nord du golfe du Saint-Laurent issue de l'analyse séquentielle des populations (Fréchet <i>et al.</i> , 2009)..	13
Figure 1.5: Parcours généraux de migration des morues du stock du golfe du St-Laurent. Tiré de Yvelin <i>et al.</i> (2005).	14
Figure 1.6: Les sous-populations de morue dans le nord du golfe du St-Laurent basées sur l'étude de la composition chimique des écailles.....	16
Figure 1.7: Diagramme schématique de la démarche méthodologique.....	20
Figure 1.8: Modèles de dynamique spatiale caractérisés par les courbes d'agrégation géostatistiques.....	23
Figure 2.1: L'aire de l'étude dans le golfe du Saint-Laurent (Organisation des Pêches Atlantique nord ouest divisions 4R et 4S).	36
Figure 2.2 : Densités relative par groupes d'âge de morue(a) <4 ans, (b) 4-6 ans, et (c) >6 ans pour les années 1991, 1993, 2001, 2006, et 2008. Le diamètre des cercles est proportionnel à la densité divisée par la densité maximale ($7.76 \times 10^3 \text{ kg km}^{-2}$) dans le relevé pour toutes les années.	44

- Figure 2.3: Densités relatives par groupes d'âge de morue (a) <4 ans, (b) 4-6 ans, et (c) >6 ans pour les années; 1996, 1999, et 2007. Le diamètre des cercles est proportionnel à la densité divisée par la densité maximale ($2.5 \times 10^3 \text{ kg km}^{-2}$) dans le relevé pour toutes les années. 46
- Figure 2.4: Courbes d'agrégation géostatistiques pour les groupes d'âge de morue (a) <4 ans, (b) 4-6 ans, et (c) >6 ans à petite échelle (Division 4R). Courbes Q(T) à gauche et P(T) à droite. Les courbes Q(T). 51
- Figure 2.5: Coordonnées géographiques du centre de gravité (\pm racine carrée de l'inertie) des densités de morue pour les groupes d'âge (a) <4 ans, (b) 4-6 ans, et (c) >6 ans. 53
- Figure 3.1: Golfe du Saint-Laurent avec les divisions de l'OPANO. La ligne grise représente l'isobathe de 200 m. 65
- Figure 3.2: Coordonnées géographiques du centre de gravité (CG, \pm racine carrée de l'inertie) des morues recapturées. 72
- Figure 3.3: Variation inter-annuelle de l'indice de dispersion (a), température moyenne au fond (b), salinité (c) et profondeur (d) aux positions de recapture. La barre d'erreur représente l'intervalle de confiance à 95%. Il n y a pas de données en 2003 puisque la pêche était fermée. 74
- Figure 3.4: Relation entre l'indice de dispersion et la température moyenne au fond (a), l'indice de favorabilité de l'habitat (b) et la biomasse âges 5+. 77
- Figure 3.5: Températures au fond en août (a) 1998, (b) 2006. Les points noirs représentent les positions des CTD utilisés dans l'extrapolation., (cercles) positions de recaptures de la morue, la couleur est en fonction de la température. 78
- Figure 4.1: Le nord du golfe du Saint-laurent et les divisions de l'Organisation des Pêches de l'Atlantique Nord-Ouest (OPANO). L'aire d'étude est le nord du golfe du

Saint-laurent, qui inclut les unités de gestion 3Pn, 4R et 4S. La ligne grise représente l'isobathe de 200 m..... 93

Figure 4.2: Courbes de distribution cumulatives des pourcentages de recapture en fonction de la distance parcourue, pour 1, 2 et 3 ans ± 15 jours après le marquage et pour les deux périodes (1984-1986 et 1996-2008). (a) deux saisons combinées (printemps et automne)..... 101

Figure 5.1: Synthèse des principaux résultats sur la dynamique et le comportement de la morue du nord du golfe du Saint-Laurent..... 117

Figure 5.2: Diagramme de scénarios possible pour la reconstruction du sous-stock de morue dans la division 4S de l'OPANO. 1 Scénario de résurgence local, 2 scénario de débordement par le phénomène de densité dépendance, 3 scénario de débordement par l'effet de densité indépendante et 4 le mélange des scénarios 2 et 3..... 119

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1. Problématique

La perte et la fragmentation des habitats sont devenues un souci dominant dans la biologie et l'écologie de la conservation. La fragmentation des habitats continus a souvent comme conséquence la réduction de la taille des populations, la perte de la variabilité génétique, et une sensibilité accrue à la stochasticité des variables démographique et environnementale. Ces dernières peuvent induire l'effondrement ou encore l'extinction de différentes populations et espèces (Carlton *et al.*, 1999; Dulvy *et al.*, 2003; Hutchings et Reynolds, 2004). Dans le milieu marin, en particulier, la compréhension de la dynamique et la structure spatiale des populations est depuis longtemps un sujet de préoccupation pour la compréhension des processus écologique et d'évolution des espèces (Hanski, 1998, 2008 ; Dieckmann *et al.*, 2000; Doebeli et Killingback, 2003; Lee et Speed 2010; Van Loon *et al.*, 2011).

En halieutique, le concept de structure géographique des populations est fondamental dans la compréhension de la dynamique des populations et l'identification de stocks est une composante intégrale de l'évaluation pour la gestion des pêcheries (Bailey, 1997 ; Begg *et al.*, 1999a,b ; Begg et Waldman, 1999). De nombreux travaux ont souligné l'importance de la prise en compte de la composante spatiale dans l'étude des écosystèmes marins exploités (Fréon et Misund, 1999 ; Wilen *et al.*, 2002 ; Wilen, 2004 ; Fréon *et al.*, 2005; Babcock *et al.*, 2005 ; Méthot *et al.*, 2005). Le degré de mélange entre les sous-populations, les processus par lesquels la dynamique des populations locales dépend des facteurs abiotiques, de la croissance des populations ou de la colonisation, et le degré de mouvements entre populations, demeurent des questions importantes en biologie halieutique (Bailey, 1997). De plus, la nouvelle donne du réchauffement global de la planète risque d'accroître toutes ces contraintes (Edwards et Richardson, 2004 ; Worm et Myers, 2004 ; Schiermeier, 2004 ; Stenevik et Sundby, 2007 ; Gröger et Fogarty, 2011).

La majorité des méthodes d'évaluation de stock modélisent la dynamique d'une population isolée et supposent des paramètres de production homogènes (Brêthes,

1990,1992 ; Cadrin et Friedland, 1999). Cependant des erreurs peuvent se produire si le modèle est appliqué sur plusieurs populations isolées ou seulement sur une portion de la population, en supposant une seule unité de stock (Bailey, 1997 ; Begg *et al.*, 1999a,b). La méconnaissance de la structure de population d'espèces exploitées peut conduire à la surexploitation ou encore à l'extinction de sous-populations moins productives ou moins abondantes. La compréhension de la dynamique spatiale des stocks devrait ainsi permettre de proposer de nouvelles approches de gestion, comme l'instauration d'aires marines protégées, par exemple (Clark, 1996 ; Pauly *et al.*, 1998).

Force est cependant de constater qu'il subsiste une méconnaissance de la structure spatio-temporelle des populations marines dans les différents écosystèmes en général, et celui du nord du golfe du Saint-Laurent en particulier. Les principaux instruments et approches de gestion et de conservation des ressources marines élaborés à partir des connaissances scientifiques accumulées, ne sont pas toujours définis de façon adéquate et leur mise en œuvre ne se fait pas toujours selon une approche de précaution telle que définie par le ministère des Pêches et des Océans (DFO, 2006).

La variabilité spatiale est présente dans toutes les phases du cycle de vie des individus (œufs, larves, juvéniles et adultes), par des phénomènes de dérive, rétention, advection, diffusion et migration, induits et contrôlés par une variété de facteurs biotiques et abiotiques. Cette variabilité peut être différente selon les phases de vie des espèces. L'hydrodynamisme apparaît comme un facteur dominant dans la variabilité des populations de poissons à travers des phénomènes de dérive et de rétention pendant la phase pélagique de leur développement (Werner *et al.*, 1997; Burke *et al.*, 1998 ;Van der Veer *et al.*, 1998; Jager, 2000). La variabilité de la structure spatiale peut être influencée par des facteurs comme la température et la profondeur (Gomes *et al.*, 1995; Mahon *et al.*, 1998; Swain *et al.*, 2003; Simpson et Walsh, 2004; Cote *et al.*, 2004), ou encore la salinité et l'oxygène (D'Amours, 1993; Tomkiewicz *et al.*, 1998; Jarre-Teichmann *et al.*, 2000 ; Maravelias, 2001 ; Neuenfeldt et Beyer,2003). D'autres facteurs liés au comportement de l'individu dans l'occupation de l'habitat peuvent jouer un rôle prépondérant dans la variation de

structure spatiale à différentes échelles (MacCall, 1990; Fréon et Misund, 1999 ; Croft *et al.*, 2003; Morris, 2003).

Du point de vue biologique, les populations marines tendent à se structurer et se distribuer à différentes échelles d'espace en fonction de la «favorabilité» (suitability) du milieu et cherchent à adapter leurs stratégies de développement - reproduction, dispersion, migration - aux cycles naturels de leur vie. Le succès dans l'occupation de l'espace se fera en fonction de la capacité des espèces à s'adapter en minimisant les facteurs négatifs de compétition et de prédation et en optimisant les compromis qu'elles doivent assurer entre les différentes contraintes biologiques et écologiques (Morris, 1987, 2006 ; Lévêque, 1995) et à leur capacité à subir des changements brutaux dans les facteurs environnementaux. L'habitat d'une espèce marine est fonction d'une variété de facteurs abiotiques (Perry *et al.*, 1994; Gotceitas *et al.*, 1997; Swain et Kramer, 1995; Swain *et al.*, 1998 ; Swain et Benoit, 2006), et biotiques (Piet *et al.*, 1998 ; Hill *et al.*, 2002; Hinz *et al.*, 2006 ; Lauria *et al.*, 2011) selon les exigences écologiques de l'espèce. Les patrons de la distribution et de l'abondance des espèces sont donc liés à la dynamique aux caractéristiques des habitats, aux mécanismes de dispersion, aux capacités de colonisation, ou encore aux flux de gènes et au pool génétique (Blondel, 1995 ; Bailey, 1997).

La distribution observée des populations est donc un résultat complexe de processus stochastiques et déterministes, et il existe, en écologie, différentes approches qui peuvent servir de cadre théorique pour analyser cette distribution.

1.2. Considérations théoriques

1.2.1. Concept de métapopulation

Une population naturelle occupant une aire suffisamment étendue peut être composée de plusieurs populations locales (Laurec et Le Guen, 1982 ; Blondel, 1995 ; Bailey, 1997 ; McQuinn, 1997). On parle alors de métapopulation, une entité plus vaste ayant la population locale comme unité fonctionnelle à l'intérieur de laquelle se passent la plupart des interactions (Diadov, 1998).

Cette théorie est devenue un outil puissant pour la prédiction du devenir des populations dans un environnement ou paysage fragmenté et elle est de plus en plus utilisée en écologie spatiale (Hanski, 1998 ; Grimm *et al.*, 2003). Elle désigne la composition fonctionnelle de populations reliées entre elles et permet la compréhension des effets de la fragmentation sur une espèce donnée. Selon Blondel (1995), ces populations sont spatialement structurées à toutes les échelles d'espace. Elles sont influencées par un ensemble de facteurs comme la surface occupée, la qualité de l'habitat, l'accessibilité aux ressources, la distance séparant les unités fonctionnelles, et le niveau d'hétérogénéité des habitats.

Selon Harrison (1991) et Blondel (1995), on peut essentiellement considérer cinq types de configurations selon les différents degrés de dépendance et d'interaction (Fig. 1.1): A) métapopulation de Levins : les populations locales ont toutes la même taille et interagissent dans un habitat fragmenté sur l'aire de distribution; B) populations isolées : semblable au modèle de métapopulation de Levins, mais il n'y a pas de mouvement entre les populations locales; C) population fragmentée ou en archipel : les habitats sont continus le long de l'aire de distribution des espèces, mais il y a une agrégation des populations locales; D) métapopulation centre-satellite : les habitats sont fragmentés à l'intérieur de l'aire de distribution, mais il y a seulement une population plus grande qui est la source des populations périphériques (satellites) ; E) un modèle mixte entre métapopulation centre-satellite (D) et population fragmentée (C).

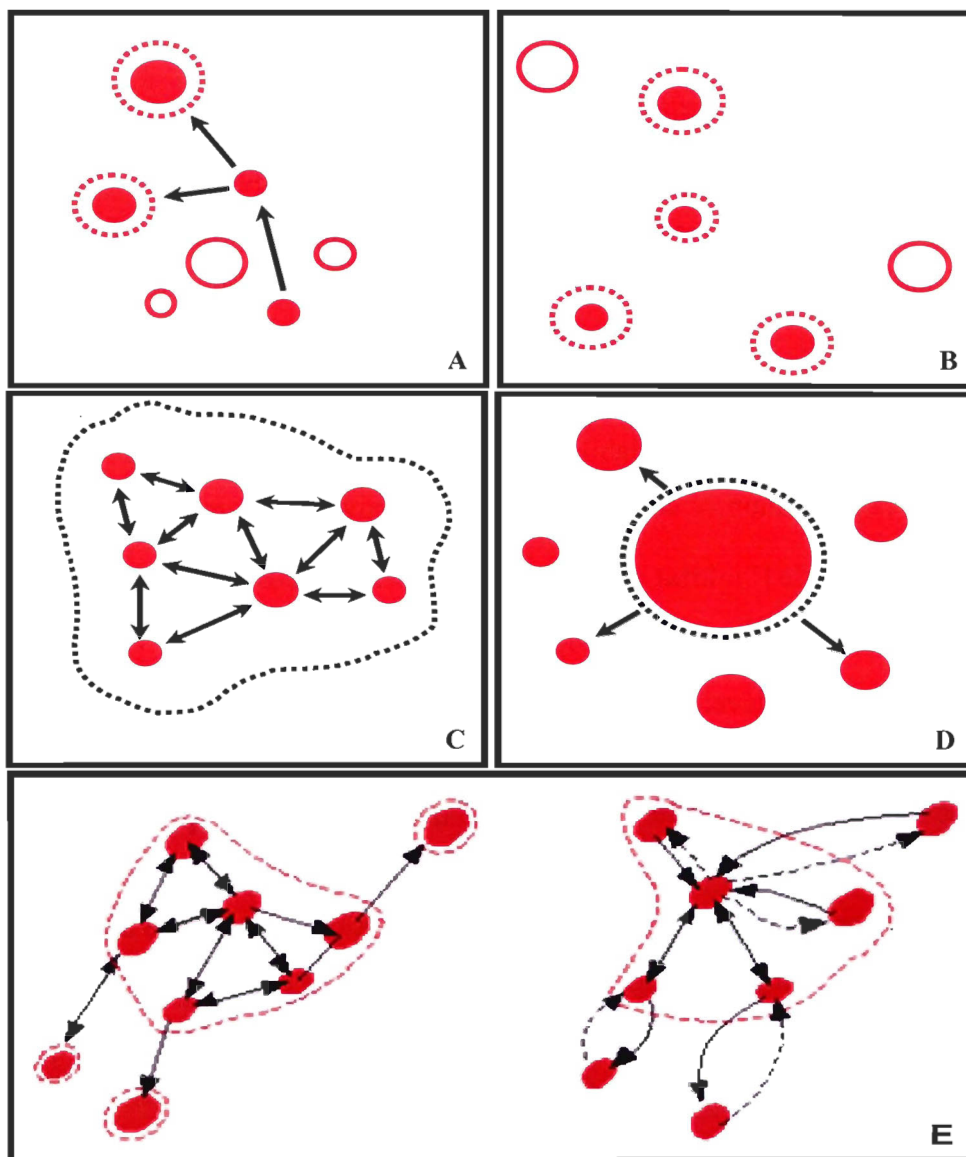


Figure 1.1: Les différents types de configuration. Les cercles représentent des sites qui sont occupés quand ils sont remplis. Les tiretés représentent les frontières des populations et les flèches les directions de dispersion (d'après Harrison, 1991 et Blondel, 1995). A) métapopulation de Levins; B) population isolée; C) population fragmentée; D) métapopulation centre-satellite; E) modèle mixte entre D et C (tiré de Blondel, 1995).

1.2.2. Modèles de dynamique spatiale

De nombreux travaux en écologie fonctionnelle et théorique ont comme sujet le choix de l'habitat par les espèces, comment les différentes espèces sont distribuées parmi les habitats locaux et comment les individus se répartissent temporellement parmi les différents habitats (MacCall, 1990 ; Fréon et Misund, 1999; Mello et Rose, 2005 ; Hanski, 2008; Bradbury *et al.*, 2008). Différents modèles de dynamique des populations dans des environnements hétérogènes ont été proposés. Ces modèles incluent les éléments agissant sur les individus comme la variabilité de l'habitat dans l'espace et dans le temps, la croissance de la population, le choix de l'habitat, le mouvement et la dispersion.

1.2.2.1. Sélection de l'habitat en fonction de la densité (DDHS)

Le modèle de la sélection d'habitat en fonction de la densité (density-dependent habitat selection) a été développé par Fretwell et Lucas (1970) et s'appuie sur les principes de la théorie de la distribution libre idéale (Fretwell et Lucas, 1970 ; MacCall, 1990 ; Stephens et Stevens, 2001). Cette théorie s'applique à différentes espèces et à de multiples habitats et elle suppose que les individus ont une information complète de l'environnement et qu'ils ont la capacité de se déplacer d'une concentration de ressource à l'autre sans coût additionnel. Selon ce modèle, la taille de la population et la densité locale sont les facteurs dominants qui influencent la sélection de l'habitat et par conséquent, la distribution relative d'une population dans un habitat donné. Les modèles de sélection d'habitat en fonction de la densité (DDHS) ont été conçus à l'origine pour des organismes terrestres et pour s'appliquer à différents types d'habitats, dont les habitats sont discontinus. Selon ce modèle, les habitats les plus favorables sont occupés en premier et les habitats marginaux sont colonisés au fur et à mesure de l'augmentation de l'abondance. Il nous permet donc d'expliquer les variations de la répartition géographique selon la taille de la population. Levin (1986) suggère qu'une formulation de modèle d'habitat continu est plus adéquate pour modéliser les systèmes aquatiques et pour étudier la dynamique et le comportement géographique des populations de poissons.

1.2.2.2. Modèle de bassin

Pour expliquer la répartition des espèces dans l'espace, MacCall (1990) a émis la « théorie du bassin ». La théorie ou le modèle de bassin est une extension du modèle DDHS. Il permet de mieux visualiser la structure et la distribution de la population par rapport à l'habitat. Le « paysage écologique » de l'espèce peut être représenté par un bassin : le fond correspond au milieu le plus favorable, les bords extérieurs aux milieux les moins favorables (Fig. 1.2). Les individus tendent à se diriger vers le fond (advection); ce milieu se remplit progressivement et il se produit une advection vers l'extérieur (moins favorable), en raison de la compétition; des phénomènes de diffusion traduisent des mouvements aléatoires vers et hors du milieu favorable. Le bassin se remplit du milieu le plus favorable vers les milieux les moins favorables. Le paysage océanographique étant irrégulier, il existe des zones sous-optimales où peuvent s'accumuler les individus. Toute sortie de cette zone devra se passer par des milieux non optimaux et donc représenter des coûts. Le modèle suppose donc, à la différence de la distribution libre idéale, que les individus n'ont pas une connaissance complète de leur environnement. Il s'agit encore, malgré tout, d'un modèle densité dépendant. On comprend bien, avec ce type de représentation, que l'aire de distribution est fonction de la taille de la population et de la forme du bassin. Ce modèle implique une relation entre l'abondance de la population et la surface occupée dans un habitat hétérogène. Cela a été observé pour des poissons de fond comme la morue (*Gadus morhua*) (Rose et Leggett, 1991 ; Swain et Wade, 1993 ; Swain et Sinclair, 1994 ; Robichaud et Rose, 2006) et la plie canadienne (*Hypoglossoides platessoides*) (Swain et Morin, 1996). Pour les poissons pélagiques, en revanche, le modèle de la sélection de l'habitat en fonction de la densité est le plus fréquemment invoqué pour expliquer les variations d'aire de distribution (Maury, 1998).

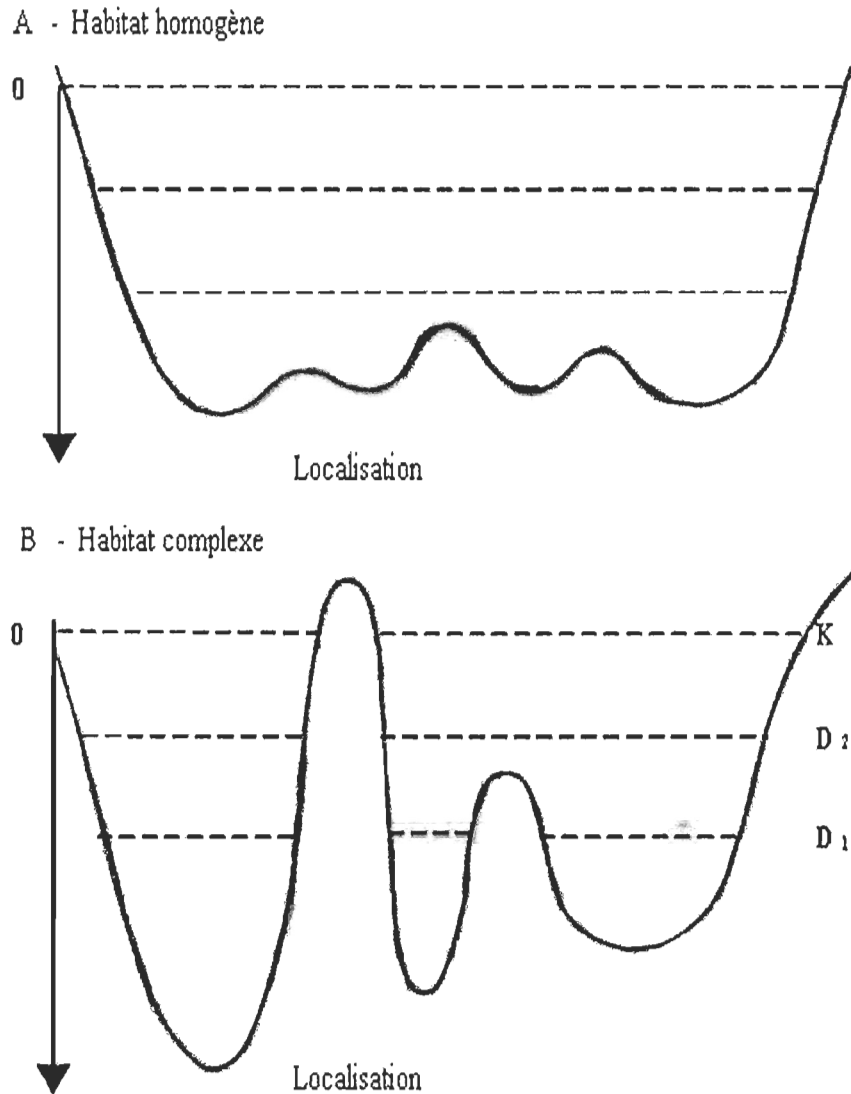


Figure 1.2: Représentation graphique du modèle de bassin de MacCall (1990). Le bassin est présenté avec deux niveaux de densité (D_1 et D_2) et K , capacité du milieu. À un niveau plus élevé (D_2) les populations occupent des habitats moins désirables. Le niveau de fitness augmente avec la profondeur du bassin. Le type A représente une situation où il y a un niveau élevé de dispersion entre les bassins. Le type B représente des situations d'isolement géographique imposé par des seuils de «favorabilité» plus ou moins élevés (bathymétrie, topographie du milieu, régime hydrologique, alimentation, etc.). Tiré de Bailey (1997).

1.2.2.3. Dynamique spatiale indépendante de la densité

Plusieurs travaux ont montré qu'il pouvait n'exister aucune relation entre l'abondance et la surface occupée et ont suggéré que les densités étaient limitées par les contraintes physiques de l'habitat (Atkinson *et al.*, 1997). Parmi les approches qui considèrent les caractéristiques physiques de l'environnement pour expliquer la répartition spatiale des espèces, on peut citer la théorie de la « triade » (Bakun, 1998; Agostini et Bakun, 2002), fondée sur l'étude de la dynamique des poissons pélagiques.

Des études comparatives de la climatologie de l'habitat des poissons ont identifié trois classes (d'où le terme de « triade ») de processus physiques dont la combinaison procure un habitat favorable à la reproduction (Bakun, 1998; Agostini et Bakun, 2002) :

- des processus d'enrichissement (upwellings, processus de mélange) ;
- des processus de concentration de la nourriture (convergences, formations frontales, stratification de la colonne d'eau) ;
- des processus de rétention qui favorisent le maintien à l'intérieur (ou qui favorisent la dérive vers) de l'habitat approprié.

L'importance des processus d'enrichissement est largement reconnue. En revanche, les processus de concentration sont moins abordés. Dans la mesure où la recherche de nourriture est une activité coûteuse en énergie, surtout pour des larves, les phénomènes physiques, en particulier les interfaces, qui favorisent la concentration de particules alimentaires, peuvent devenir critiques. Enfin, dans un environnement fluide où la dispersion est grande, la perte de premiers stades vitaux (œufs et larves) représente un gaspillage de ressources. Par conséquent, les populations de poisson tendent à se reproduire dans des zones et à des saisons où ces pertes seront minimales (Sinclair, 1988). Les concentrations de poissons sur des aires favorables particulières correspondraient, par ailleurs, à des phénomènes adaptatifs, les individus étant capables de retrouver ces sites, soit pour des raisons génétiques soit, pour une affinité pour ces zones, affinité « inculquée » (imprinted) lors des premiers stades de vie (Cury, 1994; Bakun, 2001). La capacité de revenir sur des sites favorables pourrait être due à certains individus qui guideraient le banc dans lequel les autres seraient « piégés » (« school trap effect », Bakun et Cury, 1999). La

disparition de ces individus pourrait alors entraîner l'abandon de certaines zones, même si elles sont *a priori* favorables. Dans le même ordre d'idée, on évoque aussi un effet d'entraînement des jeunes individus par les plus grands vers des aires plus favorables (ICES, 2007).

1.3. La morue (*Gadus morhua*) de l'Atlantique canadien

À partir des années 1970, on note un déclin général des poissons de fond au Canada (Zwanenburg et al., 2000). Le cas le plus flagrant est celui des stocks de morue franche (*Gadus morhua*) de l'Atlantique canadien (Cohen *et al.*, 1990; Hutchings et Myers, 1994; Myers *et al.*, 1996a,b) dont les prises sont passées de près de 500 000 tonnes à la fin des années 1980 à moins de 20 000 tonnes en 2009. La plupart des stocks ont connu une série de moratoires à partir de 1992, mais, malgré une réduction considérable des captures, les stocks de morue ne montrent pas de signe notable de récupération (Roughgarden et Smith, 1996 ; Myers *et al.*, 1997a; Hutchings, 2000).

Diverses hypothèses ont été proposées afin d'expliquer ce déclin, incluant la surexploitation (Myers et Cadigan, 1995 ; Myers *et al.*, 1996a; Sinclair et Murawski, 1997, Myers *et al.*, 1997b), des conditions environnementales défavorables (Dutil *et al.*, 1998 , 1999), des erreurs d'évaluation des stocks et des mauvaises pratiques de pêches (Walters et Maguire, 1996).

Devant cette situation, les biologistes ont été conduits à reconsidérer leur démarche. On remet notamment en question l'évaluation fondée sur des données d'abondances globales qui ont ignoré l'existence possible de sous-populations (Frank et Brickman, 2000). Cela remet en cause l'approche de gestion actuelle.

Il est clair que la structure des populations de morue de l'Atlantique canadien est complexe (Myers *et al.*, 1997c). Plusieurs travaux fondés sur les analyses de l'ADN montrent une structure complexe des populations de morue dans la région du Labrador et de Terre-Neuve (Ruzzante *et al.*, 1997, 1998, 1999; Bentzen *et al.*, 1996 ; Beacham *et al.*, 2000, 2002) et au large de la Nouvelle Écosse (Ruzzante *et al.*, 1999; Lage *et al.*, 2004). La structure complexe des populations de morue a été confirmée par d'autres travaux basés sur

les analyses chimiques des otolithes (Campana *et al.*, 1994; Campana et Gagné, 1995; Campana, 1999; Smith et Campana, 2010). Ces résultats suggèrent l'existence de différences significatives entre les populations de morue à l'échelle des bancs et des baies, appuyées par l'existence d'un patron spatio-temporel dans la ponte. Cela est associé à des barrières au flux génique entre des agrégations voisines, liées à une circulation tourbillonnaire induite par la topographie.

À partir de ces études génétiques, Smedbol et Wroblewski (2002) suggèrent la structure en métapopulation du stock de morue sur les Grands Bancs de Terre-Neuve et mettent en exergue l'implication de cette structure dans la reconstruction des différents stocks.

1.4. La morue du nord du golfe du St-Laurent

Le golfe Saint-Laurent est un écosystème historiquement très exploité. Entre les années 1960 et le milieu des années 1980, on a noté une augmentation de l'effort de pêche exercé sur les stocks. Dans le nord du golfe (divisions de l'OPANO 3Pn4RS) (Fig. 1.3), la biomasse reproductrice de morue est passée de 378 000 tonnes en 1983 à 32 000 tonnes en 2009 (Fig.1.4) (DFO, 2009). Cette baisse brutale a conduit à un moratoire de 1994 à 1997 puis en 2003. La situation est devenue très préoccupante de sorte que le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada a recommandé à deux reprises de classer la population de morue du nord du golfe du Saint-Laurent comme menacée (2005) ou en voie de disparition (2010) (COSEPAC, 2005, 2010). En parallèle au déclin de la biomasse, on observe également une contraction de la distribution géographique puisque la morue est devenue rare dans le secteur nord-ouest de l'île d'Anticosti et se concentre essentiellement le long de la côte ouest de Terre-Neuve (zone 4R). Malgré les mesures de gestion prises par le ministère des Pêches et des Océans (MPO), le stock de morue du nord du golfe reste à des niveaux historiquement bas et on pense que des composantes reproductrices pourraient avoir été perdues.

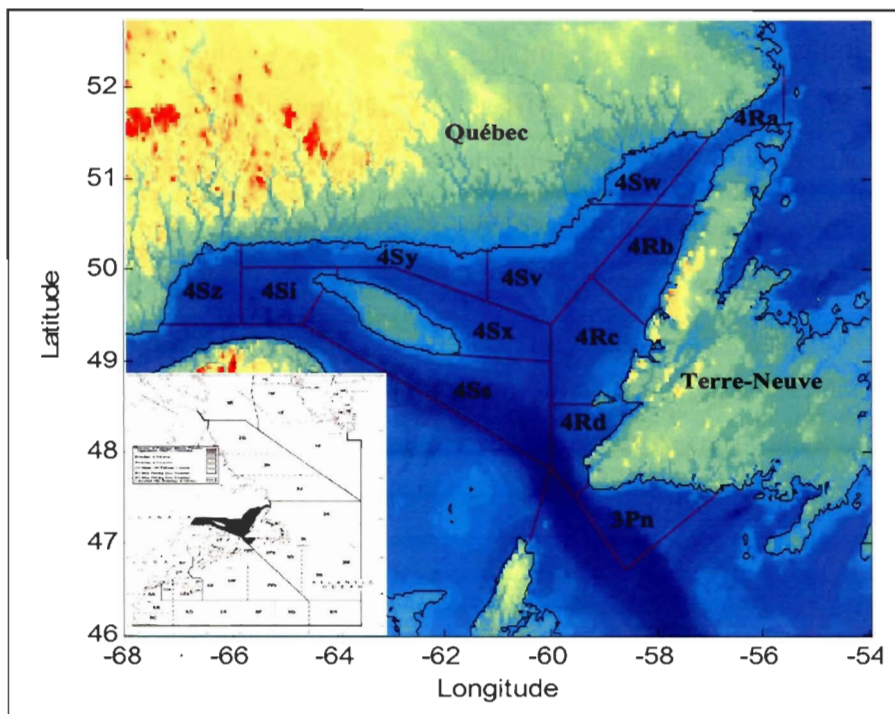


Figure 1.3: Carte de la zone d'étude indiquant les sous-divisions de l'OPANO pour le nord du golfe du Saint-Laurent.

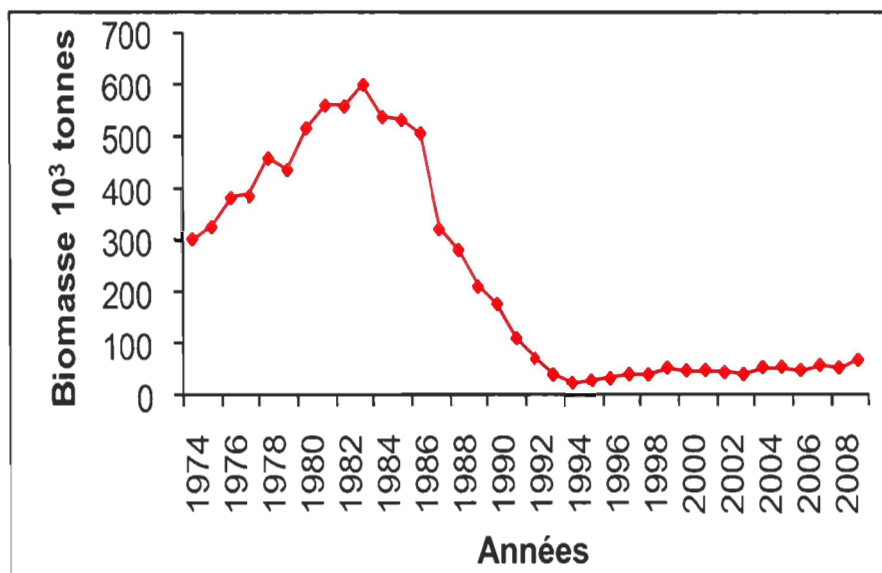


Figure 1.4 : Tendence de la biomasse totale dans le nord du golfe du Saint-Laurent issue de l'analyse séquentielle des populations (Fréchet *et al.*, 2009).

Le comportement migratoire de la morue a été particulièrement étudié (Minet, 1976; Templeman, 1974, 1979 ; Lear, 1984, 1988 ; Gascon *et al.*, 1990 ; Moguedet, 1994 ; Yvelin *et al.*, 2005), et les déplacements généraux de la population du nord du golfe du Saint-Laurent sont assez bien connus (Fig.1. 5).

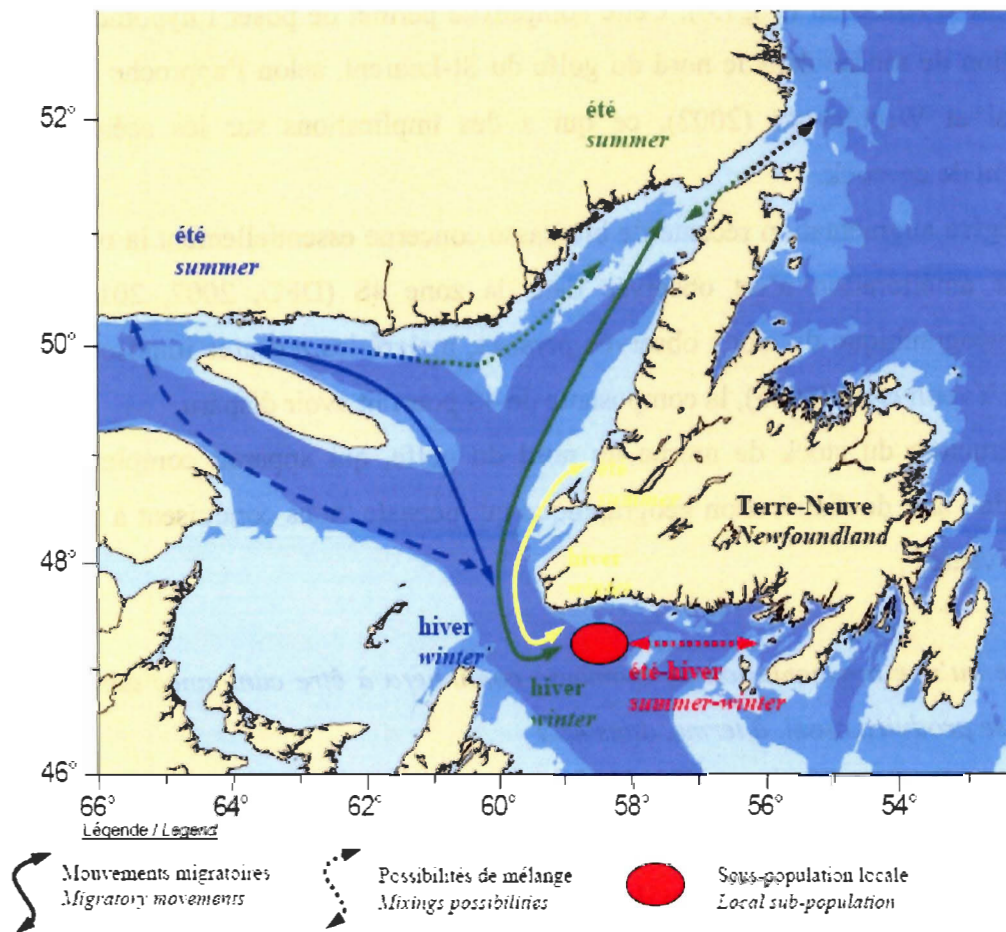


Figure 1.5: Parcours généraux de migration des morues du stock du golfe du Saint-Laurent. Tiré de Yvelin et al. (2005).

La structure de la population de morue du nord du golfe du Saint-Laurent n'est pas bien définie. Les données de marquage permettent de supposer la présence de sous-populations (Minet, 1976 ; Templeman, 1979 ; Gascon *et al.*, 1990, Yvelin *et al.* 2005). La complexité de cette structure a été confirmée par l'étude de la composition chimique des écailles (Sagnol, 2007). On aurait ainsi une composante résidente au sud de Terre-neuve (région 3Pn), au moins deux composantes dans la région 4R et une composante dans le secteur de l'île d'Anticosti (Fig.1.6). Cette complexité permet de poser l'hypothèse d'une métapopulation de morue dans le nord du golfe du St-Laurent, selon l'approche suggérée par Smedbol et Wroblewski (2002), ce qui a des implications sur les scénarios de rétablissement de ce stock.

La légère augmentation récente de biomasse concerne essentiellement la région 4R mais aucune amélioration n'est observée dans la zone 4S (DFO, 2007, 2010) et la contraction géographique du stock observée persiste, malgré les mesures imposées par le MPO. Selon Yvelin *et al.* (2005), la composante de 4S pourrait avoir disparu.

La structure du stock de morue du nord du golfe, qui apparaît complexe, et la contraction de l'aire de distribution géographique qui persiste, nous conduisent à poser les questions suivantes :

- *est-ce qu'une augmentation de biomasse continuera à être cantonnée dans 4R ou bien se produira aussi, à terme, dans 4S ?*
- *est-ce que la disparition possible de la composante 4S de la population sera compensée par un débordement de la biomasse de 4R ou bien devra-t-on attendre la résurgence de la sous-population locale ?*

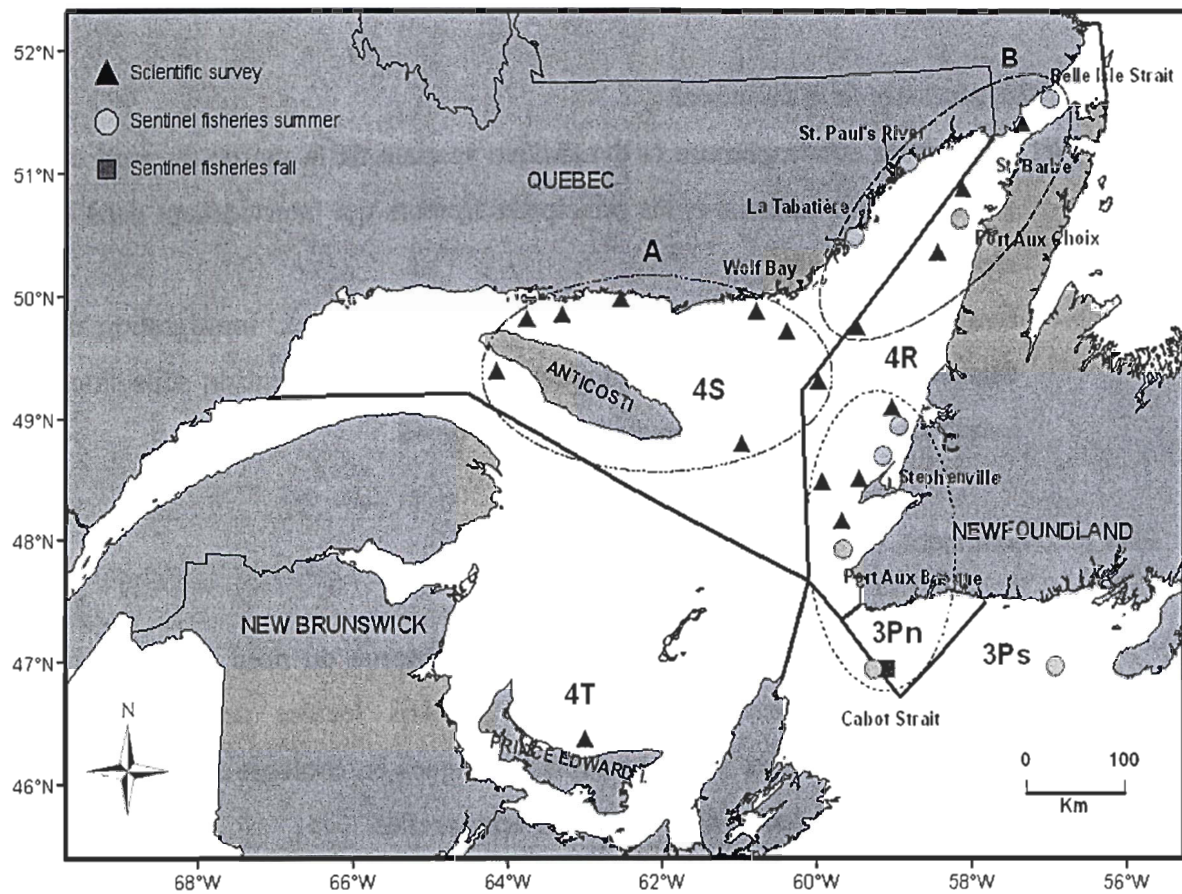


Figure 1.6: Les sous-populations de morue dans le nord du golfe Saint-Laurent basées sur l'étude de la composition chimique des écailles. (A) sous-population d'Anticosti, (B) sous-population du nord ouest de Terre Neuve, (C) sous-population du sud-ouest de Terre Neuve (Tiré de Sagnol, 2007).

1.5. Objectifs de recherche

Les objectifs généraux de la thèse sont :

- Déterminer et comprendre la dynamique spatiale de la morue du nord du golfe du Saint-Laurent et les principaux facteurs qui interviennent dans la répartition spatiale.
- Évaluer l'importance relative de la recolonisation (p.ex. immigration de morues à partir de 4R) et de la résurgence (rétablissement du sous-stock local) dans la reconstruction du sous-stock de 4S.

Plus spécifiquement, on a cherché à :

1. Analyser la dynamique spatiale de la population de morue du nord du golfe du Saint-Laurent, c.-à-d. la relation entre les variations locales de densité et d'abondance, en ayant recours à des concepts théoriques en écologie spatiale, tout en tenant compte des différentes échelles spatio-temporelles.
2. Caractériser la dispersion de la morue (mouvement) dans le nord du golfe du Saint-Laurent, et analyser l'influence des facteurs environnementaux et biotiques sur la dispersion à l'échelle de l'individu.
3. Caractériser le homing et analyser la dynamique de déplacement des bancs en tenant compte des échelles temporelles et spatiales.

1.6. Hypothèses de recherche

Le nord du golfe du Saint-Laurent présente des caractéristiques topographiques et hydrodynamiques bien particulières (Koutitonsky et Bugden, 1991 ; Bugden, 1991 ; Saucier *et al.*, 2003 ; Smith *et al.*, 2006). Il s'agit d'un écosystème hétérogène, dans lequel la dynamique et la structure spatiale de la population de morue peuvent être liées à la fragmentation de l'habitat ou aux gradients environnementaux (Bailey, 1997). Dans les environnements marins particuliers, la structure, l'abondance et la richesse des populations sont une fonction de la limite spatiale. La compréhension de l'importance des paramètres environnementaux sur le comportement de la morue dans cet environnement est importante pour évaluer l'importance relative de la recolonisation (immigration de morues à partir de 4R) et de la résurgence (rétablissement du sous-stock local) dans la reconstruction du sous-stock de 4S. Les données provenant des relevés scientifiques de chalutage de fond du MPO et les données de marquage permettent de supposer l'existence d'une dynamique spatiale particulière qui s'exprime dans la structure de la population de morue.

À partir de ces constats, les hypothèses de recherche de cette thèse sont les suivantes :

- 1) La dynamique spatiale de la morue influence la structure de la population à des échelles spatio-temporelles différentes.
- 2) La dispersion de la morue est influencée à la fois par des facteurs environnementaux et biotiques.
- 3) Il existe une association non aléatoire entre les individus du même banc qui persiste dans le temps et se maintient durant les migrations sur des grandes distances (« school trap effect »).

1.7. Approche méthodologique

Afin de pouvoir apporter des éléments de réponse à la problématique et la vérification des hypothèses de recherche, nous avons structuré la démarche méthodologique selon trois étapes (Fig. 1.7), à savoir : 1) analyse de la dynamique spatiale interannuelle de la morue du nord du golfe du Saint-Laurent, à partir des données recueillies lors des campagnes scientifiques de chalutage de fond du MPO réalisées chaque année au mois d'août; 2) analyse de la dispersion de la morue en fonction des facteurs environnementaux (température, salinité et profondeur) à partir des données de marquage provenant de campagnes effectuées par le MPO de 1995 à 2008; et 3) caractérisation du homing ainsi que la fidélité au banc, à partir des données de marquages réalisées à deux périodes correspondant aux années 1983 à 1986 et aux années récentes, soit 1995 à 2008. Les résultats de ces trois étapes complémentaires sont ensuite intégrés pour répondre à la problématique (Fig. 1.7). Finalement, des perspectives de reconstruction du stock de morue du nord du golfe du Saint-Laurent sont discutées, plus spécialement en ce qui concerne le sous-stock de la côte nord du golfe (Division 4S de l'OPANO).

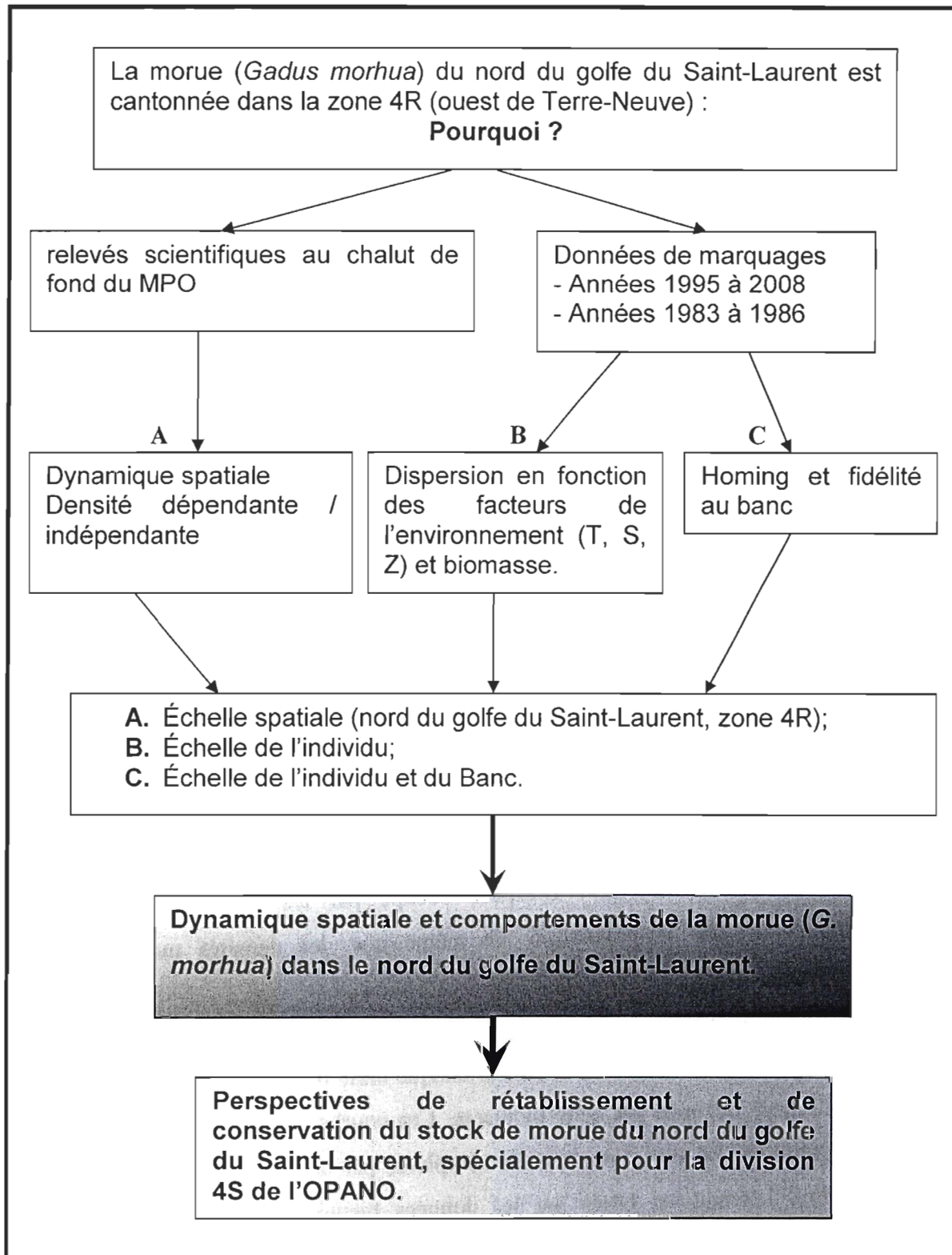


Figure 1.7: Diagramme schématique de la démarche méthodologique.

1.7.1. Analyse de la dynamique spatiale des populations de morue (1^{ère} étape)

Nous cherchons dans cette étape à étudier la dynamique spatiale de la morue du nord du golfe du Saint-Laurent en fonction de la densité par groupes d'âges selon l'approche décrite par Petitgas (1996, 1998), basée sur des courbes d'agrégation géostatistiques, ou courbes de concentration. La variété de dynamiques spatiales observées chez les espèces marines peut être illustrée par quatre grands modèles (Petitgas, 1998 ; Shepherd et Litvak 2004) qui décrivent les modes de répartition de la population locale et illustrent les changements de la densité par rapport à l'abondance totale (Fig.1.8) :

- Dynamique de densité différentielle (D_1) : l'espace occupé par les poissons reste constant quelle que soit l'abondance. Une augmentation de l'abondance est associée à une augmentation de la densité des poissons dans un ou plusieurs sous-espaces spécifiques, la densité restant à peu près identique entre les autres espaces ;
- Dynamique de densité proportionnelle (D_2) : l'espace occupé par les poissons est constant quelle que soit l'abondance. Une augmentation de l'abondance est associée à une augmentation de la densité sur tous les points de l'espace, mais la densité est identique en chaque point;
- Dynamique de densité constante (D_3) : l'espace occupé par les poissons varie avec l'abondance, mais la densité de la population est constante;
- Modèle de bassin (D_4) : L'espace occupé par les poissons varie avec l'abondance de la population de même que les densités maximales et moyennes.

La détermination de ces modèles repose sur des courbes représentant la biomasse et la proportion de la biomasse totale observées sur chaque unité de surface en fonction de la proportion de l'espace occupée par cette biomasse. Ces courbes permettent de définir un indice de concentration. Ensuite, l'étude a été complétée par un indice spatial (centre de gravité et inertie). L'étude est basée sur les données recueillies lors des campagnes scientifiques de chalutage de fond du MPO réalisées annuellement au mois d'août. Cette première étape représente le premier chapitre de la thèse et nous a permis d'explorer la

dynamique spatiale de la morue en considérant deux échelles spatiales différentes, échelle du nord du golfe (Divisions 4RS de l'OPANO) et une plus petite échelle, la côte ouest de Terre-Neuve (Division 4R de l'OPANO). Ce premier chapitre été publié dans ICES Journal of Marine Science en 2010.

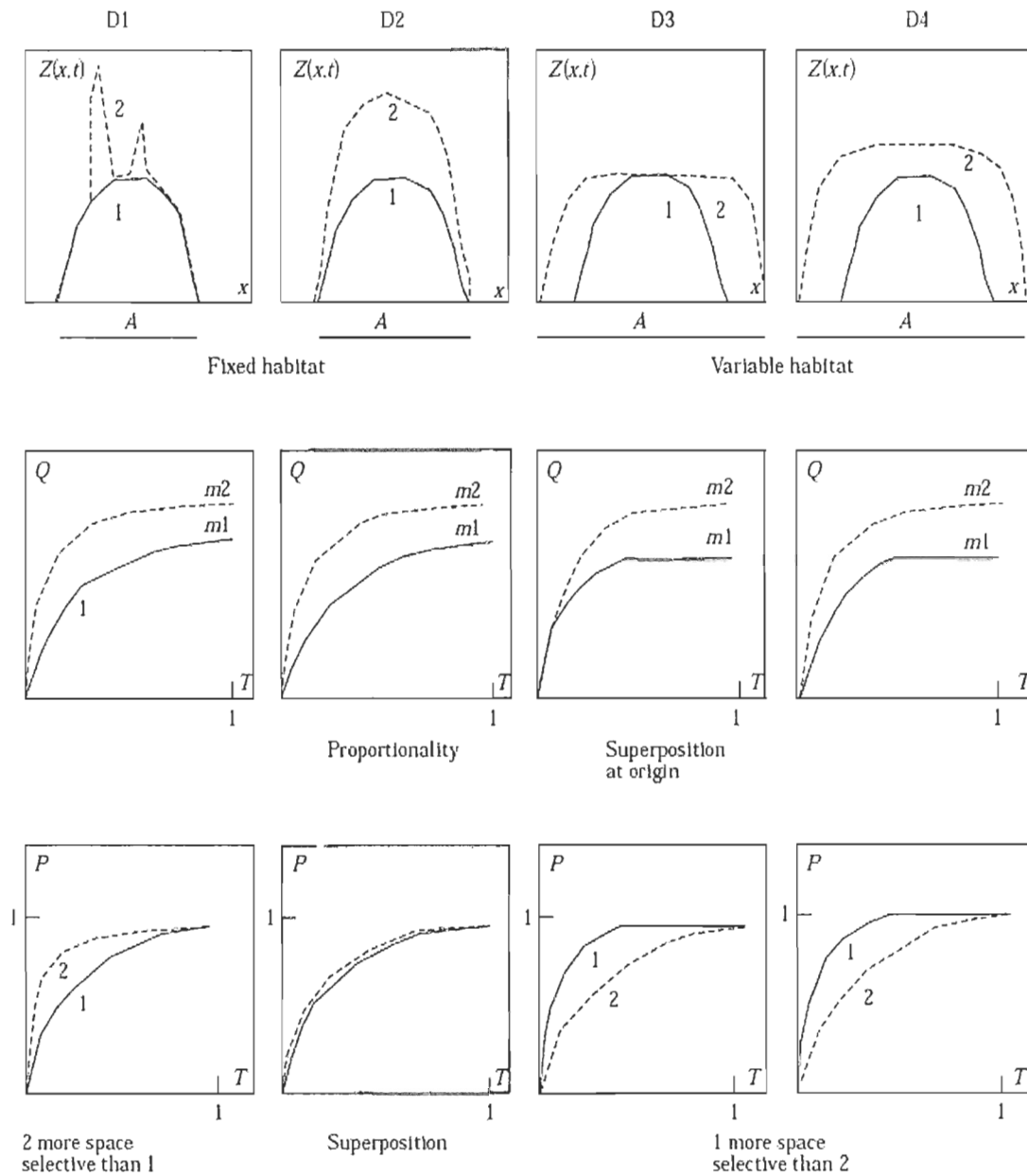


Figure 1.8: Modèles de dynamique spatiale caractérisés par les courbes d'agrégation géostatistiques. $Q(T)$ et $P(T)$, Biomasse et proportion de biomasse en fonction de la proportion de surface occupée pour deux années contrastées. D_1 modèle de densité différentielle, D_2 densité proportionnelle, D_3 densité constante et D_4 modèle de bassin. D_1 , D_2 modèles de densité indépendance et D_3 , D_4 modèle de densité dépendance. Tiré de Petitgas (1998).

1.7.2. Analyse de la dispersion en fonction des facteurs abiotiques et biotique (2^e étape)

On a cherché à caractériser le comportement de dispersion (mouvement) de la morue du nord du golfe du Saint-Laurent à l'échelle de l'individu, ainsi que les facteurs qui peuvent influencer ce comportement. La base de données de marquage correspondant à la période récente (1996-2008) a été utilisée pour cette étude. Les recaptures ayant effectué au moins un cycle de migration (c.-à-d. les recaptures ayant un an de liberté ou plus après le marquage) sont analysées à partir de deux indices spatiaux. Les données ont permis de calculer le centre de gravité et l'inertie, et un indice de dispersion ou de concentration selon l'approche proposée par Dagnelie et Florins (1991). De plus, un indice de « favorabilité » du milieu basé sur les températures préférentielles de la morue a été élaboré. Finalement, en ayant recours à des analyses statistiques avec des modèles linéaires (anova et régression), nous avons examiné la relation entre l'indice de dispersion et les facteurs abiotiques (température, salinité et profondeur) et biotique (biomasse). L'étude a permis de mettre en évidence les facteurs qui influencent le comportement de dispersion de la morue dans le nord du golfe du Saint-Laurent. Cette étape représente le deuxième chapitre de la thèse, qui a fait l'objet d'une publication sous presse dans le *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.

1.7.3. Caractérisation du homing et la fidélité au groupe (3^e étape)

Dans cette étape, nous cherchons à examiner le phénomène du homing ainsi que celui de la fidélité au banc. Deux périodes de données de marquage correspondant aux années 1984 à 1986 et aux années récentes (1996 à 2008) ont été exploitées pour cette étude. Seules les morues recapturées ayant effectué au moins un cycle de migration (c.-à-d. les recaptures ayant un an de liberté ou plus après le marquage) ont été considérées. D'une part, nous avons estimé le homing avec une fenêtre de plus ou moins 15 jours par rapport à la date de marquage pour les périodes et les saisons (été, printemps, automne). Dans cette étude, les morues recapturées au même endroit et au même moment dans les années subséquentes sont considérées comme ayant fait du homing. En d'autres termes, le homing

est la fidélité à des endroits précis pendant le processus de migration. Cette définition correspond à celle de Gerking (1959) qui a défini le homing comme «le choix des poissons de retourner à un endroit préalablement occupé au lieu d'aller à d'autres lieux aussi probables». Un test statistique de comparaison a été effectué entre les périodes et les saisons afin d'examiner le comportement de homing dans le temps.

D'autre part, une hypothèse selon laquelle la fréquence du nombre de poissons recapturés ensemble provenant du même marquage se fait au hasard a été testée pour les deux périodes considérées selon la démarche proposée par MacKinnell *et al.* (1997). L'hypothèse nulle suppose qu'un groupe de poissons recapturés ensemble est le résultat d'un mélange aléatoire d'individus issus de différents événements de marquage. Ces résultats nous ont permis à la fois de mettre en évidence le comportement du homing et celui de la fidélité au groupe de morue dans le nord du golfe Saint-Laurent. Cette étude représente le troisième chapitre de la thèse qui correspond à un article soumis au *Journal of Fish Biology*.

CHAPITRE II

Sélection de l'habitat dépendante et indépendante de la densité chez la morue franche (*Gadus morhua*), basée sur les courbes d'agrégations géostatistiques dans le nord du golfe du Saint-Laurent

Density-independent and -dependent habitat selection of Atlantic cod (*Gadus morhua*) based on geostatistical aggregation curves in the northern Gulf of St Lawrence

Article Publié dans ICES Journal of Marine Science

Tamdrari, H., Castonguay, M., Brêthes, J-C., and Duplisea, D. 2010. Density-independent and-dependent habitat selection of Atlantic cod (*Gadus morhua*) based on geostatistical aggregation curves in the northern Gulf of St Lawrence. ICES Journal of Marine Science, 67(8): 1676-1686. doi:10.1093.icesjms.fsq108.

RÉSUMÉ

Nous avons examiné les relations entre la densité locale et l'abondance des populations de morue Atlantique (*Gadus morhua*) dans le nord du golfe du St-Laurent (Canada) à l'échelle du nord du Golfe (4RS), et également à l'échelle de la subdivision (4R) où le stock s'est concentré depuis son effondrement au début des années 1990. Des relations ont été analysées au moyen de courbes d'agrégation géostatistique calculées pour deux échelles spatiale (4RS et 4R), et entre les années d'abondance contrastées. Les courbes ont été interprétées en termes de quatre modèles conceptuels de dynamique spatiale: les modèles **D₁** et **D₂**, influencés principalement par l'hétérogénéité de l'environnement, et les modèles **D₃** et **D₄**, dans laquelle le comportement individuel est influencé par la densité locale. À l'échelle du nord du golfe du Saint-Laurent, la population de morue suit le modèle **D₂** pour toutes les années et les groupes d'âge, et elle est influencée par des facteurs abiotiques. Dans la zone (4R), on retrouve les quatre modèles théoriques. Cependant, le modèle de bassin ou le modèle de densité dépendent (**D₄**) a dominé de 2006 à 2008. L'année 2006 semble être essentielle parce qu'elle coïncide avec l'expansion de la population de morue dans son ancien habitat de l'ouest du Golfe (4S).

Mots Clés : Populations de poissons de fond effondrées, sélection d'habitat, dynamiques spatiales, reconstruction des stocks.

ABSTRACT

Relationships were sought between local density and population abundance of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf of St Lawrence (Canada) over its entire area (4RS), and also within a subarea (4R) where the stock has concentrated since it collapsed during the early 1990s. Relationships were analysed using geostatistical aggregation curves computed within the two areas between years of contrasting abundance levels. The curves were interpreted in terms of four conceptual models of spatial dynamics: models **D₁** and **D₂**, forced mainly by environmental heterogeneity, and models **D₃** and **D₄**, in which individual behaviour is influenced by local density. Over the entire area, the cod population follows the **D₂** model for all years and age groups, and it is influenced by abiotic factors. Within the subarea, all four models applied, and the density-dependent basin model (**D₄**) dominated from 2006 to 2008. The year 2006 seems to be pivotal because it coincides with the expansion of the cod population into its former area in the western Gulf (4S).

Keywords: depleted groundfish populations, habitat selection, spatial dynamics, stock rebuilding.

2.1. Introduction

An important goal in ecology is to understand the distribution patterns of organisms in relation to the available habitat and to determine what spatial structure reveals about ecological processes (Dieckmann *et al.*, 2000; Doebeli and Killingback, 2003). Much work to date has emphasized the importance of considering the spatial component in understanding exploited marine ecosystems as well as the temporal and spatial scales of variations within those ecosystems (Babcock *et al.*, 2005; Fréon *et al.*, 2005). Moreover, the choice of habitat by marine fish depends on a variety of biotic and abiotic factors (Swain *et al.*, 1998; Swain and Benoît, 2006). Hydrodynamics play an important role in the spatial variability of fish populations through the phenomena of drift and retention during the pelagic phase of organism development (van der Veer *et al.*, 1998; Bakun, 2001). Changes in spatial structure may be associated with temperature, depth (Castonguay *et al.*, 1999; Cote *et al.*, 2004; Gaertner *et al.*, 2005), salinity, or oxygen concentration (D'Amours, 1993; Neuenfeldt and Beyer, 2003). Other factors related to individual behaviour affect the spatial distribution at different scales (Fréon and Misund, 1999; Morris, 2003).

Ecological patterns in species distribution and abundance are linked to habitat characteristics, dispersal mechanisms, colonizing abilities, gene flow, and genetic structure (Blondel, 1995; Bailey, 1997). The ability to occupy available habitat depends on how well individuals and populations can minimize the negative factors of competition and predation and optimize the compromises between biological and environmental constraints (Morris, 1987; Lévêque, 1995).

Relationships between abundance and the geographic distribution of populations have been studied using dispersion indices and geostatistical analyses. They can provide information on the underlying mechanisms of habitat selection (Fréon and Misund, 1999). Habitat selection based on density-dependence has been described for pelagic species (MacCall, 1990; Fréon and Misund, 1999) and groundfish (Swain and Wade, 1993; Swain and Morin, 1996; Woillez *et al.*, 2007; Spencer, 2008). The ideal free distribution theory

has been proposed to explain the distribution of fish populations (Fretwell and Lucas, 1970; Stephens and Stevens, 2001). The theory assumes that individuals have a complete knowledge of their environment, being free to move between habitats and to adopt the foraging strategy that maximizes net energy intake per unit of time. Therefore, if fish populations follow the ideal free distribution, the expectation is that only the best foraging habitats would be occupied at low abundance. As abundance increases, individuals should start to occupy less optimal habitats, because intraspecific competition would reduce the desirability of the best habitats. As a result of such behaviour, the population range should expand with population size. In a fisheries context, if a population follows the ideal free distribution, then as population size decreases, a unit of optimally targeted fishing effort would remove an increasingly larger proportion of the population, i.e. catchability increases with decreasing population size (Atkinson *et al.*, 1997; Swain and Benoît, 2006). This underscores the importance of conducting spatially explicit assessments of fisheries to support the implementation of appropriate management measures. The implications for the conservation of fish stocks then become obvious, and the classic economic argument in fisheries science theory that non-profitability of fisheries with decreasing stock size will limit overexploitation of stocks (Paloheimo and Dickie, 1964) could then become flawed.

The northern Gulf of St Lawrence Atlantic cod (*Gadus morhua*) stock [Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) divisions 3Pn4RS] was at one time the second largest cod stock in North America, with as much as 100 000 t of cod taken from it in some years (Chouinard and Fréchet, 1994). Largely because of overfishing, the stock collapsed in the early 1990s to about 10% of historical peak biomass, which had been recorded just ten years earlier (Savenkoff *et al.*, 2007). Biomass then increased through the moratorium that was placed on the fishery (1994–1996) up to about 1999, then was stable at a relatively low level until two stronger year classes were produced in 2004 and especially in 2006 (DFO, 2009). Notwithstanding these two year classes, current biomass remains substantially below the levels of the late 1980s and early 1990s. Along with the collapse, there was a contraction in the area occupied by the stock, and most of the remaining biomass was concentrated along Newfoundland's west coast (Division 4R). It is possible

that spawning components (substocks) may have been lost (Swain and Castonguay, 2000; Yvelin *et al.*, 2005). Since 1997, the commercial catch from the stock has fluctuated between 3300 and 7200 t (except for 400 t in 2003, when a second moratorium of a single year was in effect). Fréchet *et al.* (2009) provide more information on the fishery and abundance trends of this stock.

In the context of a recovery strategy and better management of fisheries, it is important to understand how this particular cod stock could return to its previous geographic distribution. Using data from the summer scientific bottom trawl survey carried out from 1991 to 2008 by the Department of Fisheries and Oceans (DFO), Canada, we here analyse the relationship between local density and total abundance over time for northern Gulf cod with geostatistical aggregation curves (Petitgas, 1998). The dynamics were contrasted at two spatial scales: the entire historical area of the stock, and within a subarea where cod have persisted despite notable population fluctuations.

2.2. Material and methods

The Gulf of St Lawrence is a semi-enclosed sea connected to the North Atlantic Ocean through Cabot Strait in the southeast and through the Strait of Belle Isle in the northeast. Its bathymetry is dominated by the Laurentian Channel, a glacially deepened trough that divides it into two distinct systems: deep northern and shallow southern (Koutitonsky and Bugden, 1991). The study area here is the northern Gulf of St Lawrence (NAFO divisions 4RS), a total surface area of 103 812 km² (Figure 2.1). The northern Gulf is physically and topographically heterogeneous (Koutitonsky and Bugden, 1991), and it consists of four distinct areas: a shallow shelf (<100 m) on the west coast of Newfoundland, a shelf on Québec's North Shore characterized by uneven topography, the Laurentian Channel, which extends from Cabot Strait to the centre of the Gulf and is up to 500 m deep, and the Esquiman Channel, which connects the Laurentian Channel to the Strait of Belle Isle to the north, with an average depth of about 200 m.

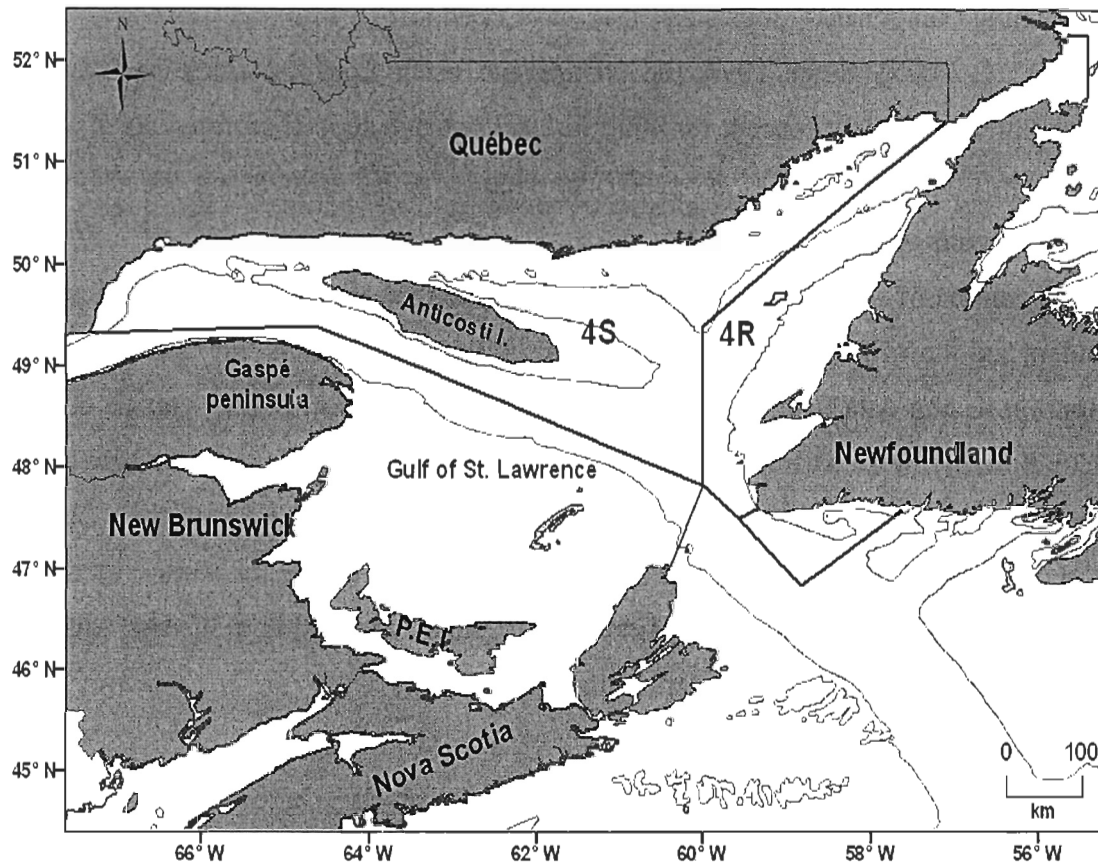


Figure 2.1:

-L'aire de l'étude dans le golfe du Saint-Laurent (Organisation des pêches de l'Atlantique Nord-Ouest division 4R et 4S).

-The study area in the Gulf of St Lawrence (Northwest Atlantic Fisheries Organization divisions 4R and 4S).

The circulation in the Gulf is estuarine, governed by freshwater flow from the St Lawrence River and its tributaries and the deep saline water of Atlantic origin flowing upstream in the deepest part of the Laurentian Channel, while waters from the Labrador Shelf penetrate through the Strait of Belle Isle (Koutitonsky and Bugden, 1991; Saucier *et al.*, 2003) and contribute to the formation of intermediate waters. The water column of the Gulf consists of three distinct water masses. The Atlantic deep waters on the bottom are relatively stable, with salinity near 34 and temperatures of 4–6°C. The waters of the cold intermediate layer (CIL) are characterized by low temperature (–2 to 0°C) and salinity between 32 and 33 (Koutitonsky and Bugden, 1991; Saucier *et al.*, 2003). The warmer surface layer, the thickness of which can reach 40 m, has large seasonal variations in temperature and salinity. It forms in spring and disappears during winter. The low temperatures and the thickness of the CIL, which varies between 100 and 150 m, may potentially hinder the migrations of several fish species, including adult cod.

2.2.1. Data sources

Summer research bottom trawl surveys in NAFO divisions 4RS are conducted annually in August by the Department of Fisheries and Oceans, Canada. A stratified random survey design is used (Gagnon, 1991). Between 163 and 238 fishing stations are occupied each year over 32 strata. From 1990 to 2003, the survey was conducted on board the RV “Alfred Needler” using a URI trawl with a 19 mm liner in the codend (24-min tows). Since 2004, however, the survey has been conducted on the RV “Teleost”, which is equipped with a Campelen 1800 trawl with 13-mm liner (15-min tows). The URI trawl data were converted to Campelen trawl data based on comparative fishing experiments held in 2004 and 2005 (Bourdages *et al.*, 2007). Annual estimates of trawlable biomass by division are obtained using the STRAP procedure (Smith and Somerton, 1981), which is the common method used by DFO to analyse data from bottom trawl surveys.

The present work focused on the years 1991, 1993, 1996, 1999, 2001, and 2006–2008, to obtain a maximum biomass contrast and to keep the area sampled constant (30 depth

strata covering together 82 327 km²). In all, 30 strata were covered, 85% of the total area (96 565 km²) sampled in the northern Gulf of St Lawrence.

To limit small-scale random variation, the sampling unit was the stratum. An average catch (kg) per tow was calculated for each stratum (catch per unit effort, cpue), considered in this study to be a “sample”. Knowing the average swept area per tow and per stratum s , the cpue values were transformed into densities z using the relationship $z = \text{cpue}/s$ (kg km⁻²).

2.2.2. Theoretical considerations on spatial dynamics

The present work is based on geostatistical aggregation (or concentration) curves, which are statistical tools derived from mining science (Matheron, 1981). Geostatistical tools have been used increasingly in fisheries and marine ecology, either to optimize sampling strategies (Petitgas, 1996) or stock assessment (Fernandes and Rivoirard, 1999; Rivoirard *et al.*, 2000), or to map the distributions and spatial patterns of fish (Simard *et al.*, 1992; Petitgas, 1998; Stelzenmüller *et al.*, 2004; Woillez *et al.*, 2007; Doray *et al.*, 2008; Barange *et al.*, 2009). Mathematical formulations of the aggregation curves were originally proposed by Matheron (1981) and further adapted by Petitgas (1998) to fisheries data.

The types of spatial dynamics observed in marine species can be illustrated by four main models (Petitgas, 1998; Shepherd and Litvak, 2004) that describe the distribution patterns of the local population and illustrate the changes in density compared with total abundance. These are outlined below.

Dynamic D₁ – The area occupied by fish remains constant. An increase in population abundance is associated with an increase in fish density in one or several specific subareas, but densities elsewhere do not vary. In this case, local environmental effects favour an increase in local fish density.

Dynamic D₂ – The area occupied by fish remains constant. An increase in population abundance is associated with an increase in fish density at all points, but density remains a

constant proportion of population abundance. This dynamic was referred to as the proportional density model by Hilborn and Walters (1992). Local fish density changes at the same rate as population abundance.

Dynamic D₃ – The area occupied by fish increases with population abundance while fish density remains constant. This dynamic was referred to by Hilborn and Walters (1992) as the constant density model.

Dynamic D₄ – The area occupied by fish as well as fish density vary with population abundance. Local density does not change at the same rate as population abundance, and maximum density increases with abundance.

Models **D₁** and **D₂** imply that the area occupied by a population is independent of its abundance, i.e. there is no significant correlation between abundance and distribution area. Models **D₃** and **D₄** imply a density-dependent geographic distribution, i.e. the area of distribution is positively correlated with total abundance. Model **D₄** corresponds to the “basin theory” proposed by MacCall (1990).

2.2.3. Geostatistical aggregation curves

In order to define a population’s spatial dynamics in terms of the theoretical models, curves were built representing the biomass and the proportion of total biomass observed on each surface unit as a function of the proportion of space occupied by the biomass. For this study, the surface unit was the stratum. Knowing cod densities z_i in each stratum i , the densities are ranked in descending order and biomass (density \times stratum area a_i) are cumulated to obtain the cumulative biomass:

$$Q(z_p) = \sum_{i=1}^p a_i z_i . \quad (1)$$

The corresponding cumulative proportion of biomasses is then

$$P(z_p) = \frac{Q(z_p)}{Q(z_n)} = \frac{\sum_{i=1}^p a_i z_i}{\sum_{i=1}^n a_i z_i}, \quad (2)$$

where n is the total number of strata. The proportion of total area corresponding to the p densest strata is given by

$$T(z_p) = \frac{\sum_{i=1}^p a_i}{\sum_{i=1}^n a_i}. \quad (3)$$

$Q(z_p)$ measures the maximum fish biomass present in a proportion $T(z_p)$ of the total survey area. It is expressed in kg and ranges between 0 and the total fish biomass in the area (Q_{\max}). P and T vary between 0 and 1. $P(T)$ is the cumulative function of the proportion of the biomass $P(z_p)$ for each area proportion $T(z_p)$.

Two types of curve are drawn: $Q(T)$ as a function of $T(z_p)$, and $P(T)$ as a function of $T(z_p)$. The concavity of the $Q(T)$ and $P(T)$ curves is described by a dispersion parameter that characterizes the spatial distribution of abundance, so represents a space selectivity index Ssp . Ssp is calculated from the $P(T)$ curves using the following discrete approximation formula:

$$Ssp = 2 * \left[\sum_{i=1}^n ((P(T)_{i+1} + P(T)_i) / 2) * ((T_{i+1} - T_i) / 2) - \sum_{i=1}^n ((P(T)_{i+1} + P(T)_i) / 2N) * ((T_{i+1} - T_i) / 2) \right] \quad (4)$$

The index Ssp represents twice the area between the diagonal and the curve $P(T)$. From an environmental perspective, a high index in a dynamic process of spatial distribution means a greater capacity for habitat selection, which means a higher concentration of fish in certain habitats that may be the most suitable.

2.2.4. Variation of the space selectivity index with population size

For populations that follow a \mathbf{D}_1 dynamic, Ssp increases when population size increases, but for a \mathbf{D}_2 dynamic, the Ssp index remains constant and does not vary with population abundance. In contrast, Ssp increases when population size decreases for both \mathbf{D}_3 and \mathbf{D}_4 dynamics, and $Q(T)$ curves are used to distinguish between \mathbf{D}_3 and \mathbf{D}_4 (Petitgas, 1998). For the \mathbf{D}_3 model, the $Q(T)$ curves have the same origin, but for the \mathbf{D}_4 model, $Q(T)$ curves are separated at the origin. Figure 2 of Petitgas (1998) provides a graphic explanation of the way space selectivity varies with population size.

To determine the dynamics in the northern Gulf of St Lawrence, a first step was to estimate Ssp from Equation (4) for each year and spatial scale considered. Calculations were made for the entire population, and also for three age groups (<4 years, 4–6 years, and >6 years). In a second step, the values of Ssp obtained for different periods were statistically compared using a bootstrap technique, by simulating a null hypothesis for the \mathbf{D}_2 dynamic (Petitgas, 1998). Sets of original Q and T data from the different periods were pooled and resampled randomly n times with replacement, thus generating a random set of nQ and nT . This resampling generated k pairs of Q and T . Then, using the equations above, k curves of $P(T)$ were derived and their corresponding Ssp indices calculated. A mean Ssp was obtained for the pooled data for all years, with a confidence interval determined by the bootstrap procedure. When the annual Ssp value for a particular year was outside this confidence interval, the null hypothesis (\mathbf{D}_2) was rejected for that year. Each Ssp was calculated from 30 pairs of values of P and T (30 strata), then resampled 1000 times.

2.2.5. Other spatial indices (centre of gravity and inertia)

The centre of gravity and inertia may be useful in detecting changes in spatial patterns of fish populations (Bez, 1997; Woillez *et al.*, 2007). The centre of gravity represents the mean location of a population in a field, and inertia is the mean square

distance between individual fish and the centre of gravity, describing population dispersion. The centre of gravity (CG) is

$$CG = \frac{\sum_{i=1}^n x_i s_i z_i}{\sum_{i=1}^n s_i z_i}, \quad (5)$$

where x_i is the location (either latitude or longitude in decimal degrees) in stratum i weighted by cpue, s_i the area of influence (stratum surface), and z_i is the cod density. The inertia (I) is then

$$I = \text{Var}(x) = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - CG)^2 s_i z_i}{\sum_{i=1}^n s_i z_i}. \quad (6)$$

CG and I were computed for each age group and for all years, by latitude and longitude.

2.3. Results

2.3.1. Geographic distribution

Before the collapse of the northern Gulf of St Lawrence cod stock in the early 1990s, the maximum observed densities were west of Anticosti Island and off northwestern Newfoundland (Figures 2.2 and 2.3). Off west Anticosti, the mean density of individuals aged <4 years and >6 years in 1991 was double that off northwest Newfoundland. In contrast, the average density of intermediate age groups (4-6 years) was 1.4 times higher off northwest Newfoundland. More than 50% of total stock biomass was in NAFO division 4S in 1991. In 1993, the densities were very low across the northern Gulf, $<0.90 \times 10^3$ kg km⁻² for all age groups.

The spatial distribution of cod was similar between 1996 and 2001, with maximum densities between longitudes 56°W and 60°W. More than 88% of the biomass was concentrated in area 4R, with densities ranging from <0.33 to 6.24×10^3 kg km⁻² for all ages combined. Since 2006, there has been a gradual increase in density. In 2008, almost 60% of total biomass was in 4R and 40% in 4S for age groups <4 years and 4–6 years, and 75% of the biomass of the >6 years age group was in 4R and 25% in 4S (Figure 2.2).

- **Figure 2.2** : (Page suivante)
- -Densités relative par groupe d'âge de morue(a) <4 ans, (b) 4-6 ans, et (c) >6 ans pour les années;1991, 1993, 2001, 2006, et 2008. Le diamètre du cercle est proportionnel à la densité divisée par le maximum de densité ($7.76 \times 10^3 \text{ kg km}^{-2}$), dans le relevé scientifique pour toutes les années.
-
- - Relative densities of cod age groups (a) <4 years, (b) 4–6 years, and (c) >6 years for 1991, 1993, 2001, 2006, and 2008. Circle diameters are proportional to fish density divided by the maximum density ($7.76 \times 10^3 \text{ kg km}^{-2}$) in the survey for all years.



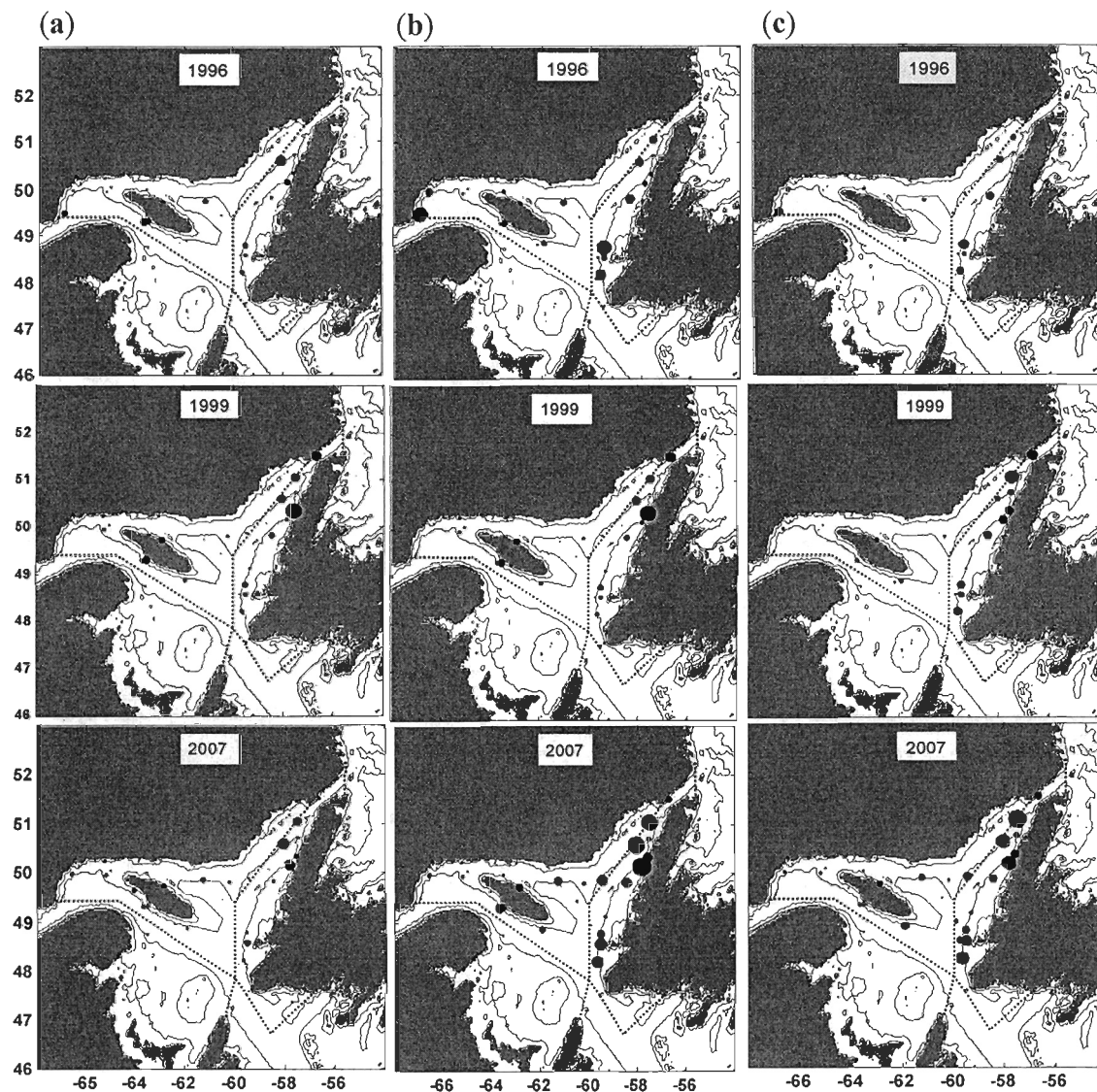


Figure 2.3:

-Densités relative par groupe d'âge de morue (a) <4 ans, (b) 4-6 ans, et (c) >6 ans pour les années; 1996, 1999, et 2007. Le diamètre du cercle est proportionnel à la densité divisée par le maximum de densité ($2.5 \times 10^3 \text{ kg km}^{-2}$) dans le relevé scientifique.

-Relative densities of cod age groups (a) <4 years, (b) 4-6 years, and (c) >6 years for 1996, 1999, and 2007. Circle diameters are proportional to fish density divided by the maximum density ($2.5 \times 10^3 \text{ kg km}^{-2}$) in the survey for all years.

For juvenile cod (age <4 years), the spatial distribution remained unchanged from 1996 to 2001. High densities were localized in area 4R (Figures 2.2 and 2.3). Between 2006 and 2008, the density of cod <6 years increased substantially in western 4S, although this increase was more pronounced for ages 4–6 years (Figure 2.2), a consequence of the relatively strong year classes produced in 2004 and 2006. The density of cod >6 years was still highest along the west coast of Newfoundland (4R) then (Figures 2.2 and 2.3).

2.3.2. Spatial dynamics of age groups

At the scale of the entire northern Gulf of St Lawrence (4RS), the proportional density model (D_2) provided the best description for all age groups and years (Table 2.1). The Ssp values (range 0.892–0.943) indicated a high concentration of cod, fluctuating between years but without any particular trend. The concentration was slightly higher for the youngest age group and lower for the oldest group, although this difference was not significant (Kruskal–Wallis test, $p = 0.34$). This means that at a large spatial scale, local fish density changed at the same rate as total biomass for all age groups, i.e. the density at each point remained a constant proportion of the population abundance.

At the scale of 4R, which is ~40% of the distribution area of the whole stock, dynamic D_2 was still dominant because there were no significant differences between the Ssp values between years (Table 2.1). Ssp values varied between 0.823 and 0.895 and were significantly lower than for the entire area 4RS (Mann–Whitney U -test, $p < 0.0001$), which means that the cod population was less habitat-selective at the smaller scale. The same trend in concentration between age groups was more pronounced than for the whole of 4RS, although it was not significant (Kruskal–Wallis test, $p = 0.13$).

Tableau 2.1: Indice annuel de sélectivité (*Ssp*) de la morue dans le golfe du Saint-Laurent (4RS) et la zone 4R.

Table 2.1 : Annual space selectivity index (*Ssp*) of cod in the northern Gulf of St Lawrence (4RS) and area 4R alone

Area	Age group	Year								Confidence interval		
		1991	1993	1996	1999	2001	2006	2007	2008	Lower bound	Mean	Upper bound
Area 4RS	<4 years	0.941	0.943	0.918	0.927	0.932	0.915	0.912	0.903	0.893	0.930	0.955
	4–6 years	0.918	0.927	0.923	0.921	0.936	0.910	0.900	0.915	0.888	0.922	0.948
	>6 years	0.892	0.919	0.925	0.915	0.941	0.915	0.894	0.917	0.889	0.921	0.946
Area 4R	<4 years	0.880	0.895	0.890	0.883	0.879	0.833	0.867	0.850	0.846	0.915	0.942
	4–6 years	0.877	0.880	0.871	0.852	0.871	0.823	0.845	0.858	0.844	0.902	0.938
	>6 years	0.840	0.859	0.881	0.843	0.877	0.826	0.822	0.853	0.838	0.886	0.930

Emboldened values of *Ssp* are outside the confidence interval, so allow the rejection of model D_2 . The null model (D_2) is tested by 1000 bootstraps at a significance level of 0.05.

The period 1991-2001 corresponded to the period when cod biomass contracted into 4R. When 2006 was compared at the small spatial scale (4R) with all other years using bootstrap tests on Ssp values (Table 2.1) and pairwise comparisons (Table 2.2), both density-dependent and density-independent dynamics were observed for all age groups. Comparing 2006 with the years of higher local abundance, i.e. higher $Q(T)$ in 1991, 1999, and 2001 (Figure 2.4), when biomass was decreasing, suggested that the density-independent model \mathbf{D}_1 was appropriate.

Tableau 2.2: Comparaisons par paires des type de dynamiques selon les courbes $Q(T)$ pour la morue d'âge <4, 4-6, et >6ans à petite échelle (zone 4R).

Table 2.2 : Pairwise comparisons of type of spatial dynamics according to $Q(T)$ curves for cod age <4, 4–6, and >6 years at the small spatial scale (area 4R).

Year	1991	1993	1996	1999	2001	2006	2007
1993	$D_2/D_2/D_2$						
1996	$D_2/D_2/D_2$	$D_2/D_2/D_2$					
1999	$D_2/D_2/D_2$	$D_2/D_2/D_2$	$D_2/D_2/D_2$				
2001	$D_2/D_2/D_2$	$D_2/D_2/D_2$	$D_2/D_2/D_2$	$D_2/D_2/D_2$			
2006	$\mathbf{D}_1/ \mathbf{D}_1/ \mathbf{D}_3$	$\mathbf{D}_4/\mathbf{D}_4/ \mathbf{D}_4$	$\mathbf{D}_4/ \mathbf{D}_4/ \mathbf{D}_4$	$\mathbf{D}_1/ \mathbf{D}_1/ \mathbf{D}_3$	$\mathbf{D}_1/ \mathbf{D}_1/ \mathbf{D}_1$		
2007	$D_2 /D_2 /D_3$	$D_2 /D_2 /D_4$	$D_2 /D_2 /D_4$	$D_2 /D_2 /D_1$	$D_2 /D_2 /D_1$	$\mathbf{D}_3 /D_3 /D_2$	
2008	$D_2/D_2/D_2$	$D_2/D_2/D_2$	$D_2/D_2/D_2$	$D_2/D_2/D_2$	$D_2/D_2/D_2$	$\mathbf{D}_4 /D_4 /D_4$	$D_2/D_2/D_4$

Emboldened values indicate cases where the null hypothesis D_2 model was rejected.

However, when the 2006 curve was contrasted with previous years of lower local abundance in 4R (1993, 1996), the density-dependent basin model (\mathbf{D}_4) described the spatial dynamics better, because biomass increased in the area occupied by the cod (Figure 2.4). Comparing the 2006 curve with those for 2007 and 2008 suggests that density-dependent models would have been more appropriate (Table 2.2), because 2007 and 2008 were the years when the biomass expanded west into 4S. In 4R, the $Q(T)$ curves for 2006 and 2007 are similar near the origin, but the $P(T)$ curve for 2007 lies above the curve for 2006 (Figure 2.4). This suggests that the constant density model \mathbf{D}_3 is appropriate, because local density did not change at the same rate as population abundance (Table 2.2). The Ssp values were higher in 2007 than in 2006 for the two youngest age groups (Table 2.1), showing that cod in 4R were concentrating in specific locations even as the biomass increased. The basin model was observed between 2006 and 2008, i.e. the balance of 4R biomass in 2008 was very concentrated into relatively small and specific areas.

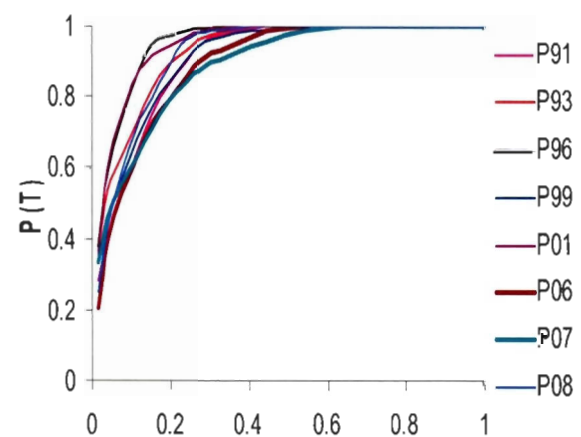
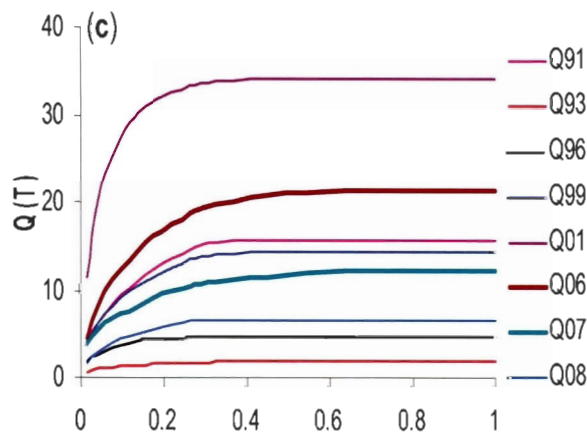
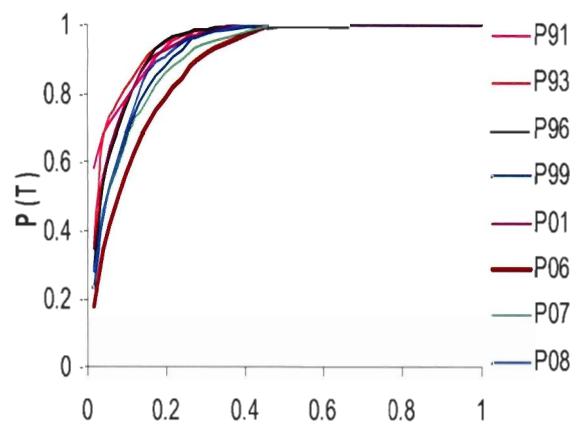
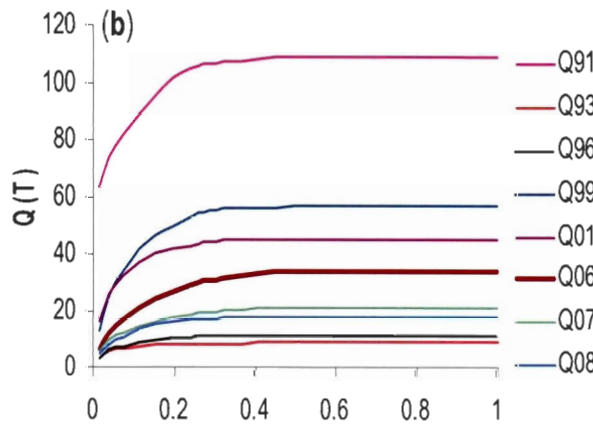
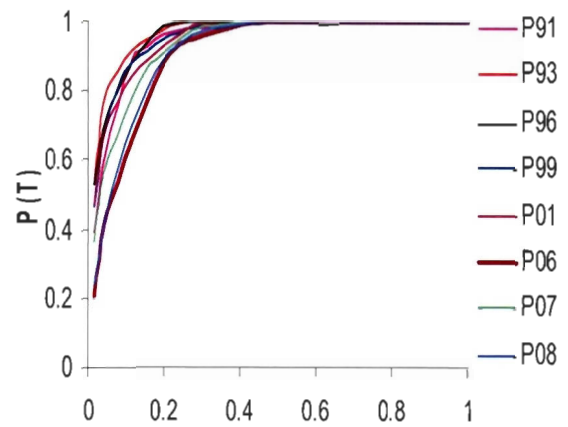
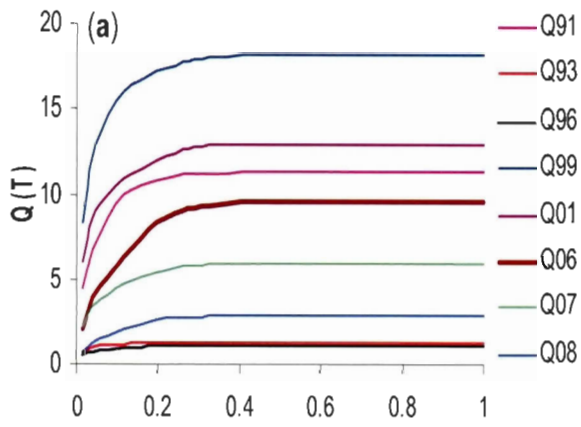
For the age group >6 years, we observed the same dynamics as for younger fish except in the recent period (2006–2008), where all four models applied (Table 2.2, Figure 2.4). In 2007, the Ssp index (0.822) was lower than that for 2008 (Table 2.1), suggesting that cod in the later year were more habitat-selective or more aggregated while the biomass was decreasing in area 4R.

The latitude of the centre of gravity and inertia of cod densities was relatively stable for all age groups and years (Figure 2.5). The centre of gravity for all age groups between 1991 and 2001 was displaced to the east, while inertia decreased, indicating a range contraction in the range of the population. However, from 2006 to 2008, the centre of gravity shifted west and the inertia increased for all age groups (Figure 2.5).

Figure 2.4: (page suivante)

- Courbes d'agrégation géostatistiques pour les groupes d'âges de morue (a) <4 ans, (b) 4-6 ans, et (c) >6 ans à petite échelle (Division 4R). Courbes $Q(T)$ à gauche et $P(T)$ à droite. Les courbes $Q(T)$ sont ajustées à la densité moyenne de façon que la balance diffère entre les panneaux. Les unités pour $Q(T)$, T , et $P(T)$ sont respectivement kilogrammes, proportion de surface occupée et proportion d'abondance en kilogramme. Les années avec une dynamique différentes sont en gras.

-Geostatistical aggregation curves for cod age groups (a) <4 years, (b) 4–6 years, and (c) >6 years at the small scale (area 4R). $Q(T)$ curves are on the left and $P(T)$ on the right. $Q(T)$ curves are adjusted to the average density, so the scales differ among panels. The units for $Q(T)$, T , and $P(T)$ are kg, proportion of the area occupied, and proportion of abundance in kg, respectively. Years with different dynamics are shown emboldened.

 T T

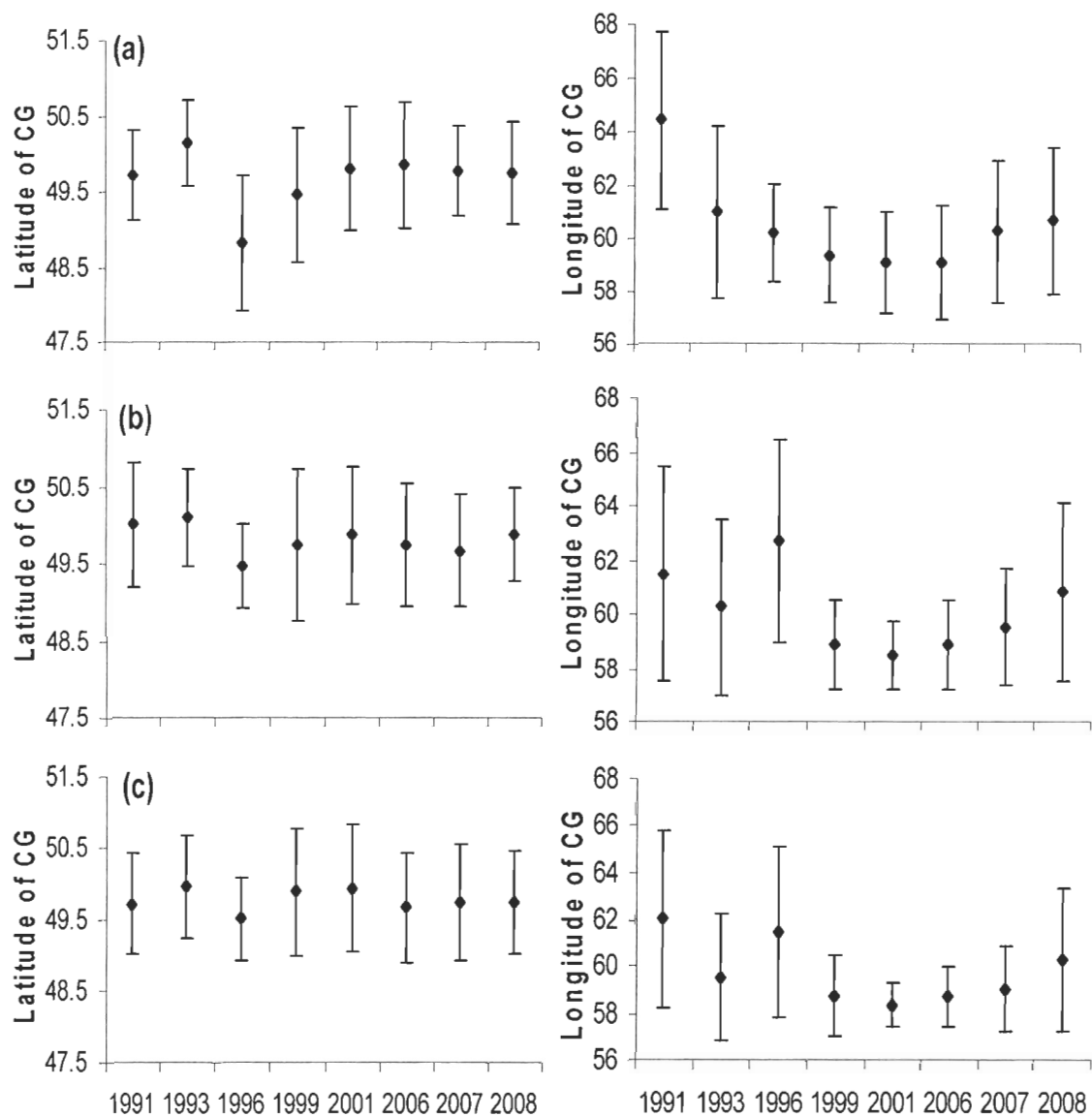


Figure 2.5:

-Coordonnées géographiques du centre de gravité (\pm racine carré de l'inertie) des densités de morue pour les groupes d'âges (a) <4 ans, (b) 4-6 ans, et (c) >6 ans.

-Geographic coordinates of the centre of gravity (\pm square root of the inertia) of cod densities for age groups (a) <4 years, (b) 4-6 years, and (c) >6 years.

2.4. Discussion

The objective of this study was to examine the relationship between local density and overall population abundance of *Gadus morhua* at different scales in the northern Gulf of St Lawrence, using geostatistical aggregation curves (Petitgas, 1998). At the scale of the whole northern Gulf of St Lawrence (NAFO division 4RS), the proportional density model (D_2) was best at describing the spatial distribution pattern for all age groups of Atlantic cod in all years. This pattern has also been reported for Atlantic cod in the North Sea (Myers and Stokes, 1989) and for young hake (*Merluccius merluccius*; Petitgas, 1994) and sole eggs (*Solea solea*) in the Bay of Biscay (Petitgas, 1997). Therefore, when abundance increases, the population use of space also increases to its known bounds, and Ssp remains relatively constant.

On a smaller scale (NAFO division 4R), all four types of spatial dynamic were found. However, as was the case for the entire stock area, the proportional density dynamic model (D_2) dominated. A differential density model (D_1) was sometimes found appropriate at this smaller scale. This is a pattern typical of more heterogeneous environments, which often provide a larger niche breadth. Species with the capacity to move freely over a relatively large and diversified area tend to concentrate in the most favourable habitats, which translates into a higher value of Ssp when abundance increases. The constant density dynamic model (D_3 ; Hilborn and Walters, 1992) was occasionally found to apply to area 4R and has been previously reported to represent the dynamics of larval herring (*Clupea harengus*; Iles and Sinclair, 1982).

The results also reveal the presence of the density-dependent dynamic D_4 , the basin model (MacCall, 1990). For example, this situation was observed when comparing localized abundance in 4R in 2006 with a decreased abundance in 2007, when cod were concentrating in the northeastern Gulf of St Lawrence (Tables 2.1, 2.2). Dynamic D_4 has been reported for collapsed fish stocks: Californian anchovy (MacCall, 1990), anchovy and sardine in the southern Benguela and off Japan, California, and Perú (Barange *et al.*, 2009), young cod around Newfoundland (Robichaud and Rose, 2006), cod in the southern Gulf of

St Lawrence (Swain and Wade, 1993), American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the same area (Swain and Morin, 1996), and flatfish in the eastern Bering Sea (Spencer, 2008). Changes in average density and space occupied by cod are associated with changes in abundance.

Our results show that cod spatial dynamics in the northern Gulf of St Lawrence were largely controlled by the 4R substock from 1993 to 1996, when there was a trend of increasing biomass during the moratorium (Fréchet *et al.*, 2009), unlike the scarcity of cod in 4S (Figures 2.2 and 2.3). The change in dynamics from **D₂** to **D₄** through **D₁** and **D₃** in recent years for all age groups can be associated with the confinement of the stock in area 4R, where there are density-dependent phenomena and geographic expansion attributable to the increase in total biomass (juvenile and adult). These processes are influenced by environmental factors and are linked to year-class strength and the behaviour of different age groups in area 4R. These dynamic changes seem to have started in 2006, coinciding with the relatively strong 2004 year class and an expansion of cod biomass into the western Gulf of St Lawrence (Figure 2.5). Swain and Wade (1993) noted that the regions with higher densities of juvenile cod in the southern Gulf of St Lawrence were the same at low and high levels of abundance, but that for adult cod (4+ years), the areas of high density varied with abundance levels.

The results discussed above, along with those from this study, suggest that the spatial dynamics of marine fish populations are more complex than as presented in theoretical models such as the ideal free distribution. As stated by Petitgas (1998), the spatial dynamics supporting the basin model (MacCall, 1990) can be obtained by combining the proportional density model (**D₂**) and the constant density model (**D₃**).

Comparing the results for all age groups for the northern Gulf (4RS) with division 4R, we found different dynamics (both density-dependent and -independent) at the smaller scale and a single dynamic (density-independence) at the larger scale. Density-dependent habitat selection at the local level is not always detectable when looking at a large spatial scale (Anneville *et al.*, 1998). In earlier studies, the distribution of marine populations showing density-dependent habitat selection was on the order of several thousands of km²

(Winters and Wheeler, 1985; Swain and Benoit, 2006; Spencer, 2008). In keeping with the beliefs of others (Maury *et al.*, 2001; Shepherd and Litvak, 2004; Ehrich *et al.*, 2009), such comparisons lead us to argue that fish spatial dynamics are scale-dependent. At the scale over which most marine fish populations are distributed, it seems unlikely that individuals would be informed adequately much beyond their immediate perceptual range. Even if they could obtain precise information about optimal suitability over the population's distribution range, the energetic costs of travelling to the optimal habitat may outweigh any benefit that might accrue from doing so (Shepherd and Litvak, 2004). Both abundance and the area of distribution can co-vary with other factors not accounted for by the ideal free distribution. Therefore, a more reasonable model might consider both density-dependent and -independent effects, as suggested by Cushing (1972) and others more recently (Anderson and Gregory, 2000; Fromentin *et al.*, 2001; Rieger *et al.*, 2004; Shepherd and Litvak, 2004; Resetarits, 2005).

In area 4R we observed a change from density-independent (D_2) to density-dependent basin model dynamics (D_4) in recent years. If spawning components were lost in area 4S, as suggested by Swain and Castonguay (2000) and Yvelin *et al.* (2005), this suggests that migrant cod from Newfoundland's west coast (area 4R) might contribute to rebuilding the local remnant subpopulation of Québec's north shore (4S area) if density-dependent dynamics persist.

Understanding the consequences of density on distribution patterns is important for managing depleted populations. Fisheries management policies are often based on long-term monitoring of fish density from which trends in abundance are inferred. Variability in density-dependent habitat selection could alter the effectiveness of recovery strategies, especially with respect to rebuilding cod in area 4S. Overall, it is our opinion that it is important to promote growth in biomass of depleted groundfish populations in order to achieve density-dependent habitat selection.

CHAPITRE III

**Comportement et mode de dispersion de la morue dans le nord
du golfe du Saint-Laurent: résultats d'expériences de marquage**

**The dispersal pattern and behaviour of cod in the northern Gulf
of St. Lawrence: results from tagging experiments**

Sous presse dans le Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences

Tamdrari, H., Castonguay, M., Brêthes, J-C., Galbraith P.S., and Duplisea, D. 2011. The dispersal pattern and behaviour of cod in the northern Gulf of St. Lawrence: results from tagging experiments. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.

RÉSUMÉ

Nous avons examiné comment la distribution de la morue (*Gadus morhua*) est influencée par les facteurs abiotiques (température, salinité, la profondeur, habitat thermal favorable) et biotiques (biomasse du stock) à partir des données de recaptures recueillies de 1995 à 2008 par le ministère des Pêches et des Océans Canada dans le nord du golfe du Saint-Laurent. Nous avons calculé deux indices soit le centre de gravité (**CG**) et de dispersion (**Dm**) en utilisant seulement les individus recapturés plus d'un an après le marquage durant l'été. Le **CG** a montré une expansion vers le nord et une contraction vers l'est ces dernières années, reflétant à la fois la distribution des poissons et les changements dans l'effort de pêche déployé dans cette zone. L'indice de dispersion (**Dm**) a été significativement lié à la température, la « favorabilité » de l'habitat et à la biomasse, mais pas à la salinité ou la profondeur. Ces résultats indiquent que les fluctuations interannuelles de l'abondance et de la température agissent conjointement sur le mode de dispersion de la morue. Cette nouvelle information peut influencer à l'échelle spatio-temporelle les stratégies de gestion des pêches dans le nord du golfe du Saint-Laurent.

Mots clés : Agrégations, distribution spatiale, facteurs environnementaux, comportement migratoire, marquage –recapture.

ABSTRACT

We examined how the distribution of Atlantic cod (*Gadus morhua*) is influenced by abiotic (temperature, salinity, depth, suitable habitat) and biotic (stock biomass) factors based on tagging–recapture data collected from 1995 to 2008 by the Department of Fisheries and Oceans Canada in the northern Gulf of St. Lawrence. We calculated a centre of gravity index (CG) and a dispersion index (D_m) using only individuals recaptured more than one year after tagging during the summer. CG showed a northward expansion and eastward contraction in recent years, reflecting both fish distribution and changes in fishing effort. The dispersion index (D_m) was significantly related to temperature, habitat suitability and biomass but not to salinity or depth. These results indicate that interannual fluctuations of temperature and stock abundance both influence the dispersion pattern of cod. This new information could influence spatio-temporal fisheries management strategies for northern Gulf cod.

Keywords: aggregation, spatial distribution, environmental factors, migratory behaviour, tag-recapture.

3.1. Introduction

Atlantic cod (*Gadus morhua*) is widely distributed in the North Atlantic and supports important commercial fisheries throughout its range. Because of the broad distribution and historical importance of the species, the movements and migratory behaviour of cod population's at large scale have been well studied (Templeman 1979; Robichaud and Rose 2004; Windle and Rose 2005). However, the migration behaviour and dispersion patterns at small scale have not been examined closely. Factors affecting those patterns, such as environment, at small scale are not well characterized and are temporally variable on a short scale. Previous studies have suggested that environmental conditions, such as temperature or salinity, may influence the distribution, recruitment, migration, and behaviour of fish such as cod (Castonguay et al. 1999; Rose 2005; Ruppert et al. 2009) or capelin (Huse and Ellingsen 2008). Cod aggregation patterns also vary seasonally with respect to both feeding (Deblois and Rose 1996; Wright et al. 2006) and spawning (Rose 1993; Robichaud and Rose 2001) behaviour.

Knowledge of the effect of environmental factors on the movements, migratory behavior and dispersion patterns of fish are important. This knowledge is essential for the development of plans for rebuilding and conservation of depleted stocks. The impact of climate change are already affecting ice melt and ocean current in eastern Canada and the impacts of the changing environment on cod needs to be understood in order to mitigate climate impacts. The response of fish populations to climate change has been documented in the past. For instance, in the North Atlantic northward shifts have been reported for demersal fishes, such as cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) (Perry et al. 2005; Rose 2005; Drinkwater 2006, 2009) as a response to climate forcing, and primarily water temperature. Therefore, temperature is one of the primary factors, along with food availability, depth, salinity, shelter and suitable spawning and nursery grounds that determine the large-scale distribution patterns of many fish populations (Ottersen et al. 1998; Perry et al. 2005; Rijnsdorp et al. 2009).

The northern Gulf of St. Lawrence Atlantic cod stock (Northwest Atlantic Fisheries Organization [NAFO] Divisions 3Pn4RS) was at one time one of the largest cod stock in North America, with as much as 100 000 t of cod harvested in some years (Chouinard and Fréchet 1994). Largely because of overfishing, the stock collapsed in the early 1990s to ~10% of the historical peak abundance, which had been recorded just 10 years earlier (Savenkoff et al. 2007). In parallel with the decline of biomass, there was also a contraction of the geographic distribution: cod is now rare on the north shore of the Gulf of St. Lawrence (Division 4S) and is concentrated mainly along the west coast of Newfoundland (Division 4R) (Fig. 1). Northern Gulf cod has shown little sign of recovery, and the loss of spawning components has been suggested as one reason (Swain and Castonguay 2000; Yvelin et al. 2005).

The migration pattern of cod in the northern Gulf of St. Lawrence [Divisions 3Pn4RS, Fig. 1] is well known. Generally cod overwinter in Division 3P, on the northern side of Cabot Strait off SW Newfoundland including Burgeo Bank (Campana et al. 1999; Méthot et al. 2005), move to the northern Gulf (Divisions 4R and 4S) in spring for spawning (Ouellet et al. 1997), and remain there during the post-spawning feeding period, when they may be found inshore. They migrate back to the northern side of Cabot Strait (Division 3P) in late autumn/early winter (Chouinard and Fréchet 1994; Castonguay et al. 1999; Yvelin et al. 2005). However, the migratory behaviour may vary with respect to both feeding and spawning season and depends on the abundance of the cod stock and environmental conditions (Moguedet 1994; Kulka et al. 1995). Moreover, cod spatial dynamics are linked to both the spatial scale and biomass (density-dependent) as well as environmental factors such as temperature, salinity, or depth (density-independent) (Tamdrari et al. 2010).

A recovery strategy and good fisheries management should consider dispersal and migratory behaviour patterns at small scale. Our objective was to analyse dispersal patterns of cod in northern Gulf of St. Lawrence (Divisions 4R and 4S) inferred from tagging experiments performed from 1995 to 2008 by the Department of Fisheries and Oceans (DFO) Canada. This study considers only fish that completed at least a full migration cycle,

i.e., fish recaptured in the same year that they were tagged were excluded. It also focused exclusively on recaptures made during summer, when most recaptures come from. Where dispersal patterns among recaptured cod were obviously different, potential underlying factors responsible for the differences were explored, such as environmental factors. Finally, we examined how such dispersal patterns co-vary with biotic (biomass) and abiotic (temperature, salinity and depth) factors. This information is critical for improved understanding of the behaviour and dispersal patterns of the cod stock in the northern Gulf of St. Lawrence and will lead to more informed fishery management in future.

3.2. Materials and methods

3.2.1. Study area

The study area is the northern Gulf of St. Lawrence (NAFO Divisions 4RS), covering a total area of 103 812 km² (Fig. 3.1). The northern Gulf is characterized by highly variable bathymetry with a maximum depth of about 500 m and is dominated by shallow coastal shelves with deep channels that bisect both the eastern and northern extensions (Koutitonsky and Bugden 1991).

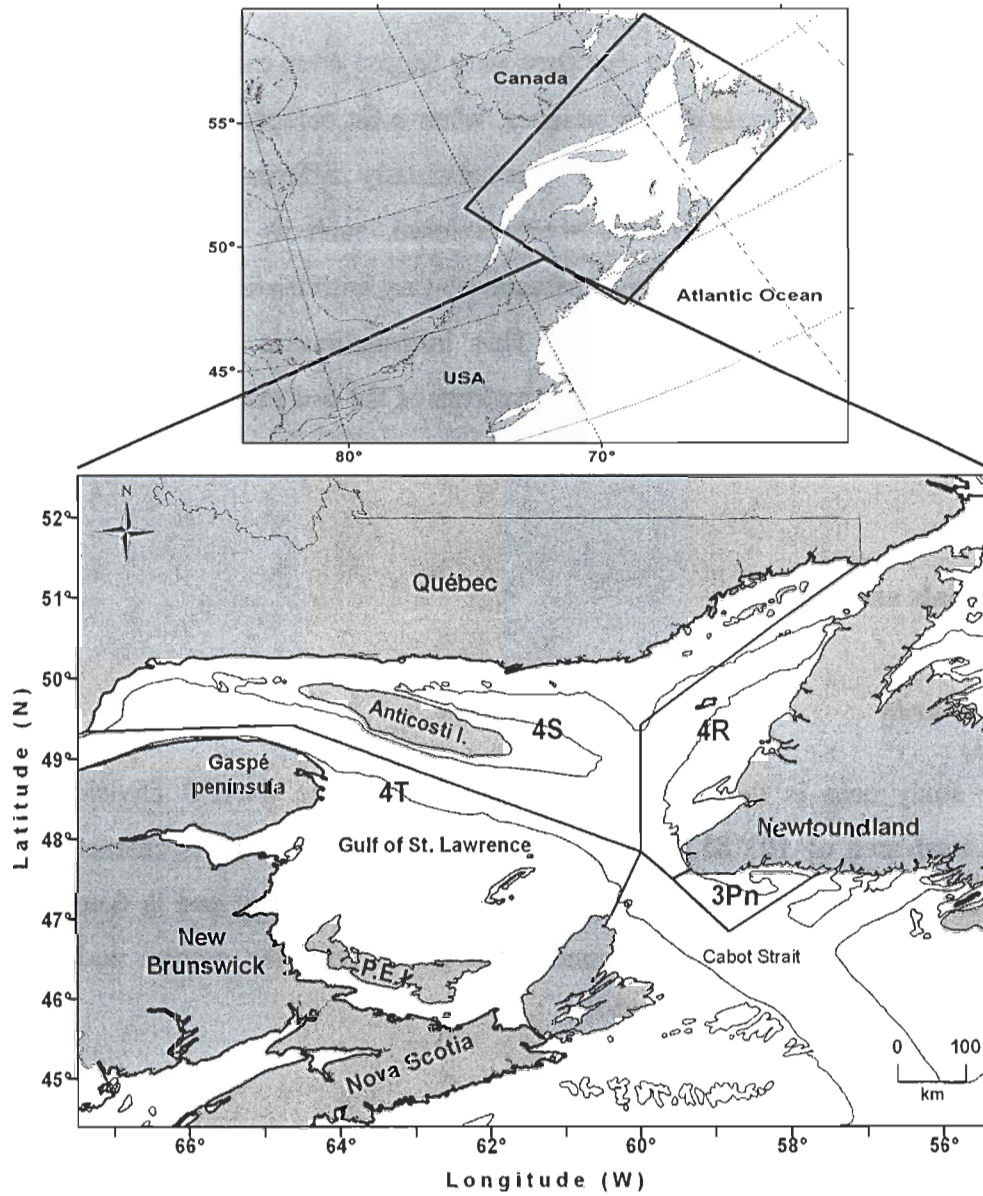


Figure 3.1:

-Golfe du Saint-Laurent avec les divisions de l'OPANO. La ligne grise représente l'isobathe de 200 m.

-Gulf of St. Lawrence with NAFO divisions. The grey line indicates the 200 m isobath.

3.2.2. Tagging and recapture data

From 1995 to 2008, over 70 000 tagged cod were released in the Gulf of St Lawrence. The tagging program operated annually from February to December in Division 3Pn and from June to December in Divisions 4RS. Fish were captured by the fixed gear commercial fishery (long lines, feathered hooks, and cod traps). Only cod > 43 cm long and in good condition were tagged. Further details concerning tagging methods are presented in Bérubé and Fréchet (2001).

In the northern Gulf of St. Lawrence (Divisions 4R and 4S), only 5.1% of tags were recovered between 1997 and 2008. This reporting rate seems low considering the fishing mortality observed since 1997, which was generally higher than 0.20 (Fréchet et al. 2009). This low rate may be linked not only to natural and fishing mortality, but also to the low reporting rates of tags by fishermen (Cadigan and Brattey 2006, 2008). The majority of tagged cod (78.7%) were recaptured during summer (July, August, and September), reflecting that most fishing activity for this stock occurs then.

The present study considers only fish that had made a complete migration cycle and was restricted to summer, when most of the recaptures occurred and when cod are known to disperse on feeding grounds. Because there was a fishing moratorium in 1995, 1996, and 2003, these years were excluded from the analysis.

Stock biomass data were obtained from a sequential population analysis (Fréchet et al. 2009).

3.2.3. Environmental variables

Because cod is a demersal species, bottom temperature at the recapture location is assumed to reflect the ambient temperature of the individual fish. Temperature and salinity were estimated on the sea bottom and within the water column for each sampling year using the following methods. First, all available CTD (conductivity-temperature-depth)

casts sampled by DFO in the Gulf of St. Lawrence during August of each year were assembled and bin-averaged at 1 m intervals (typically 250 or more casts for each year). For each 1 m depth interval, the binned CTD temperature and salinity were interpolated onto a 2 km resolution grid data using the Barnes algorithm as described in Galbraith (2006). To prevent the extrapolation of horizontal temperature and salinity gradients to unreasonable values, the grid interpolations were then bound by the layer minimum and maximum values found in each of nine oceanographic subareas of the Gulf (Galbraith et al. 2010). Temperature and salinity interpolations were thus discarded for waters deeper than the deepest available data in each of the nine subareas. To fill these deep gaps, the vertical temperature (and salinity) gradient at these grid points was calculated by linear regression on the deepest 10 m of available interpolations. Its slope was projected through deeper missing bins to the bottom if the regression accounted for more than 50% of the variance ($r^2 > 0.5$), otherwise the mean temperature (or salinity) in that deepest 10 m was used for all deeper missing bins. Lastly, bottom temperature and salinity were estimated at each grid point by looking up the interpolated temperature and salinity at the depth level corresponding to a bathymetry grid obtained from the Canadian Hydrographic Service.

Since cod captures occurred at different periods of the year and knowing that the top 150 to 200 m of the water column is affected by seasonal variability (e.g., Galbraith et al. 2010), the August interpolations described above were adjusted to the capture dates using a climatological seasonal cycle. This cycle was derived for all longitudes, latitudes, and depths of the Gulf using the harmonic analysis method of Ouellet et al. (2003), whereby the mean annual cycle of all available historical CTD data is least-squares fit to a sum of oscillations with periods of one year, six months, and four months (Joël Chassé, 2010, IML, DFO, pers. comm.).

We also estimated the areas of suitable habitat based on cod temperature preferences, for the summer of each year and for depths shallower than 100 m (3 to 7°C; Hedger et al. [2004] and Lafrance et al. [2005]). In this study, we used area (km^2) of suitable thermal habitat as an index of habitat suitability (I_s) for cod.

In the present work, we used the bathymetry at the position of recapture as the depth, because fishermen did not record recapture depths.

3.2.4. Spatial indices

Two spatial indices were used to investigate dispersal patterns: the centre of gravity (with its inertia) (CG, I), and the dispersion index (D_m). These parameters are useful for detecting changes in spatial patterns of fish populations (Bez 1997; Woillez et al. 2007). The centre of gravity represents the mean location (latitude or longitude) of a population in the field. Inertia is the mean square distance between individual recaptured fish and the centre of gravity; it describes the dispersion of recaptured cod along latitudinal or longitudinal axes. In the absence of fishing effort data, the total catch of cod per month in each unit area (the smallest area available) was used as a proxy for fishing effort to weight the index. This method has previously been used for tagging data by Lawson and Rose (2000) and Bratley et al. (2002).

The centre of gravity (CG) is calculated as

$$CG = \frac{\sum_{i=1}^n X_i * C_i}{\sum_{i=1}^n C_i} \quad (1)$$

where X_i is the location of each recaptured fish i (either latitude or longitude in decimal degrees) and C_i is the recorded landing for the month and the subarea of recapture.

Equation 2 shows how the inertia (I) is calculated, with variables X_i and C_i as described above.

$$I = Var(X) = \frac{\sum_{i=1}^n (X_i - CG)^2 * C_i}{\sum_{i=1}^n C_i} \quad (2)$$

The dispersion index reflects the mean geographical position of individuals while the mean square error of those positions appears as an index of dispersion or concentration. Mathematical formulations of this index were originally proposed by Dagnelie and Florins

(1991). We have adapted them to recapture data. D_m was calculated for the summer period of each year according to the following equation:

$$D_m = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left[(X_i - \bar{X})^2 + (Y_i - \bar{Y})^2 \right]} \quad (3)$$

where n is the number of recaptured fish, X_i and Y_i are the latitude and longitude of recapture, and \bar{X} and \bar{Y} are the means of longitude (X_i) and latitude (Y_i).

3.2.5. Statistical analysis

We tested interannual variations at recapture locations of mean summer bottom temperature, salinity, and depth by performing one-way ANOVAS using year as the fixed factor. The relationships between the dispersion index (D_m) and mean bottom temperature, salinity, depth of recapture, the index of suitable habitat, and the biomass of cod 5 years and older was investigated. As explanatory variables are not independent, autocorrelation was tested within each variable, and no autocorrelation was observed ($P > 0.05$). Therefore, the independence of observations was assumed. In order to take into account errors on both X and Y axes, the relationship was tested using an orthogonal regression function (model II linear regression), (Legendre and Legendre 1998). The function of the regression corresponds to the Standard major axis (Legendre and Legendre 1998). Analyses were done with R software.

3.3. Results

A total of 1175 tagged cod were recaptured in summer between 1997 and 2008. Only fish that had made at least a complete migration cycle or more were considered. Most tagged cod (87.4%) were recovered in 4R area as compared to 4S (Table 3.1).

Tableau 3.1: Résumé des recaptures de morues dans le nord du golfe du Saint-Laurent.

Table 3.1: Summary of recoveries of cod tagged in the northern Gulf of St. Lawrence.

Recovery area	Recovery year											Total
	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2004	2005	2006	2007	2008	
4R	40	45	95	90	133	147	33	81	137	146	80	1027
4S	11	13	15	21	22	32	14	5	2	2	11	148
All (4RS)	51	58	110	111	155	179	47	86	139	148	91	1175

Note: Only tags with precise recovery information (location and date) recovered in summer and at large for one year or longer were used.

3.3.1. Centre of gravity (CG) dispersal patterns, and environmental factors

From 1997 to 2006, the average latitude of recaptures moved southward by more than 1.5° (Fig.3.2). During the same period, the average longitude moved westward by about 1° . This southwestward displacement of the cod population was followed by a northward movement from 2006 to 2008, with a difference in average latitude of almost 2° . This northward shift was associated with a contraction along the Newfoundland coastline as the average longitude moved eastward.

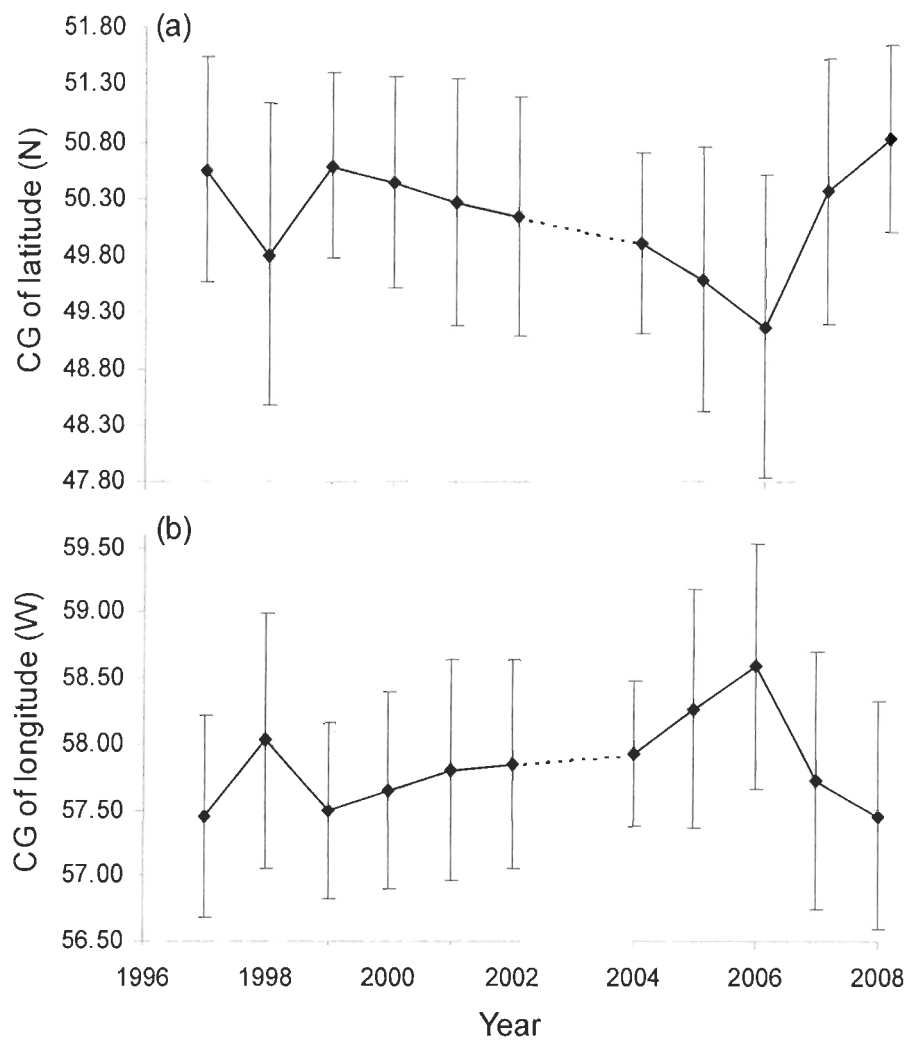


Figure 3.2:

-Coordonnées géographiques du centre de gravité (CG, \pm Racine carré de l'inertie) des morues recapturées. a) CG de la latitude, b) CG de la longitude

-Geographic coordinates of the centre of gravity (CG, \pm square root of the inertia) of recaptured cod. a) CG of latitude, b) CG of longitude

The interannual variation of the dispersion index (D_m) did not show any particular trend (Fig. 3.3a). However, 1997 and 1998 had the highest dispersion indices, 1.78 and 1.56, respectively. The years 1999 and 2006 had the lowest indices (1.20 and 1.21, respectively), indicating a higher cod concentration. The dispersion index for other years varied between 1.39 and 1.50, reflecting the large variability in cod concentration. From 2006 to 2008, the dispersion index increased slightly.

Temporal variations in the mean bottom temperature at recapture locations were significant among years (ANOVA, $P < 0.001$). The years 1997 and 1998 were characterized by the coldest mean temperature (2.95°C and 2.92°C, respectively), while 1999 was the warmest (~5°C) (Fig.3.3b). From 2000 to 2004, temperatures were relatively stable, with an average of about 3.7°C. From 2005 onward, we observed an increasing trend in the mean bottom temperature, from 3.85 to 4.54°C (Fig.3.3b).

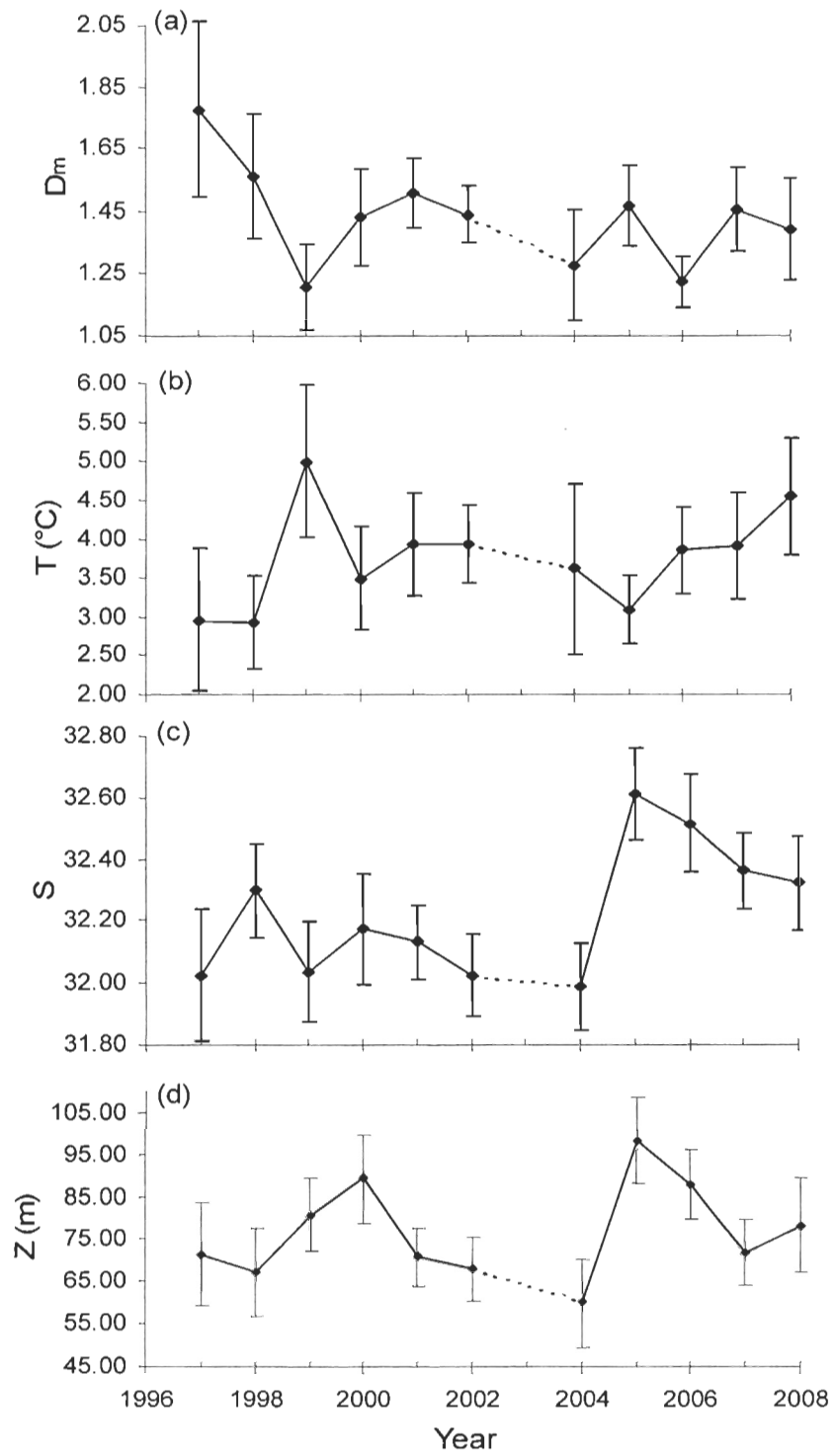
Similarly, mean salinity at cod recapture locations varied significantly among years (ANOVA, $P < 0.001$). Two broad periods can be identified: 1997 to 2004, when salinity varied slightly from 32.0 to 32.3, and then an increase to 32.6 was observed in 2005 but declined afterwards (Fig. 3.3c).

Temporal variations of mean depths at recapture locations are also significantly different among years (ANOVA, $P < 0.001$) (Fig. 3.3d). From 1997 to 2000, the average recapture depth increased from about 67 to 89 m, followed by a decrease to 60 m until 2004. In 2005, the average recapture depth was the highest (98 m) and decreased thereafter until 2008.

Figure 3.3: (Page suivante)

-Variation inter-annuelle de l'indice de dispersion (a), température moyenne au fond (b), salinité (c) et la profondeur (d) aux positions de recapture. La barre d'erreur représente l'intervalle de confiance à 95%. Il n'y a pas de données en 2003 puisque la pêche a été sous moratoire.

- Interannual variation of the dispersion index (a) and mean bottom temperature (b), salinity (c), and depth (d) at recapture locations. Error bars indicate 95% confidence intervals. There are no data in 2003 because the fishery was under moratorium.



3.3.2. Relationships between the dispersion index, environmental factors, and biomass

The dispersion index of recaptured cod varied negatively with bottom temperature ($D_m = 2.361 - 0.247 * T$, $r^2 = 0.467$, $P = 0.02$, Fig. 3. 4a). Cod were dispersed at low temperatures (1997 and 1998) while they were more concentrated at higher temperatures (1999 and 2006). This pattern is observed when comparing distributions between the coldest (1998) and one of the warmest years (2006) (Fig. 3.5). In 1998, cod were more dispersed at temperatures below 3°C, unlike 2006 where we observed different patches or aggregates of cod at temperatures > 3°C along the west coast of Newfoundland (Fig. 3.5). The influence of temperature on dispersal behaviour suggests a density-independent dynamic.

The dispersion index of recaptured cod in the northern Gulf of St. Lawrence varied significantly with the index of suitable habitat ($D_m = 1.968 - 0.326 * I_s$, $r^2 = 0.617$, $P = 0.004$, Fig. 3.4b). Cod were widespread when suitable habitat conditions were not available, as observed in 1997 and 1998, while they tended to be more aggregated when habitat was more suitable, as observed in 2004 and 2006.

As with temperature, a significant negative relationship between biomass and the dispersion index was observed ($D_m = 9.702 - 1.837 * \text{Log}(\text{Bio}5+)$, $r^2 = 0.610$, $P = 0.004$, Fig. 3.4c): cod aggregated when biomasses were higher. The years 1997 and 1998 had the lowest biomass and highest dispersion index while the reverse was true for 2004 and 2006. This result suggests a direct effect of abundance on dispersion pattern, that is, a density-dependent dynamic.

No statistically significant relationship was observed between the dispersion index and salinity ($D_m = 25.565 - 0.748 * S$, $r^2 = 0.010$, $P = 0.82$), which is probably due to the low interannual variability (32.0 to 32.6) of salinity during the study period. Recapture depth was not a significant factor affecting dispersion ($D_m = 2.497 - 0.013 * Z$, $r^2 = 0.04$, $P = 0.59$), which primarily reflects the inshore concentration of fishing effort rather than a purely behavioural response.

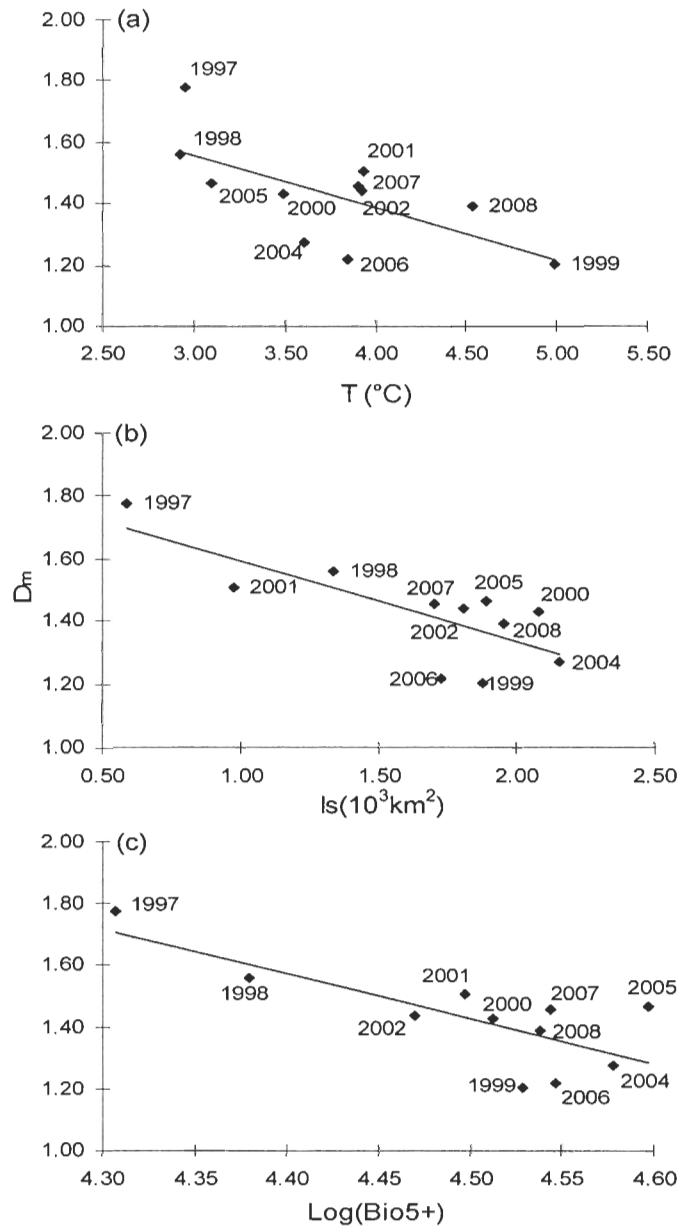


Figure 3.4:

-Relation entre l'indice de dispersion avec la température moyenne au fond (a), l'indice de favorabilité de l'habitat (b) et la biomasse âge 5+.

-Relationships between the index of dispersion and mean bottom temperature (a), an index of suitable thermal habitat (b) and cod biomass age 5+ yr (c).

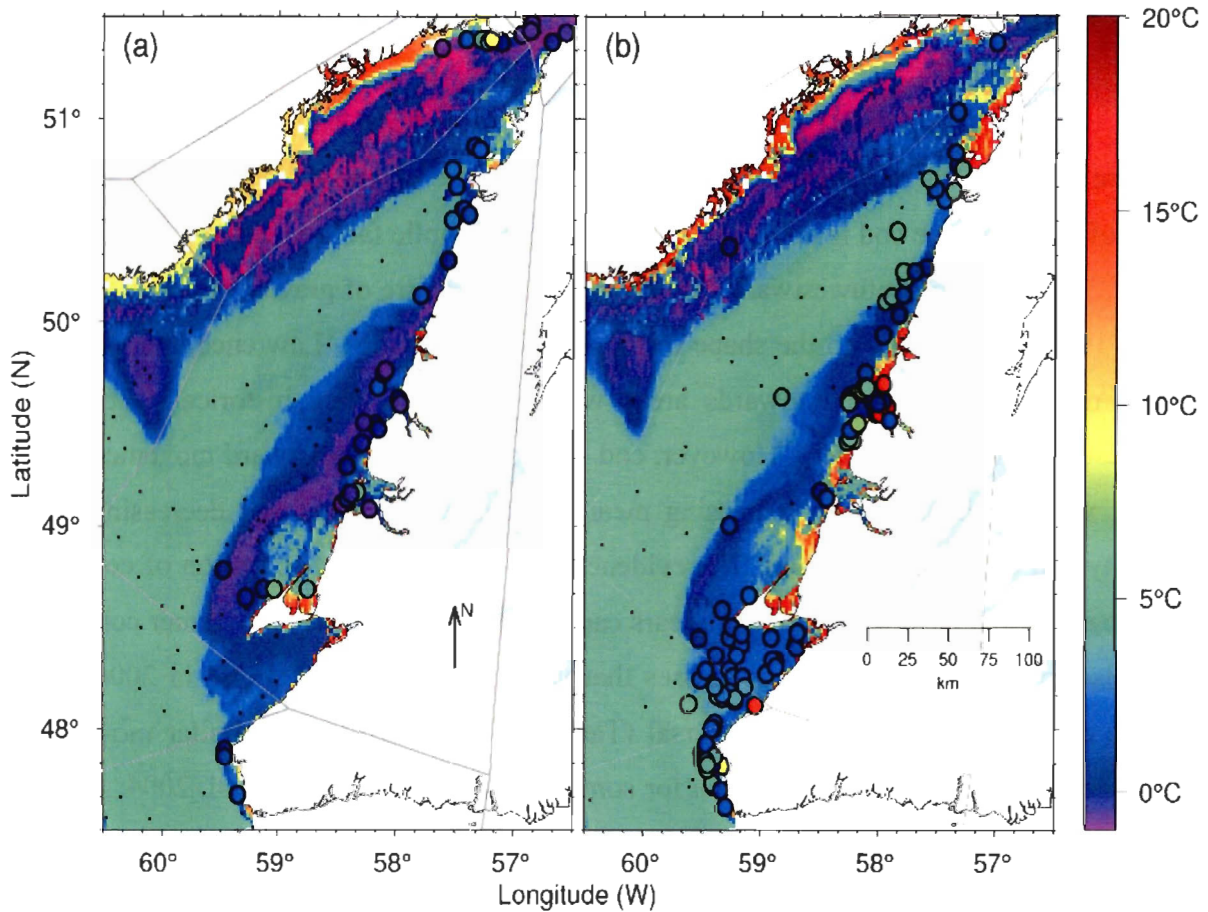


Figure 3.5:

-Températures au fond en Août (a) 1998, (b) 2006. Les points noirs représentent les positions des CTD utilisés dans l'extrapolation, (cercles) positions de recaptures de la morue, la couleur est en fonction de la température.

-Bottom temperatures in August (a) 1998 and (b) 2006. The positions of CTD casts used for the interpolation are shown (dots) as well as the positions of cod recaptures (circles), colour-coded according to temperatures interpolated at these positions. The gray outlines represents the oceanographic subareas used to limit temperature and salinity extrapolations at each 1 m depth layer.

3.4. Discussion

Using tagging data collected over a 10-year period and environmental data at the precise locations of recaptures, this work shows that the dispersal behaviour of northern Gulf of St. Lawrence cod is driven by both abiotic and abiotic factors, acting together.

There was a southwestward displacement in the centre of gravity of recaptured fish from 1997 to 2006. Due to the shape of the northern Gulf of St. Lawrence, the westward movement is offshore and towards areas where cod were once historically abundant, suggesting hints of a recovery. However, cod have shown a northeastward movement since 2006, which coincided with increasing mean bottom temperatures and decreasing mean salinity and depth in this region. The evidence that the centre of distribution of cod along the coast shifted northward in recent years can be attributed not only to warmer conditions but also to the two stronger year classes that were produced in 2004 and in 2006 (DFO 2009) and a density-dependent dispersal (Tamdrari et al. 2010). The similar movements have been also observed in North Sea for some demersal fish (Hedger et al. 2004; Perry et al. 2005). The geographic contraction of cod to the east in recent years is contrary to data collected during the summer (August) bottom trawl research survey, which covers the entire northern Gulf of St. Lawrence except for the nearshore region (<37 m) (Tamdrari et al. 2010). This contraction could be attributed to the spatial distribution of fishing effort deployed in these areas. It is also possible to consider that fishermen concentrate their effort in areas of high cod abundance, responding to shifts in cod distribution through fish movement or local depletion (Rose and Leggett 1991), and, therefore that effort is indicative of the presence of cod.

Temperature was one of the most important factors affecting the spatial distribution and dispersal behaviour of cod. During summer, cod tend to disperse at lower temperature (<3°C), seeking areas of preferred warmer temperatures while they are more concentrated at temperatures near 4°C. As stated by Hedger et al. (2004), the preferred temperature range of cod is between 3 and 7°C. Lafrance et al. (2005) experimentally determined that cod prefer temperatures between 3 and 7°C according to age. Nevertheless, cod have been

observed over a much wider range of temperatures (less than -1°C to 20°C) (Wroblewski et al. 1994; Ottersen et al. 1998; Rose 2005). Several studies have examined whether temperature change can affect the distribution patterns of cod in the Gulf of St. Lawrence (Rose and Leggett 1988; Swain et al. 1998; Castonguay et al. 1999). Their findings suggest that cod change their spatial distribution in response to interannual changes in shelf water temperatures, which is also what we found in this study. The same behaviour has been reported for cod on Georges Bank (Mountain and Murawski 1992), on the Newfoundland and Labrador Shelf (de Young and Rose 1993) and also for other species in North Sea such as sole (*Solea solea*), plaice (*Pleuronectes platessa*) and flatfishes (Engelhard et al. 2011; Van Hal et al. 2010) and in the Pacific Ocean, for Pacific hake (*Merluccius productus*) (Ressler et al. 2007).

It is important to note that in warm years, cod exhibited a different dispersion pattern than in cold years, suggesting that cod will aggregate on the same summer feeding grounds year after year when conditions are good. This pattern also seems to be influenced by the availability of suitable habitats and probably other factors such as food availability. The most important prey is capelin (*Mallotus villosus*), and when capelin is abundant, cod will abandon thermal preferences to prey on it (Rose and Leggett, 1989). The temperatures observed in this study are in the range of cod preferences, and, if food had an effect, it did not seem to create distortions in the observed patterns.

As with temperature, cod exhibited two different patterns: more aggregated in the most suitable thermal habitats and dispersed in poor thermal habitats.; this is unlike what was observed in earlier studies, which found an influence of depth and salinity on the spatial distribution of cod in the northern Gulf of St. Lawrence (Ruppert et al. 2009) and in the North Sea (Hedger et al. 2004). This could be due to the low interannual variation in recapture depth and salinity in this study and because all recaptured cod are located in inshore areas where there is fishing effort. Fisheries in the northern Gulf of St. Lawrence are presently exclusively coastal and exploited with fixed gear.

The respective level of influence of biomass and temperature, as they covary, cannot be discriminated to explain the spatial distribution patterns of northern Gulf cod. For instance,

Swain and Kramer (1995) reported that the median temperature of cod distribution in the southern Gulf of St. Lawrence tends to be colder at high levels of biomass, a trend not observed in the present study. Results indicate that biomass and temperature act together on the dispersal behaviours and their common effects suggest a dynamic that is both density-dependent and density-independent. The dynamics of density independence are more influenced by temperature than by other abiotic factors, such as depth and salinity in our case. Tamdrari et al. (2010) noted that in the northern Gulf of St. Lawrence, the proportional density model—a density-independent model—best described cod spatial distribution patterns at a large scale while both density-independent and density-dependent models described distribution patterns on a smaller scale. Furthermore, density-dependent habitat selection at the local level is not always detectable when considering a large spatial scale (Anneville et al. 1998). The abundance and spatial scale can co-vary with other factors such as temperature. Therefore, the best model might consider both density-dependent and-independent effects, as suggested by Cushing (1972) and more recently by Shepherd and Litvak (2004), and Tamdrari et al. (2010).

The dispersion pattern or spatial dynamics of marine fish populations may be more complex than as presented in theoretical models and that cod spatial dynamics in the northern Gulf of St. Lawrence are largely controlled by the 4R sub-stock. However, 2006 seems to be pivotal because it coincides with the northward movement, with a slight increase in the cod population dispersion, with an increase in mean bottom temperature, and with a decrease in mean salinity and depth of recapture. Two independent data sources, bottom trawl surveys (Tamdrari et al. 2010) and tagging data (this paper), show that changes in spatial dynamics appear to have started in 2006. Moreover this 2006 change in spatial dynamics was observed in all age groups (Tamdrari et al. 2010).

There is evidence that collapsed fish stocks may concentrate; this has been seen in northern cod (Taggart et al. 1994; Atkinson et al. 1997; Rose and Kulka 1999), haddock (Marshall and Frank 1994; Casini et al. 2005) and for pelagic shoaling fish as anchovy (MacCall 1990; Bertrand et al. 2004). This means that even the remnants of once-large stocks can be exploited profitably until exhaustion of stocks. If stocks are to recover to

previous levels and once again expand the fill the historical stock area, the recovery must come from the remnant populations. Clearly, understanding the spatio-temporal distribution and dispersion behaviour of northern Gulf of St. Lawrence cod in relation to their environment and density-dependent dynamics is important for assessing the potential consequences of management actions. The present study provides an indication of some important factors affecting the spatial distribution and dispersal behaviour. As such, it forms a basis for exploring the subpopulation dynamics underlying recent stock declines and potential recovery.

CHAPITRE IV

Homing et cohésion des groupes chez la morue Atlantique (*Gadus morhua*), révélés par des expériences de marquage

Homing and group cohesion in Atlantic cod (*Gadus morhua*) revealed by tagging experiments

Article soumis dans le Journal of Fish Biology

Tamdrari, H., Brêthes, J-C., Castonguay, M., and Duplisea, D. 2011. Homing and group cohesion in Atlantic cod (*Gadus morhua*) revealed by tagging experiments.

RÉSUMÉ

Nous avons examiné le comportement du homing et de la cohésion des groupes chez la morue (*Gadus morhua*) du nord du golfe Saint-Laurent, basé sur les données de marquage-recapture de deux périodes, les années 1980 et une période récente de 1996 à 2008. Deux ou plusieurs étiquettes à partir d'une même expérience de marquage ont été fréquemment recapturées ensemble dans les années subséquentes. Nous avons testé une hypothèse selon laquelle la fréquence du nombre de poissons recapturés ensemble provenant du même marquage se fait au hasard, correspondant à un mélange aléatoire des morues marquées avant leur recapture par la pêche commerciale. L'hypothèse alternative est non aléatoire, une association positive (la cohésion du groupe) entre les individus marqués qui persiste dans le temps et pendant les migrations. Les résultats montrent que la population de morue présente un comportement du homing, avec une stabilité temporelle à travers les saisons et les années. Ainsi 50% des poissons capturés ont été pris à moins de 34 km de leur site de marquage, même trois ans après leur remise en liberté dans la période récente. Dans les années 1980, les morues recapturées étaient situées à moins de 10 km et 16.3 km de leur site de libération un an après le marquage pendant la saison estivale et le printemps et l'automne combiné respectivement. Malgré la distance croissante entre le site de marquage et de recapture au fil du temps, la différence n'était pas significative. En outre, la fréquence des poissons recapturés ensemble, provenant du même événement de marquage indiquent une association positive non aléatoire (cohésion du groupe) entre les individus de morue à différentes périodes et durant plusieurs années et à travers les migrations sur plusieurs 100 km. Le homing combiné au comportement de cohésion entre les individus peuvent être fondamental pour la reconstruction et la conservation des stocks de poissons effondrés.

Mots clés: Migrations, structure de sous-stock, reconstruction du stock, nord du golfe St-Laurent.

ABSTRACT

We studied homing behaviour and group cohesion in Atlantic cod (*Gadus morhua*) from the northern Gulf of St. Lawrence based on tagging–recapture data from two periods, the 1980s and a recent period from 1996 to 2008. Two or more tags from a single tagging experiment were frequently recovered together in subsequent years. We tested the null hypothesis that the frequency of matching tag recoveries occurred by chance only through random mixing of tagged cod before their recapture by the commercial fishery. The alternative hypothesis is that non-random, positive association (group cohesion) existed among tagged individuals that persisted through time and during migrations. Results show that the cod population exhibits a homing behaviour, with temporal stability across seasons and years: 50% of recaptured fish in the recent period were caught <34 km from their mark site, even three years after release. In the 1980s, cod were located at less than 10 km from their release site one year after tagging during summer and at less than 16 km during spring and autumn combined. Despite the increasing distance between the mark and recapture sites over time, the difference was not significant. In addition, occurrences of two or more tagged cod from the same release event that were caught together indicated a non-random association among individual cod for periods of one to several years and through migrations over several hundred kilometres. Hence cod showed group cohesion in addition to site fidelity. These two interacting behaviours may be fundamental for the rebuilding and conservation of depleted fish stocks.

Keywords: Migrations, sub-stock structure, Stock rebuilding, Northern Gulf of St. Lawrence.

4.1. Introduction

Marine fishes show great variability in population richness despite the common occurrence of larval dispersal and adult migratory phases (Sinclair, 1988). Some species such as Atlantic cod (*Gadus mohrua*) and Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) exhibit intraspecific differences in migratory behaviours and spatial distribution patterns (Neat *et al.*, 2006; Loher, 2008). Moreover, marine fishes may show great variability in movements, from sedentary coastal species such as blennies to transoceanic migrants such as tunas (Metcalf *et al.*, 2002). Movements will also determine the spatial scale over which population processes take place. Knowledge of both the migration patterns and spatial distribution of commercial fish stocks is important for understanding population dynamics and for effective fisheries management and stock conservation (Stephenson, 1999; Wroblewski *et al.*, 2005; Levin, 2006).

Much work to date has provided evidence that many cod populations undertake long migrations (hundreds of kilometres) for spawning or feeding purposes (Templeman, 1979; Hanson, 1996; Wright *et al.*, 2006). Furthermore, cod populations are capable of precise and repeated homing migrations; combined with site fidelity, this leads to a persistent spatial structure (Godø, 1984; Lear, 1984). Indeed, recent studies have shown that cod populations can migrate along the same route (Rose, 1993) and return to the same spawning or feeding grounds in subsequent years (Robichaud & Rose, 2001; Wright *et al.*, 2006; Svedäng *et al.*, 2007; Heath *et al.*, 2008). In addition, homing behaviour, combined with site fidelity, has been shown to lead to a mosaic of small, genetically distinct cod populations in Norway (Fevoldon & Pogson, 1997), Newfoundland and the Gulf of St. Lawrence (Ruzzante *et al.*, 1999; Beacham *et al.*, 2002), Labrador (Morris & Green, 2002), and the Gulf of Maine (Howell *et al.*, 2008), particularly in coastal areas. Like many other cod populations, the northern Gulf of St. Lawrence stock presents the same homing behaviour in summer as revealed by tagging studies (Templeman, 1979; Moguedet, 1994; Gascon *et al.*, 1997; Yvelin *et al.*, 2005). In our study, cod recapture in the same location and at the same time in subsequent years is considered homing. In other words, homing is

fidelity to specific locations during the migration process. This definition is in agreement with Gerking (1959), who defined homing as “the choice that a fish makes between returning to a place formerly occupied instead of going to other equally probable places” (see also Righton *et al.*, 2007; Loher, 2008).

There is a substantial scientific literature that deals with the topic of schooling and aggregations of small pelagics and other fishes. Schooling behaviour is common among fishes (Pitcher, 2001). However, the tendency to form shoals or schools varies both between and within species, depending on ecological niche and other factors linked to species behaviours (Fréon & Misund, 1999). The behaviour of individuals within shoals or schools and the functional significance of schooling have been described by Fréon & Misund (1999). However, the dynamic of schooling behaviour is largely driven by a different set of needs and preferences that may affect migratory habits, as noted by Bakun & Cury (1999) and Cury *et al.* (2000). It is not known if shoal or school cohesion is maintained during migrations or whether schools visit specific locations with precise seasonal timing for feeding or spawning. Social cohesion and how it might occur is not understood but may be fundamental to understanding issues related to the assessment and conservation of cod stocks and other depleted fish stocks. MacKinnell *et al.* (1997) developed an approach to quantify or estimate the probability of non-random tag aggregations for steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the North Pacific Ocean. This approach is based on a description of the coincidence of recovery of tagged fish that were released at the same times and locations, and recovered together after some time at liberty. It has also been used for Pacific herring (*Clupea harengus*) recaptured six months after their release (Hay & MacKinnell, 2002).

A recovery strategy and better fisheries management should consider migratory behaviour patterns and other factors related to cod behaviour. This study was based on tagging–recapture data collected in a period of high abundance (1983–1986) by the Department of Fisheries and Oceans Canada (DFO), and the Ministère de l’Agriculture et des Pêcheries et de l’Alimentation du Québec (MAPAQ) as well as on tagging–recapture data collected in a period of low abundance (1995–2008) by DFO. The first goal of the

present work is to characterise the homing of cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf St. Lawrence between two periods, the 1980s and 1996 to 2008, as well as across seasons. The second goal is to examine the occurrence of matching tag recoveries (i.e., fish tagged and recaptured together) to test the hypothesis that the frequency of matching tag recoveries occurred by chance only through random mixing of tagged cod before their recapture during fishing operations. In other words, all cod recovered from a release event occurred with no more coordination among their recovered members than with members of other release events. The alternative hypothesis is that at least some of the recovered tagged cod of a given release event travelled in a coordinated manner and associated with cod from the same release site.

4.2. Materials and methods

4.2.1. Study area

The Gulf of St. Lawrence is a semi-enclosed sea located in eastern Canada that includes Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) Divisions 4R, 4S, and 4T (Fig. 4.1). The study area is the northern Gulf of St. Lawrence (NAFO Divisions 4R and 4S) and NAFO Subdivision 3Pn, which represents a total surface area of 130 000 km² (Fig.4.1). The northern Gulf is physically and topographically heterogeneous and characterised by highly variable bathymetry, with a maximum depth of about 500 m; it is dominated by shallow coastal shelves with deep trenches that bisect both the eastern and northern extensions (Koutitonsky & Bugden, 1991). As a boreal marine ecosystem and semi-enclosed sea, the Gulf experiences strong interannual variability in water and ice properties (Smith *et al.*, 2006). This variability may potentially hinder the migrations of several fish species, including cod.

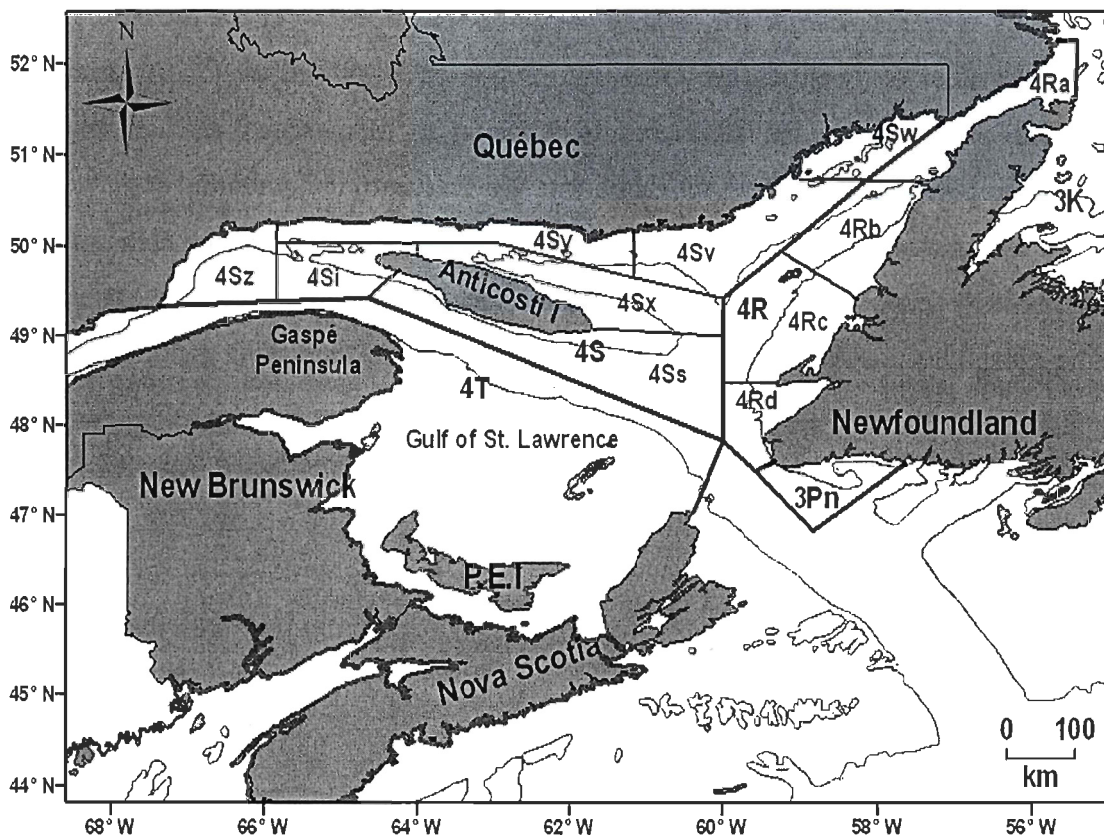


Figure 4.1:

-Le nord du golfe du Saint-laurent et les divisions de l'organisation des pêches de l'atlantique nord-ouest (OPANO). L'aire d'étude est le nord du golfe du Saint-laurent, qui inclue les unités de gestion 3Pn, 4R et 4S. La ligne grise représente l'isobathe de 200m. Aussi une autre unité de gestion est représentée, la division 3K.

-The Gulf of St. Lawrence and its Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) Divisions. The study area is the northern Gulf of St. Lawrence, which includes management units 3Pn, 4R and 4S. The grey lines delineate 200m isobaths. NAFO. Division 3K is also shown.

4.2.2. Tagging and recapture data

The first tagging program was operated mostly in July and August from 1983 to 1985 by MAPAQ. About 15 000 tagged cod were released on the lower north shore of Gulf of St. Lawrence (Division 4S). A second tagging program was run by DFO primarily during July and August from 1983 to 1985. Nearly 29 000 tagged cod were released throughout the northern Gulf of St Lawrence (Divisions 4RS). For both programs, fish were initially captured using bottom trawls or cod traps. Details concerning tagging methods are presented in Gascon *et al.* (1990).

In the recent period (tagging years 1995 to 2007), over 60 000 tagged cod were released by DFO in the northern Gulf of St. Lawrence. The tagging program operated annually from February to December in Division 3Pn and from June to December in Divisions 4RS. Fish were captured by the fixed gear commercial fishery (long lines, feathered hooks, and cod traps). Only cod > 43 cm long and in good condition were used for tagging. Further details concerning tagging methods are presented in Bérubé & Fréchet (2001).

The present study considers only fish that had made a complete migration cycle before recapture, i.e., at least one year after tagging (≥ 365 days). It also compares two periods, the 1980s, characterised by a high abundance of cod, and the recent period (recapture years 1996 to 2008) of low abundance.

4.2.3. Establishing evidence of homing behaviour

In the search for evidence of homing, only cod that were recovered one, two, and three years after tagging ± 15 days were considered from the total tagging data set (Yvelin *et al.*, 2005). For the 1980s data, there were insufficient recaptures within two years of tagging to allow statistical analysis. Estimates of the distance between release and recovery for each release–recovery event were made by comparing the latitude and longitude of

positions for each release and recovery record. Simple triangulation was used to estimate the distance (km) between release and recovery. This approach has been used for Pacific halibut (Loher, 2008), cod (Yvelin *et al.*, 2005; Howell *et al.*, 2008), and herring (Hay & MacKinnell, 2002). As always with tagging studies, the actual distances travelled by cod are underestimated because a straight line is assumed between the mark and recapture locations.

Recapture data were then subdivided in two groups according to the recapture seasons: spring/fall and summer. In this paper, spring and fall were combined to have enough recaptures. The cumulative distribution of recapture percentages according to the distance from the release site was calculated considering the two periods (1980s, 1996–2008) and the two seasons (spring/autumn, summer). Most of the recaptures by the commercial fishery are made in summer when cod are known to disperse on their feeding grounds. Kolmogorov-Smirnov tests (Zar, 1984) were used to test the temporal stability of homing between the 1980s and the recent period, and between one, two, and three years after tagging in the recent period and within the same season.

4.2.4. Estimating the probability of non-random matches

The approach was originally developed by MacKinnell *et al.* (1997) for steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) and was also used for herring (*Clupea harengus*; Hay & MacKinnell, 2002); we adapted it to cod. We defined three different events, each with specific dates and locations: (a) a tag “release” event was the release of tagged cod at a specific location on a specific date; (b) a tag “recovery” event was the recovery, at a specific location, of one or more tagged cod originating from one or more release events; and (c) a “release–recovery” event was the number of unique combinations of release and recovery events. For instance, single recovery events often recovered two or more tagged cod from several release events. Tag recoveries were considered to be matching (pairs, triples...) if two or more tagged cod from the same release event were caught in the same recovery event and specific area. While tag recoveries ± 15 days of the tagging date were

used for establishing homing, all recoveries made at least one year after tagging were used for the study of non-random matches.

To quantify how the observed numbers of matching recoveries was distributed, the probability distribution was tested under the null hypothesis that all cod recovered from any release group migrated in the northern Gulf of St. Lawrence with no coordination with any other groups. The alternative hypothesis (the alternative distribution) is that recovered individuals that originated from the same tagging event travelled in a coordinated manner. We assumed that cod tagged in the 1980s and cod tagged recently (i.e., separated by at least 10 years) could not possibly be travelling together.

For both time periods, we determined the observed distribution resulting from the number and size of successful recovery events and their matching recoveries (e.g., pairs, triples, etc.). In order to test the null hypothesis, a random mixing of tag recoveries was simulated according to the method described by MacKinnell *et al.*(1997). A series of random distributions of tagged fishes, was simulated from 10 000 Monte Carlo trials, and the numbers and types of matches were recorded in each distribution (Hay & MacKinnell, 2002). To test the null hypothesis, the observed distribution was compared to the simulated one, using a right-tail chi-square test, as was done for steelhead trout (MacKinnell *et al.*, 1997). The same hypothesis was tested from data of each time period for three categories: fish at large for 1 year, for 2 years, and for 3 years or longer. Analyses were done using the R software

4.3. Results

Between 1983 and 1986, a total of 458 tags were at large for one year or more (Table 4.1). This subset of the data included tags released and recovered in the northern Gulf of St. Lawrence and northeast of Newfoundland (Division 3K; Fig. 1). From 11 to 86% of tags were recovered in their release subarea for the period 1984 to 1986 (Table 4.1). In the recent period, a total of 1848 tagged and recovered cod had made at least one complete migration cycle, i.e., at least one year after tagging (Table 4.2). This subset included tags released and recovered from all regions of the northern Gulf of St. Lawrence. From 28 to 81% of tagged cod were recaptured within their release unit area (Table 4.2).

Tableau 4.1: Données de recaptures utilisées pour le test de Monte-Carlo pour la période 1984-1986.

Table 4.1: Subset of tag recovery data used for the Monte Carlo test of non-random association among individual fish for the 1984–1986 period. The release and recovery regions are broken down by unit areas identified in Fig.4.1.

	Recovery region										Total
	3K	3Pn	4Ra	4Rb	4Rc	4Rd	4Si	4Sv	4Sw	4Sy	
Release region											
4Ra	63	5	35	1	0	6	0	0	2	1	113
			(44%)								
4Rb	0	0	4	7	1	4	0	0	0	0	16
				(44%)							
4Rc	0	0	2	0	5	1	0	1	0	0	9
					(38%)						
4Si	0	0	1	0	0	0	7	0	0	2	10
							(11%)				
4Sv	0	0	1	0	0	0	0	6	5	0	12
								(35%)			
4Sw	2	3	21	1	1	0	0	1	81	9	119
									(86%)		
4Sy	0	6	15	7	6	7	57	9	6	66	179
										(85%)	
Total	65	14	79	16	13	18	64	17	94	78	458

Note: Only tags recovered one year or more after tagging were used. Tags recovered in the release area are shown in bold, with percentages in parentheses.

Tableau 4.2: Données de recaptures utilisées pour le test de Monte-Carlo pour la période 1996-2008.

Table 4.2: Subset of tag recovery data used for the Monte Carlo test of non-random association among individual fish for the 1996–2008 period. The release and recovery regions are broken down by unit areas identified in Fig.4.1.

	Recovery region							Total
	3Pn	4Ra	4Rb	4Rc	4Rd	4Sv	4Sw	
Release region								
3Pn	484 (81%)	41	69	74	160	6	10	844
4Ra	33	149 (54%)	47	10	11	13	50	313
4Rb	22	32	194 (53%)	23	14	4	3	292
4Rc	29	12	42	75 (38%)	22	1	2	183
4Rd	25	1	6	10	82 (28%)	0	0	124
4Sv	0	5	2	1	0	9 (35%)	3	20
4Sw	2	33	4	0	3	0	30 (30%)	72
Total	595	278	368	189	292	26	100	1848

Note: Only tags recovered one year or more after tagging were used. Tags recovered in the release area are shown in bold, with percentages in parentheses.

4.3.1. Homing behaviour

In the 1980s, 163 tagged cod were recaptured during three seasons (spring, autumn, summer) and that had been at liberty for 365 ± 15 days. The majority of such recaptures (94) occurred in the summer, with 50% of recaptures located less than 9.6 km and 75% within 40.8 km of their release locations (Fig.4.2). For spring/autumn, 50% and 75% of recaptures were located at less than 16.3 and 43.7 km of their release sites (Fig.4.2).

In the recent period, 140 tagged cod were recaptured in summer 1 year ± 15 days after tagging, 80 were recaptured after two years, and 47 were recaptured after three years; for spring/autumn, 91, 44, and 11 cod were recaptured after 1, 2, or 3 years, respectively. One year after tagging, 50% and 75% of recaptures were located within 15.4 km and 40.5 km of their release location for spring/autumn, and at 16.3 km and 46.7 km for summer (Fig.4.2). Two years after release, recaptures were located within 17.9 km (50%) and 41.3 km (75%) for spring/autumn and within 19.3 km (50%) and 55.0 km (75%) for summer. After three years, the recaptures were located within 32.5 km (50%) and 52.5 km (75%) for spring/autumn and within 33.8 km (50%) and 68.8 km (75%) for summer (Fig.4.2).

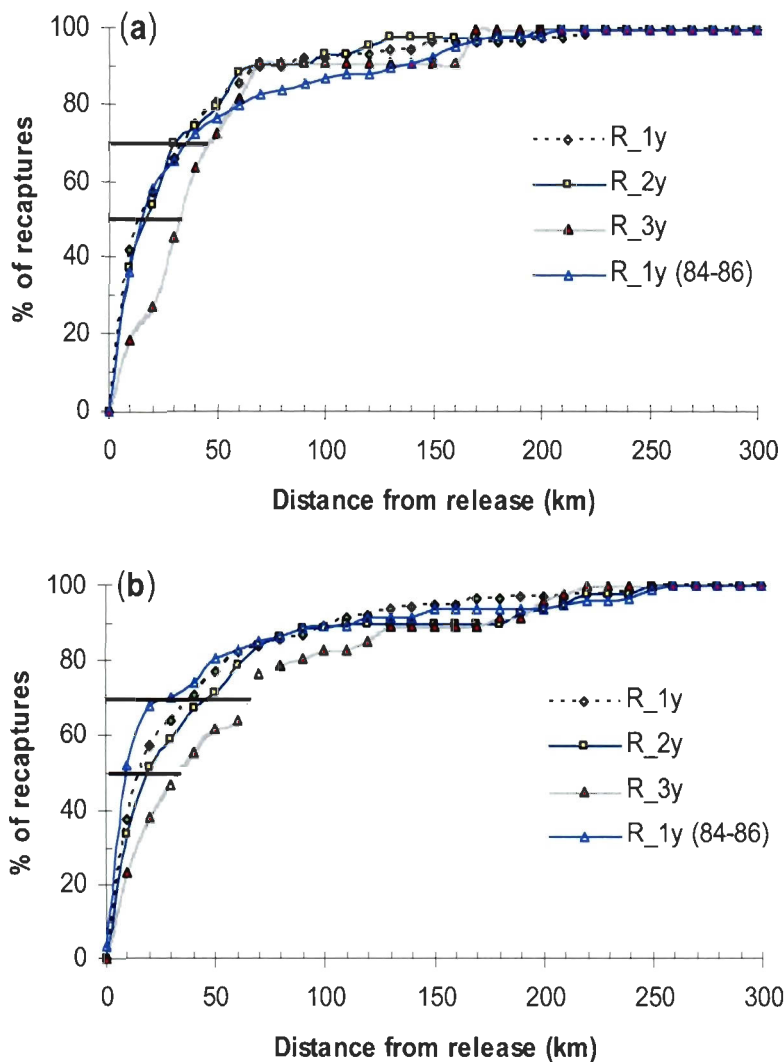


Figure 4.2:

-Courbes de distribution cumulatives des pourcentages de recapture en fonction de la distance parcourue, pour 1, 2 et 3 ans ± 15 jours après le marquage et pour les deux périodes (1984-1986 et 1996-2008). (a) deux saisons combinées (printemps et automne), (b) été. Les barres représentent les quartiles de 50% et 75%.

-Cumulative distribution of percentages of recaptures according to distance traveled, for 1, 2 and 3 years ± 15 days after release and for two periods (1984-1986 and 1996-2008). (a) Two seasons combined (spring, autumn) and (b) summer. Bars represent the 50% and 75% quartiles.

Comparing cumulative distributions of distances between mark and recapture sites between the 1980s and the recent period one, two, and three years after tagging, homing cod showed no significant difference. Moreover, although we observed a slight degradation of homing though time (1, 2, 3 years after tagging) for the recent period, it was not significant either. Differences between seasons were not significant either.

4.3.2. Probability of association occurring by chance

The maximum number of cod tagged together that were observed in a single recovery event was six. This occurred twice, once in the 1980s and once in the recent period (Table 4.3). The observed matches in all recovery events were 21.2% and 15.7% respectively for the 1980s and the recent period (Table 4.3). The Monte Carlo test of the non random co-occurrence hypothesis for all cod recovered and for those that had completed at least one migration cycle in the 1980s and the 1996–2008 period was significant at the 0.001 probability level (1980s: $P < 0.0001$; 1996–2008: $P < 0.0002$; Table 4.3). These results show that the released cod groups travelled in a coordinated manner for more than one year after release during both periods, i.e., the association of individuals of the same group over time is not due to chance. Those results could have been biased by individuals that do not migrate (e.g. resident in 3Pn area). To test for this possible bias, the analysis was repeated, for the recent period, using only fish recaptured outside their tagging area. Recaptures from several years were pooled, in order to have sufficient data to allow statistical analysis. Over the 626 capture-recapture events considered, a total of 91 matches were observed. The Monte Carlo test of the non random co-occurrence hypothesis remained highly significant ($P < 0.0001$), which gives confidence in the overall results.

For the recent period, after one, two, or three or more years at liberty, the observed matches in all recoveries were about 16.4%, 15.8%, and 13.7% for 1, 2, and 3+ years, respectively. Over time the numbers of matches observed tended to decrease. The Monte Carlo test of the hypothesis was significant at the 0.001 probability level (one year: $P < 0.0001$; two, and three years: $P < 0.0002$; Table 4.4). These results show that cod groups

travelled together for one, two, or three years after release. This behaviour appears to be stable at least over the medium term and probably also over a longer term

Tableau 4.3: Résultats du test d'association des morues recapturées, stratifiés par période.

Table 4.3: Results of tests of association of cod recaptures calculated separately for the 1996–2008 and 1984–1986 periods. For example, in the 1996–2008 period, there were 105 cases where 3 tagged cod were recaptured together, with 71 of those triplets being fish that had been tagged together (same time and place).

Period	Number of tags in recovery events	Frequency	Total number of tags	Observed number of matches	Probability of random mixing
1996 - 2008	1	659	659		
	2 (pairs)	239	478	147	
	3 (triplets)	105	315	71	P < 0.0002
	4	35	140	34	
	5	32	160	23	
	6	16	96	15	
	All	1086	1848	290	
1984 - 1986	1	161	161		
	2 (pairs)	41	82	40	
	3 (triplets)	29	87	29	
	4	13	52	13	P < 0.0001
	5	8	40	8	
	6	6	36	7	
	All	258	458	97	

Note: Only tags with recovery information (location and date) recovered one year or longer after tagging were used.

Tableau 4.4: Résultats du test d'association des morues recapturées, stratifiés par 1, 2,3 ans après leur marquage dans la période récente (1996-2008).

Table 4.4: Results of tests of association of cod recaptures calculated separately for 1, 2, and 3 years after release in the recent period (1996–2008).

Recapture					
years after					
tagging	Number of tags in recovery events	Frequency	Total number of tags	Observed number of matches	Probability of random mixing
1	1	345	345		P < 0.0001
	2 (pairs)	127	254	75	
	3 (triplets)	65	195	49	
	4	22	88	19	
	5	19	95	15	
	6	10	60	12	
	All	588	1037	170	
2	1	134	134		P < 0.0002
	2 (pairs)	65	130	40	
	3 (triplets)	25	75	11	
	4	7	28	10	
	5	8	40	5	
	6	4	24	2	
	All	243	431	68	
≥3	1	180	180		P < 0.0002
	2 (pairs)	47	94	32	
	3 (triplets)	15	45	11	
	4	6	24	5	
	5	5	25	3	
	6	2	12	1	
	All	255	380	52	

4.4. Discussion

The cod population in the northern Gulf of St. Lawrence undertakes regular long distance (hundreds of kilometres) seasonal migrations between feeding, overwintering, and spawning locations (Templeman, 1979; Castonguay et al. 1999; Yvelin *et al.*, 2005). Despite this long-distance migration, we found that between 11 and 86% returned in subsequent years to the same feeding or spawning ground based on cod recaptures after at least one year at liberty in the 1980s and the 1996–2008 period (see Tables I & II). Cod populations exhibiting similar homing behaviour have been documented elsewhere (Godø, 1984; Taggart, 1997; Robichaud & Rose, 2001, Windle & Rose, 2005; Wright *et al.*, 2006; Righton *et al.*, 2007).

Our results showed that cod populations in the northern Gulf of St. Lawrence exhibited homing behaviour with relative stability through seasons and years. There were no differences in homing between the pre-collapse period of the 1980s and recent post-collapse period. Furthermore, there was no significant difference between seasons. Given the variable spatial resolution of the tagging data in the literature, the distance at which recaptures were considered to be near the release locations or regions could not be held constant across experiments. For example, McKenzie (1956) considered recaptures within 22 km to be near the release site, while Taggart *et al.* (1998) used 54 km; other authors considered recaptures within 100 km to be near the release site (Lear, 1984; Hovgård & Christensen, 1990). Our results are in the range defined by Taggart *et al.* (1998): 50% of recaptured fish were caught <34 km from their mark site, even three years after release within the same season. We also observed the same homing behaviour and stability through seasons in the 1996–2008 period for cod recaptured one, two, and three years after their release. However, a slight degradation of homing was observed as the time between mark and recapture increased. For example, during summer, 50% of recaptured cod were caught within 16.3 km, 19.3 km, and 33.8 km of their release site one, two, and three years after their release, respectively. Despite the increasing distance between the mark and recapture sites over time, the difference was not significant, suggesting that the cod population in the

northern Gulf of St. Lawrence exhibits relative stability in homing behaviour through time and for comparable seasons.

Based on migratory tendencies, four categories of cod populations were proposed by Robichaud & Rose (2004): “sedentary residents” that exhibit year-round site fidelity, “accurate homers” that return to specific spawning or feeding areas, “inaccurate homers” that home to a much broader area around the original release region in subsequent years, and “dispersers” that move and spawn in a haphazard pattern over large geographical areas. The cod population in the northern Gulf of St. Lawrence could be described as accurate homers since they seem to return to the same areas year after year. Homing behaviour has been observed in a number of pelagic and demersal species, most notably anadromous species. Species include salmonids (Ditmann & Quinn, 1996; Candy & Beacham, 2000), yellowfin tuna (Klimley & Holloway, 1999), herring (McQuinn, 1997; Hay *et al.*, 2001), halibut (Loher, 2008), and cod (Gascon *et al.*, 1997; Robichaud & Rose, 2001; 2004; Svedäng *et al.*, 2007). Understanding the processes involved in these homing behaviours is fundamental for effective management measures to enable the conservation and to rebuild depleted fish stocks, such as Canadian cod stocks.

Co-occurrence of individual cod in time and space was found to be significantly non-random for cod that had made at least complete migration cycle. The results based on fish recaptured outside of their tagging area, confirm that the positive association is not due to sedentary individuals (such as in 3Pn area), but produced by individuals which had made a complete migration cycle together. These results show that there is a positive association among tagged cod released at the same region. In the recent period, the positive association persists even three years after release. Such results suggest that tagged cod from a single release region continue to associate with each other during seasonal movements throughout the northern Gulf of St. Lawrence and that such associations persist through time, for at least three years. The same behaviour has been reported for at least six months after release for both herring (Hay & MacKinnell, 2002) and steelhead trout (MacKinnell *et al.*, 1997) in the Pacific Ocean. An alternate explanation for our results is that some cod tagged and released together do not necessarily associate at all, but rather mix randomly and then home

to the same spawning or feeding region. In this case, the incidence of matched tags could be a consequence of a reassociation of tagged cod homing to the spawning or feeding grounds. This explanation is possible, since the degree of homing (fidelity) of cod to specific locations is relatively high (Gascon *et al.*, 1997; Robichaud & Rose, 2001; 2004; Wright *et al.*, 2006). Moreover, most matched tags were recovered in areas of their release regardless of season. However, the fact that tagged individuals from the same mark location tended to be captured with each other in different seasons and places (not just spawning time and place) suggests group cohesion in addition to site fidelity.

Group cohesion suggests that there may be a level of structure in sub-groups or metapopulations constituting larger populations that prevents thorough mixing. If so, most cod aggregations observed overwintering, spawning, and feeding in Newfoundland and Labrador (Lawson & Rose, 2000; Morris & Green, 2002; Rose *et al.*, 2011) and on Georges Bank (Mountain & Murawski, 1992) could represent aggregations of different stock components, each with its own sub-population characteristics. According to Bakun & Cury (1999), the ability to return to suitable locations could be due to certain individuals who would guide the smaller components in which the others would be “trapped” (school trap effect). The disappearance of these guides could have a negative impact on the rebuilding of different sub-stocks of cod, such as the abandonment of habitats even if they are suitable.

Our study suggests that there may be smaller structures within cod populations in the northern Gulf of St. Lawrence. This structure at a fine spatial scale within cod populations has been already reported by Swain & Frank (2000) in the southern Gulf of St. Lawrence (Division 4T), based on a study of vertebral numbers. In the future, genetic methods such as microsatellite markers could be used to examine the degree of affinity of such small groups and determine if siblings are present.

Homing behaviour and group cohesion may be fundamental for developing strategies to rebuild northern Gulf cod and other similarly depleted fish stocks. Our study demonstrates that northern Gulf cod exhibit group cohesion in time and space, which can be characterised as homing. The stability of homing and cohesion may lead to resistance to mixing, expansion, and colonisation of new habitat, as reported by Svedäng *et al.* (2007).

However, it could promote the recovery of local populations at small scales. In addition, density-dependent habitat selection could promote recovery strategies, especially with respect to rebuilding cod in the northern Gulf (Tamdrari *et al.*, 2010). Homing as well as group cohesion and density-dependent habitat selection are important population features that need to be taken into account for managing depleted populations such as northern Gulf cod for the purpose of promoting management policies to allow collapsed fish stocks to rebuild.

DISCUSSION GÉNÉRALE

et phénomènes liés à la dynamique des populations. En milieu marin, l'appréhension et la maîtrise de ces échelles de variation représentent une condition indispensable à la compréhension de la dynamique et de la structure des populations en fonction de la complexité de différents phénomènes: dérive, rétention, migration, advection et diffusion, induits et contrôlés par des facteurs biotiques et abiotiques. Des études récentes appuient ces résultats en mettant en exergue l'importance des échelles de variations spatiotemporelles dans la dynamique des populations (Werner *et al.*, 2001; Shepherd et Litvak, 2004; Schneider *et al.*, 2008; Ehrich *et al.*, 2009; Loots *et al.*, 2010; Einum *et al.*, 2011; Leter *et al.*, 2011; Planque *et al.*, 2011).

Si la dynamique de densité dépendance observée dans les années récentes persiste, et que la biomasse de la population de morue de 4R augmentait suffisamment, cette dernière pourrait alors contribuer à la reconstruction du sous-stock de la division 4S, par émigration. Cet apport pourrait s'ajouter à la production locale du sous-stock résiduel de la division 4S, dont l'existence a été démontrée par Bui *et al.* (2010, 2011).

5.2. Dispersion de la morue en fonction des facteurs abiotiques et biotiques

L'analyse du comportement de dispersion de la morue basée sur les données de marquage (chapitre 2) a mis en évidence les plus importants facteurs qui influencent ce comportement et les modes de distribution spatiale de la morue dans le nord du golfe du Saint-Laurent. Parmi ces facteurs, la température et l'abondance apparaissent dominants. Les fluctuations interannuelles de l'abondance des stocks et la température influencent conjointement le comportement de dispersion. La morue a tendance à se concentrer dans des sites correspondant à ses températures préférentielles (3 à 7°C; Hedger *et al.* 2004 et Lafrance *et al.* 2005) et à se disperser à des températures <3°C à la recherche de milieux plus favorables. Ce comportement de la morue a déjà été observé (Mountain et Murawski 1992; Atkinson *et al.*, 1997; Swain *et al.*, 1998; Castonguay *et al.*, 1999) et semble être régi par la disponibilité d'habitats thermaux favorables. Par ailleurs, une contraction de la

5. Discussion générale

Cette discussion intègre et synthétise les principaux résultats obtenus en liaison avec les trois objectifs de ce doctorat, à savoir : (i) analyse de la dynamique spatiale de la morue du nord du golfe du Saint-Laurent à des échelles spatio-temporelles différentes; (ii) analyse de la dispersion de la morue en fonction des facteurs abiotiques (température, salinité et profondeur), et biotiques (biomasse du stock) à l'échelle du golfe du Saint-Laurent; (iii) Caractérisation du homing et de la fidélité au banc pour deux périodes (années 1984-1986 et années 1996-2008), ainsi que pour les saisons d'été d'une part et de printemps et d'automne combinées, d'autre part.

5.1. Dynamique spatiale de la morue

L'étude présentée dans le chapitre 1 fait ressortir les différents modèles de dynamique d'occupation d'espace que la morue du nord du golfe du Saint-Laurent a adoptés dans le temps et à des échelles spatiales variables. À grande échelle (divisions 4RS), un seul modèle de dynamique indépendante de la densité prédomine (D_2), ou modèle de densité proportionnelle (Hilborn et Walters, 1992). Cela signifie que la dynamique spatiale est essentiellement influencée par les facteurs de l'environnement. En revanche, à plus petite échelle (division 4R), tous les modes d'occupation de l'espace sont observés, les modes dépendants de la densité (modèle de densité constante D_3 et modèle de bassin D_4) et indépendants (modèle de densité différentielle D_1 et modèle de densité proportionnelle D_2). À partir de 2006, un changement de dynamique de densité indépendante à densité dépendante (D_4), ou le modèle de bassin de MacCall (1990), a été observé (tableaux 2.1 et 2.2). Ce changement correspond à une expansion de la biomasse vers l'ouest du golfe du Saint-Laurent (Fig. 2.5). Cette expansion est due aux classes d'âges 2004 et 2006 qui ont été relativement importantes (Fréchet *et al.*, 2009). De plus, les résultats démontrent l'importance des échelles spatiales et temporelles des processus

biomasse vers l'est et une expansion vers le nord du golfe à partir de 2006 a été observée (fig. 2.2). Ceci peut être attribué à la fois à l'effort de pêche déployé dans le nord du golfe du Saint-Laurent et à la dynamique spatiale de la morue. On pourrait supposer que l'augmentation des taux de recaptures au nord corresponde à un déplacement de l'effort de pêche dans cette région. Cependant, Rose et Leggett (1991) notent que les pêcheurs concentrent leurs efforts dans les zones où les bancs de morue se retrouvent, donc l'hypothèse est peu vraisemblable. La contraction vers l'est et l'expansion vers le nord de la biomasse semble plutôt liée au réchauffement des eaux observé depuis 2006. Par ailleurs, l'année 2006 semble être une année charnière où un changement de dynamique de la morue se serait produit. Cela a été observé dans deux études basées sur des sources de données indépendantes, relevés au chalut de fond (Chapitre 1) et données de marquage (Chapitre 2).

La biomasse et la température agissent conjointement sur les comportements de dispersion et les modes de distribution spatiale de la morue du nord du golfe. Cela peut suggérer une dynamique qui est à la fois dépendante de la densité (modèle de bassin de MacCall, 1990) et d'autres facteurs. Les résultats obtenus indiquent que les dynamiques indépendantes de la densité sont plus influencées par la température que par d'autres facteurs abiotiques, comme la profondeur et la salinité. De ce fait, aussi longtemps que les habitats favorables sont disponibles, la morue peut progresser d'une dynamique à l'autre pour minimiser les facteurs négatifs de compétition et de prédation tout en optimisant les compromis qu'elle doit assurer entre les différentes contraintes biologiques et écologiques (reproduction, alimentation, par ex.).

La compréhension de la répartition spatio-temporelle et du comportement de dispersion de la morue en fonction de son environnement et des relations densité dépendantes est importante pour évaluer les conséquences potentielles des mesures de gestion. La présente étude démontre que la température et la biomasse de la population sont des facteurs qui affectent significativement la distribution spatiale et le comportement de dispersion de la morue. Ces résultats représentent une base pour explorer la dynamique des sous-populations qui composent le stock et le potentiel de rétablissement du stock du nord du golfe du Saint-Laurent depuis le récent déclin.

5.3. Le homing et la fidélité au banc

La caractérisation du phénomène du homing et la fidélité au groupe (chapitre 3), montre que la morue a un comportement de homing stable à travers le temps et entre les saisons (Fig. 4.2 et Tableau 4.3). La stabilité du homing dans le temps est observée pour au moins trois ans après le marquage pour la période de 1996 à 2008. Par exemple, durant l'été, 50% des morues recapturées se trouvaient à moins de 16, 19 et 34 km de leurs sites de marquage après un, deux et trois ans au large, respectivement. Donc, la morue du nord du golfe St-Laurent observe une fidélité envers un parcours migratoire avec régularité d'une année à l'autre. Malgré une augmentation de la distance au fil du temps entre le site de marquage et de recapture, il n'y a pas de différences significatives entre les années. Ce comportement de la morue a été déjà rapporté, pour des périodes de l'ordre d'une année (Robichaud et Rose, 2004; Windle et Rose, 2005; Svedäng *et al.*, 2007). Cependant, aucune autre étude ne montre ce phénomène au-delà d'un an. Les résultats présentés ici indiquent que le homing pourrait être un comportement persistant pour la morue.

La capacité des espèces à revenir à leurs habitats d'origine est considéré écologiquement très importante car elle signifie que les migrations ont peu d'effet sur l'intégrité des populations (Gerking, 1959). De plus le homing contribue à la survie et à la conservation des espèces. Explorer les processus impliqués dans ces comportements de homing pourrait être fondamental pour comprendre les enjeux liés à la reconstruction et à la conservation des stocks de poissons, comme ceux de la morue de l'Atlantique canadien.

Les résultats obtenus dans cette étude concernant la fidélité au banc démontrent que la cohésion ou l'association de la morue à de petites unités (groupe) n'est pas due au hasard (Voir Tableaux 4.4 et 4.5). La cohésion est maintenue durant au moins trois ans après le marquage (Tableau 4.5), voire plus. Les résultats suggèrent qu'il existe une certaine forme de cohésion entre les morues, leur permettant d'être encore ensemble au sein des groupes qui se déplacent sur des distances considérables et durer pendant de longues périodes: des années ou plus et peut-être durant leur vie entière. Ces groupes pourraient provenir du même événement de reproduction et pourraient donc correspondre à des familles.

Notre étude a démontré que les populations de morue présentent un comportement de homing, et de fidélité au banc, avec une stabilité temporelle. Le homing combiné à la cohésion en petites unités pourrait favoriser la reconstruction et la conservation des stocks de morue à l'échelle locale. Par contre, à grande échelle, ces phénomènes pourraient défavoriser l'expansion et la colonisation de nouveaux habitats, puisque ces unités reviennent aux mêmes habitats au fil du temps. Ceci, implique que l'occupation de nouveaux habitats se produira nécessairement par l'influence de ces groupes de familles (explorateurs), par des facteurs environnementaux ou par des phénomènes de densité dépendance.

Les principaux résultats de cette thèse sur la dynamique et le comportement de la morue (*Gadus morhua*) dans le nord du golfe du Saint-Laurent, aux différentes échelles spatiales considérées (l'échelle du nord du golfe, l'échelle régionale –division 4R– et l'échelle du banc et de l'individu), sont illustrés à la Fig. 5.1.

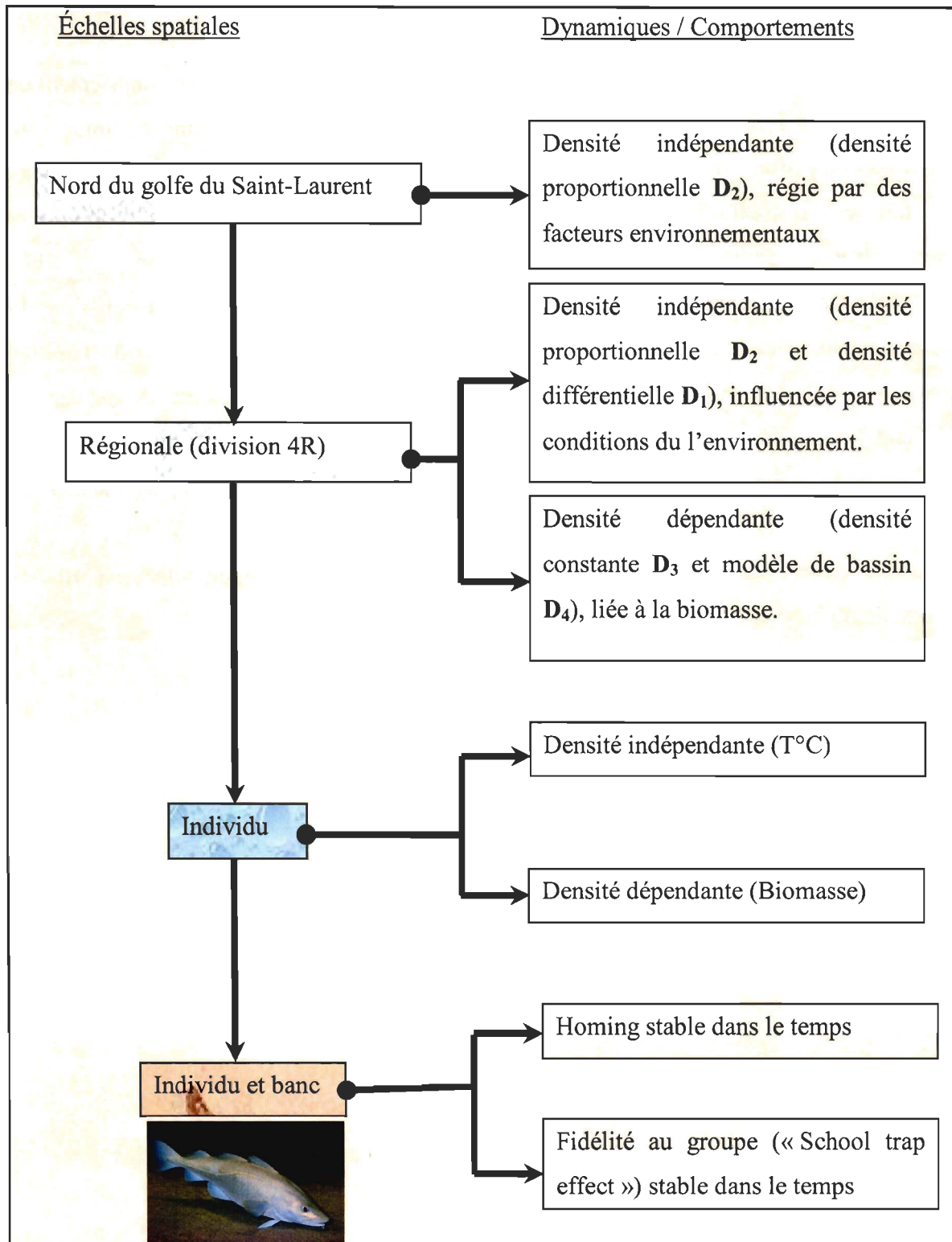


Figure 5.1: Synthèse des principaux résultats sur la dynamique et le comportement de la morue du nord du golfe Saint-Laurent.

5.4. Implications pour la reconstruction du sous-stock de la division 4S

Les informations issues des différents chapitres de cette thèse peuvent servir de cadre pour proposer des scénarios de reconstruction de la biomasse dans la zone 4S, au nord-ouest du golfe du Saint-Laurent (Fig. 5.2). Ces scénarios partent de l'hypothèse qu'il existe, d'une part, des sous-populations concentrées à l'est de Terre-Neuve, regroupées ici dans une large composante (« composante 4R »), et, d'autre part, une sous-population résiduelle dans la zone 4S (Bui *et al.*, 2010, 2011).

Scénario 1 : La composante d'Anticosti (division 4S) et celle de l'ouest de Terre-Neuve (division 4R) gardent chacune leur dynamique et restent cantonnées dans leur région respective. Alors, la reconstruction du sous-stock de 4S ne pourrait se faire que par la résurgence du sous-stock local. Le *scénario 1* suppose que les explorateurs ont disparu et qu'il ne reste que des individus résidents inféodés au parcours migratoire actuel.

Scénario 2 : Si la biomasse de 4R augmente suffisamment, on pourrait s'attendre à un débordement de groupes d'individus vers 4S, par l'effet de densité dépendance observée récemment (Chapitre 1).

Scénario 3 : Dans l'hypothèse où le milieu de la division 4R deviendrait défavorable pour la population de morue (ex. température plus froide), ces conditions environnementales favoriseraient l'émigration de groupes d'individus vers 4S par un effet indépendant de la densité, influencé essentiellement par la température (Chapitre 2).

Scénario 4 : Ce scénario est une combinaison entre les scénarios 2 et 3. On pourrait s'attendre à un débordement de groupes d'individus vers 4S par des effets conjoints dépendants et indépendants de la densité (Chapitre 1 et 2).

Les scénarios 2, 3 et 4 décrits ci-dessus ne peuvent être possibles que par l'existence des groupes d'explorateurs (chapitre 3), qui vont chercher de nouveaux habitats soit par un effet de densité dépendante ou indépendante, soit par effet conjoint des deux phénomènes.

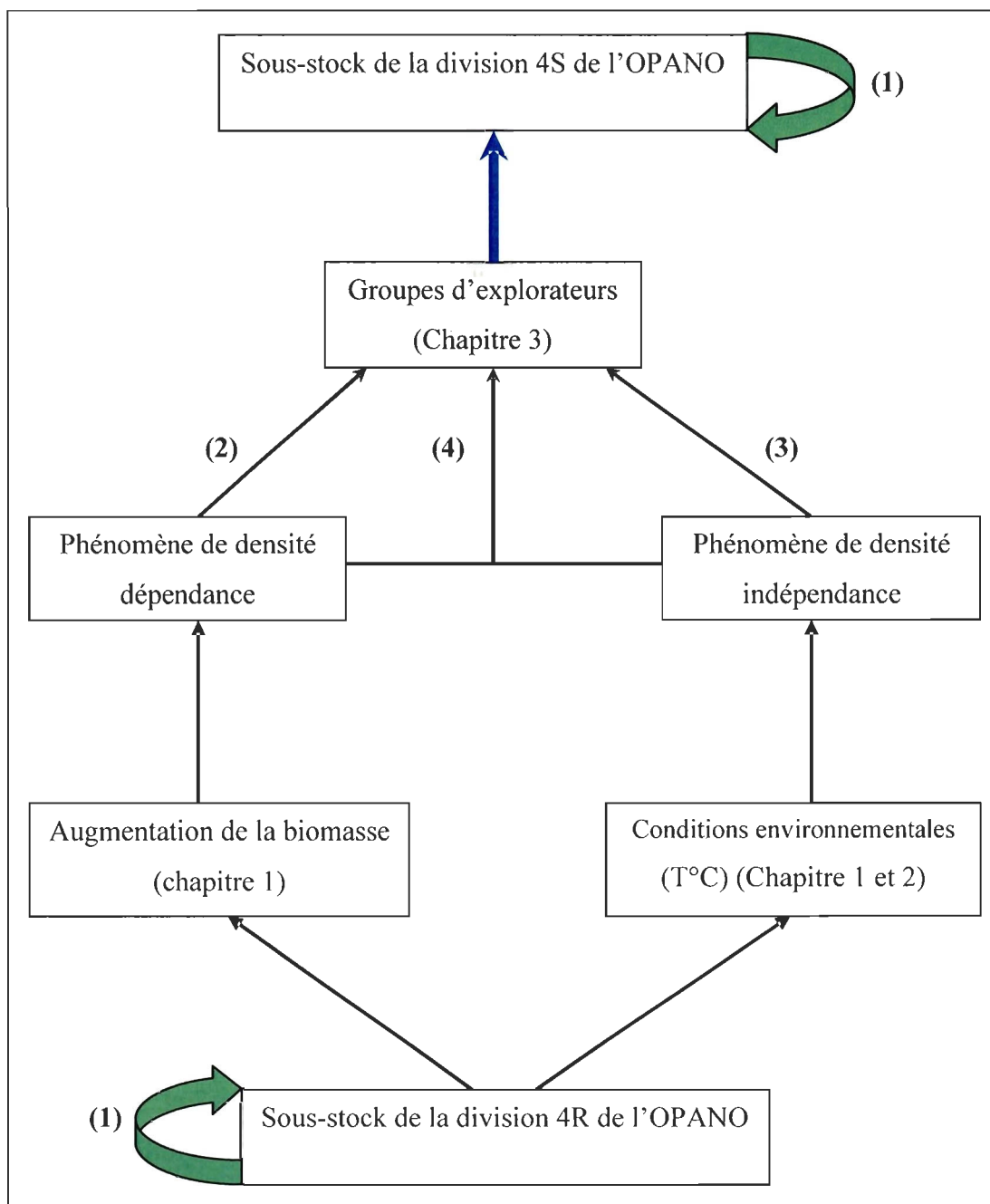


Figure 5.2: Diagramme de scénarios possibles pour la reconstruction du sous-stock de morue dans la division 4S de l'OPANO. 1 Scénario de résurgence locale, 2 scénario de débordement par le phénomène de densité dépendance, 3 scénario de débordement par l'effet de densité indépendance et 4 une combinaison des scénarios 2 et 3.

**CONCLUSION GÉNÉRALE ET
PERSPECTIVES DE RECHERCHE**

Conclusion générale

L'objectif général de recherche de cette thèse était de déterminer et comprendre la dynamique spatiale de la morue du nord du golfe Saint-Laurent et les principaux facteurs qui interviennent dans cette répartition spatiale. Il s'agissait, notamment, d'évaluer les possibilités de reconstruction de la composante du nord-ouest du golfe (zone 4S). Dans ce contexte, on devait analyser l'importance relative de la recolonisation (immigration de morues à partir de 4R), d'une part, et de la résurgence du sous-stock local, d'autre part. Pour répondre à cette problématique, le travail s'est déroulé en trois étapes, chacune correspondant à un chapitre de la thèse.

1. Analyse de la dynamique spatiale de la morue du nord du Golfe du Saint-Laurent à des échelles spatio-temporelles différentes.

Nous avons mis en évidence les différents modes d'occupation d'espace par la morue du nord du golfe du Saint-Laurent dans le temps et à des échelles spatiales variables. À l'échelle de l'ensemble du nord du golfe, la morue adopte une dynamique à densité proportionnelle, c'est-à-dire que la répartition spatiale est principalement influencée par des facteurs environnementaux. À l'échelle régionale (division 4R), les quatre modes d'occupation de l'espace sont observés : les dynamiques à densité différentielle (\mathbf{D}_1) et proportionnelle (\mathbf{D}_2), contraintes essentiellement par les facteurs environnementaux, et les dynamiques à densité constante (\mathbf{D}_3) et le modèle de bassin (\mathbf{D}_4), principalement liées à la densité.

Du point de vue écologique, la prise en considération et la maîtrise des échelles de variations spatiales et temporelles est nécessaire à la compréhension de la dynamique des populations marines. En effet, la dynamique de la morue apparaît dépendante de l'échelle spatiale considérée. Cependant, aussi longtemps que l'espace est disponible, la morue du nord du golfe du Saint-Laurent peut progresser d'une dynamique à l'autre pour maximiser sa niche

écologique de manière indépendante ou dépendante de la densité, en fonction des contraintes environnementales.

2. Analyse de la dispersion de la morue en fonction des facteurs abiotiques (température, salinité et profondeur), et biotiques (biomasse) à l'échelle du golfe du Saint-Laurent.

L'étude de la dispersion des morues à l'échelle individuelle a permis de faire ressortir le rôle très important que joue la température dans leur dynamique et leur distribution spatiale dans le nord du golfe. La morue a tendance à se concentrer à des températures favorables (3 à 7°C), et à se disperser à des températures < à 3°C. Cet effet laisse suggérer une dynamique indépendante de la densité plus influencée par la température que par d'autres facteurs comme la salinité ou encore la profondeur. De plus, l'effet de la variation temporelle de la biomasse sur la dynamique a été mis en évidence, ce qui suggère qu'une dynamique dépendante de la densité vient s'ajouter aux facteurs environnementaux.

3. Caractérisation du homing et la fidélité au banc pour deux périodes : années 1980 et années 1996-2008, ainsi que pour les saisons été et printemps / automne combinés

La morue du nord du golfe montre un comportement de homing, considéré comme une fidélité à un parcours migratoire, les individus retournant aux mêmes endroits à la même période. La morue revient aux mêmes sites d'alimentation et de reproduction. Ce comportement apparaît stable d'une année à l'autre, sur une période d'au moins trois ans.

Un autre comportement observé chez la morue est celui de la fidélité au banc (« school trap effect »). Nous avons pu mettre en évidence pour la première fois ce comportement de fidélité chez la morue et, plus généralement, pour une espèce démersale. La fidélité au banc combinée au homing conditionnent les déplacements de la morue et peuvent jouer un rôle très important pour l'expansion de la population vers de nouveaux habitats.

L'ensemble des connaissances accumulées dans cette thèse sur la dynamique et la distribution spatiale de la morue du nord du golfe du Saint-Laurent peuvent servir de cadre de base pour promouvoir de meilleures mesures de gestion, afin de favoriser la reconstruction des stocks du golfe. Ces résultats soulignent les précautions spéciales de gestion à considérer, en particulier dans les régions où les dynamiques spatiales sont caractérisées par une variation de densité locale, car la concentration de la pêche dans des zones particulières pourrait générer des effets de surpêche locale, et sans doute, la disparition d'unités génétiques. Une spatialisation de la gestion avec une répartition homogène de l'effort de pêche sur l'ensemble de la région pourrait être envisagée. Le phénomène de densité dépendance est observé quand la biomasse augmente. La minimisation des prises commerciales ou accessoires comme mesure de gestion s'ajoutant à celles déjà en place pourrait aider à prévenir et favoriser la reconstruction de la population de morues du nord du golfe St-Laurent.

Perspectives de recherches

La présente thèse de doctorat nous a permis de mettre en évidence la dynamique spatiale, le comportement de dispersion en fonction des facteurs environnementaux de la morue du nord du golfe du Saint-Laurent, mais aussi la caractérisation du phénomène du homing et la fidélité au banc. L'ensemble des connaissances scientifiques accumulées pourront servir de cadre de base pour élaborer des méthodes de gestion efficaces et de favoriser ainsi la reconstruction et la conservation des stocks de morue du nord du golfe.

Dans l'étude de la dynamique spatiale (chapitre 1), nous avons fait appel à la science minière «géostatistique» pour modéliser les stratégies d'occupation de l'espace par la morue. L'interprétation des résultats de cette analyse nous a conduits à penser que la dynamique spatiale de la morue est un processus dépendant de l'échelle spatiale. Dans le contexte des théories récentes sur la distribution spatiale des espèces, dont la «distribution libre idéale», il sera opportun d'examiner la dynamique spatiale des jeunes morues (âge 1 et 2) à l'échelle locale (ex : nurserie) pour compléter le volet sur la dynamique spatiale. Une telle étude pourra permettre de dégager des informations sur le comportement des espèces, importantes dans des études de la dynamique des populations marines exploitées.

L'étude du comportement de dispersion en fonction des facteurs environnementaux (chapitre 2), a révélé que la température et la biomasse sont les facteurs les plus importants qui influencent la dispersion de la morue dans le nord du golfe du Saint-Laurent contrairement à la profondeur et la salinité. Il serait utile d'examiner l'influence d'autres facteurs comme la disponibilité de la nourriture, comme par exemple le capelan (*Mallotus villosus*), ou encore la présence des prédateurs comme le phoque gris (*Halichoerus grypus*), sur le comportement de dispersion.

Au chapitre 3 de la thèse, la caractérisation du homing et l'association ou la cohésion des groupes ont été examinées. L'étude a mis en évidence un comportement de homing avec une stabilité temporelle, ainsi qu'un phénomène de cohésion des groupes. Nous pensons que la cohésion des groupes est un phénomène important dans les processus biologiques liés aux comportements et à la dynamique des populations marines. Cela laisse

ouverte une intéressante perspective de recherche qui devrait viser à vérifier au moyen d'études génétiques si les groupes de morue ont une affinité, ce qui pourrait correspondre à des « familles » d'individus. Une telle étude pourra permettre de dégager des informations qui auront des implications importantes dans la gestion, la reconstruction et la conservation des stocks de morue. En effet, si cette hypothèse est vérifiée la conservation du stock nécessitera de préserver cette diversité génétique.

Enfin, une importante perspective de recherche se présente à la lumière des résultats obtenus dans cette thèse et sur l'ensemble des connaissances scientifiques déjà accumulées sur la morue. Il serait intéressant d'examiner la connectivité hydrodynamique entre les sous-populations identifiées par l'analyse de la composition chimique des écailles (Sagnol, 2007) (voir Fig 1.5), afin d'introduire une réflexion sur leur vulnérabilité en terme de politiques d'exploitation, reconstruction et conservation des ressources. En utilisant l'indice de connectivité proposé par Medina (2008) couplé au modèle hydrodynamique de Saucier *et al.* (2003), nous pourrions alors identifier quelle sont les sous-populations qui jouent le rôle de source ou de puits, et de faire ainsi un bilan de connectivité entre ces sous-populations dans le nord du golfe. De plus, il serait opportun de poursuivre cette ligne de recherche en concevant un modèle de type IBM (modèle centré sur l'individu) de dynamique de la morue plus complexe et plus sophistiqué que l'indice de connectivité mentionné. Cette approche a été utilisée pour modéliser la dynamique des populations, comme pour le thon (Faugeras et Maury, 2007), et les larves de morue (Kristiansen, 2007 ; Kristiansen *et al.*, 2009). L'efficacité de ces modèles dans la caractérisation de la dynamique des populations de poissons a été démontrée (Neuheimer *et al.*, 2010). Pour les stades larvaires, ce modèle pourrait prendre en compte la dimension verticale dans la distribution des larves et leur comportement réel, c.-à-d. la flottabilité, les migrations verticales, la morphologie, etc. afin de prédire où, quand et comment les larves de morue sont recrutées dans les différentes zones du nord du golfe du Saint-Laurent.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Agostini, V. A. et Bakun, A. (2002) 'Ocean triads' in the Mediterranean Sea: Physical mechanisms potentially structuring reproductive habitat suitability (with example application to European anchovy, *Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography* **11**: 129-142.
- Anderson, J. T. et Gregory, R. S. (2000) Factors regulating survival of northern cod (NAFO 2J3KL) during their first 3 years of life. *ICES Journal of Marine Science* **57**: 349-359.
- Anneville, O., Cury, P., Le Page, C. et Treuil, J.-P. (1998) Modelling fish spatial dynamics and local density-dependence relationships: detection patterns at a global scale. *Aquatic Living Resources* **11**: 305-314.
- Atkinson, B. D., Rose, G. A., Murphy, E. F. et Bishop, C. A. (1997) Distribution changes and abundance of northern cod (*Gadus morhua*), 1981–1993. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54** (Suppl. 1): 132-138.
- Babcock, E. A., Pikitch, E. K., McAllister, M. K., Apostolaki, P. et Santora, C. (2005) A perspective on the use of spatialized indicators for ecosystem-based fishery management through spatial zoning. *ICES Journal of Marine Science* **62**: 469-476.
- Bailey, K. M. (1997) Structural dynamics and ecology of flatfish populations. *Journal of Sea Research* **37**: 269-280.
- Bakun, A. (1998) Ocean triads and radical interdecadal stock variability: bane and boon for fishery management science. In T. J. Pitcher, P. J. B. Hart, et Pauly, D. (éd), *Reinventing fisheries management*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers: 331-358.
- Bakun, A. (2001). School-mix feedback: a different way to think about low frequency variability in large mobile fish populations. *Progress in Oceanography* **49**: 485-511.
- Bakun, A. et Cury, P. (1999) The "school trap": a mechanism promoting large amplitude out-of-phase population oscillations of small pelagic fish species. *Ecology Letters* **2**: 349-351.
- Barange, M., Coetzee J.C. et Twatwa, N.M., (2005) Strategies of space occupation by anchovy and sardine in the southern Benguela: the role of stock size and intra-species competition. *ICES Journal of Marine Science* **64**: 645-654.

- Barange, M., Coetzee, J., Takasuka, A., Hill, K., Gutierrez, M., Oozeki, Y., van der Lingen, C., et al. (2009) Habitat expansion and contraction in anchovy and sardine populations. *Progress in Oceanography* **83**: 251-260.
- Beacham, T. D., Brattey, J., Miller, K. M., Le, K. D., Schulze, A.D. et Withler, R. E., (2000) Population structure of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the Newfoundland and Labrador area determined from genetic variation. Canadian Stock Assessment Secretariat Research Document 2000/099.
- Beacham, T. D., Brattey, J., Miller, K. M., Le, K.D. et Withler, R. E. (2002) Multiple stock structure of Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland and Labrador determined from genetic variation. *ICES Journal of Marine Science* **50**: 650-665.
- Begg, G. A. et Waldman, J. R. (1999) An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research* **43**: 35-44.
- Begg, G. A., Friedland, K.D. et Pearce J.B., (1999a) Stock identification and its role in stock assessment and fisheries management: an overview. *Fisheries Research* **43**: 1-8.
- Begg, G. A., Hare, J.A. et Sheehan, D.D., (1999b) The role of life history parameters as indicators of stock structure. *Fisheries Research* **43**: 141-163.
- Bentzen, P., Taggart, C. T., Ruzzante, D. E. et Cook, D. (1996) Microsatellite polymorphism and the population structure of cod (*Gadus morhua*) in the North West Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**: 2706-2721.
- Bertrand, S., Diaz, E. et Niquen, M. (2004) Interactions between fish and fisher's spatial distribution and behaviour: an empirical study of the anchovy (*Engraulis ringens*) fishery of Peru. *ICES Journal of Marine Science* **61**: 1127-1136.
- Bérubé, M. et Fréchet, A. (2001) Summary of the northern Gulf Sentinel tagging program with emphasis on recaptures from adjacent management units. Canadian Science Advisory Secretariat Research Document, 2001/002.
- Bez, N. (1997) Statistiques individuelles et géostatistique transitive en écologie halieutique. École Nationale Supérieure des Mines Paris. Thèse de doctorat en géostatistique: 276pp.
- Blondel, J. E. (1995) Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Paris, Masson.

- Bourdages, H., Savard, L., Archambault, D. et Valois, S (2007) Results from the August 2004 and 2005 comparative fishing experiments in the northern Gulf of St Lawrence between the CCGS Alfred Needler and the CCGS Teleost. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences:2007 /2750.
- Bratney, J., Porter, D. R. et George, C. W. (2002) Movements of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in NAFO subdivision 3Ps and updated estimates of exploitation from tagging experiments in 1997-2002. Canadian Science Advisory Secretariat Research Document, 2002/097.
- Bradbury, I.R., Laurel, B.J., Robichaud, D., Rose, G.A., Snelgrove, P.V.R., Gregory, R.S., Cote, D., et Windle, M.J.S. (2008). Discrete spatial dynamics in a marine broadcast spawner : Re-evaluating scales of connectivity and habitat associations in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in coastal Newfoundland. Fisheries Research **91**: 299-309.
- Brêthes, J.-C. (1992) La variable biologique dans le système de la pêche. In Brêthes, J.-C. et Fontana, A. (éd). Recherches interdisciplinaires et gestion des pêcheries. Projet CIEO-890276, centre international d'exploitation des océans, Halifax (Nouvelle-Écosse, Canada): 29-64.
- Brêthes, J.-C. (1990) Le processus d'évaluation des stocks. In Brêthes, J.-C. et O'Boyle, R.N. (éd). Méthodes d'évaluation des stocks halieutiques. Projet CIEO-860060, centre international d'exploitation des océans, Halifax (Nouvelle-Écosse, Canada): 17-30.
- Bugden, G. L. (1991) Changes in temperature-salinity characteristics of the deeper waters of the gulf of St. Lawrence over the past few decades. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences **113**: 139-147.
- Bui, A. O. V., Ouellet, P., Castonguay, M. et Brêthes, J.-C. (2010) Ichthyoplankton community structure in the northwest Gulf of St. Lawrence (Canada): past and present. Marine Ecology Progress Series **412**: 189-205.
- Bui, A. O. V., Castonguay, M., Ouellet, P. et Sévigny, J.-M. (2011) Searching for Atlantic cod (*Gadus morhua*) spawning sites in the northwest Gulf of St Lawrence (Canada) using molecular techniques. ICES Journal of Marine Science **68**: 911-918.
- Burke, J. S., Ueno, M., Tanaka, Y., Walsh, H., Maeda, T., Kinoshita, I., Seikai, T., Hoss, D. E. et Tanaka, M., (1998) The influence of environmental factors on early life history patterns of flounders. Journal of Sea Research **40**: 19-32.

- Cadigan, N. G. et Bratney, J. (2006) Reporting and shedding rate estimates from tag recovery experiments on Atlantic cod (*Gadus morhua*) in coastal Newfoundland. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **63**: 1944-1958.
- Cadigan, N. G. et Bratney, J. (2008) Reporting rates from cod tagging studies in NAFO Divisions 2J3KL and Subdivision 3Ps. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2008/031.
- Cadrin, S. X. et Fiedland, K. D. (1999) The utility of image processing techniques for morphometric analysis and stock identification. Fisheries Research **43**: 129-139.
- Campana, S. E. (1999) Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. Marine Ecology Progress Series **188**: 263-297.
- Campana, S. E. et Gagne, J. A. (1995) Cod stock identification using ICPMS elemental assays of otoliths. In Deam, J.M. et Campana, S.E. (éd.). Recent Developments in fish Otolith Research. University of South Carolina Press, Columbia: 671-691.
- Campana, S. E., Fowler, A.J. et Jones, C.M. (1994) Otolith elemental fingerprinting for stock identification of Atlantic cod (*Gadus morhua*) using laser ablation ICPMS. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **51**: 1942-1950.
- Campana, S.E., Chouinard, G.A., Hanson, J.M., et Fréchet, A. 1999. Mixing and migration of overwintering Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks near the mouth of the Gulf of St. Lawrence. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **56**: 1873-1881
- Candy, J. R. et Beacham, T. D. (2000) Patterns of homing and straying in southern British Columbia coded-wire tagged chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) populations. Fisheries Research **47**: 41-56.
- Carlton, J. T., Geller, J.-B., Reaka-Kudla, M. L. et Norse, D. A. (1999) Historical extinctions in the sea. Annual Review of Ecology and Systematics **30**: 525-538.
- Casini, M., Cardinale, M., Hjelm, J. et Vitale, F. (2005) Trends in cpue and related changes in spatial distribution of demersal fish species in the Kattegat and Skagerrak, eastern North Sea, between 1981 and 2003. ICES Journal of Marine Science **62**: 671-682.
- Castonguay, M., Rollet, C., Fréchet, A., Gagnon, P., Gilbert, D. et Brêthes, J.-C. (1999) Distribution changes of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in the northern Gulf of St Lawrence in relation to an oceanic cooling. ICES Journal of Marine Science **56**: 333-344.

- Chouinard, G. A. et Fréchet, A. (1994) Fluctuations in the cod stocks of the Gulf of St. Lawrence. ICES Marine Science Symposia **198**: 121-139.
- Clark, C. W. (1996) Marine reserves and precautionary management of fisheries. Ecological applications **6**: 369-370.
- Cohen, D. M., Inada, T., Iwamoto, T. et Scialabba, N. (1990) Gadiform fishes of the world (order Gadiformes). FAO Species Catalogues, FAO Fisheries Synopsis **10**(125): 442pp.
- COSEPAC. (2005) Espèces canadiennes en péril. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa.
- COSEPAC. (2010) Espèces sauvages canadiennes en péril. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa.
- Cote, D., Moulton, S., Frampton, P. C. B., Scruton, D. A. et McKinley, R. S. (2004) Habitat use and early winter movements by juvenile Atlantic cod in a coastal area of Newfoundland. Journal of Fish Biology **64**: 665-679.
- Croft, D. P., Krause, J., Couzin, I. D. et Pitcher, T. J. (2003) When fish shoals meet: outcomes for evolution and fisheries. Fish and Fisheries **4**: 138-146.
- Cury, P. (1994) Obstinate nature: an ecology of individuals. Thoughts on reproductive behavior and diversity. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **51**: 1664-1673.
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R. J. M., Jarre, A., Quinõnes, R. A., Shannon, L. J. et Verheye, H. M. (2000) Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. ICES Journal of Marine Science **57**: 603-618.
- Cushing, D. H. (1972) The production cycle and the numbers of marine fish. Symposium of the Zoological Society of London **29**: 213-232.
- D’Amours, D. (1993) The distribution of cod (*Gadus morhua*) in relation to temperature and oxygen level in the Gulf of St Lawrence. Fisheries Oceanography **2**: 24-29.

- Dagnelie, P. et Florins, P. (1991) Étude du caractère aléatoire de la répartition de points dans des espaces à deux et à trois dimensions. *Revue de statistique appliquée* **39**: 11-20.
- DeBlois, E. M. et Rose, G. A. (1996) Cross-shoal variability in the feeding habits of migrating Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Oecologia* **108**: 192-196.
- DeYoung, B. et Rose, G. A. (1993) On recruitment and distribution of Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 2729-2741.
- DFO (2006) A harvest strategy compliant with the precautionary approach. Canadian Science Advisory Secretariat, Science Advisory Report 2006/023.
- DFO (2007) Assessment of the cod stock in the northern Gulf of St Lawrence (3Pn, 4RS) in 2006. Canadian Science Advisory Secretariat, Science Advisory Report 2007/003.
- DFO (2009) Assessment of the cod stock in the northern Gulf of St Lawrence (3Pn, 4RS) in 2008. Canadian Science Advisory Secretariat, Science Advisory Report, 2009/010.
- DFO (2010) Assessment of the cod stock in the northern Gulf of St Lawrence (3Pn, 4RS) in 2009. Canadian Science Advisory Secretariat, Science Advisory Report 2010/011.
- Diadov, Y. P. (1998) Population structure of the Pacific black halibut *Reinhardtius matsuurae*, (Jordan et Snyder). *Journal of Sea Research* **40**: 109-116.
- Dieckmann, U., Law, R. et Metz, J. A. J. (éd). (2000) *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Dittman, A. H. et Quinn, T. P. (1996) Homing in Pacific salmon: mechanisms and ecological basis. *Journal of Experimental Biology* **199**: 83-91.
- Doebeli, M. et Killingback, T. (2003) Metapopulation dynamics with quasi-local competition. *Theoretical Population Biology* **64**: 397-416.
- Doray, M., Petitgas, P. et Josse, E. (2008) A geostatistical method for assessing biomass of tuna aggregations around moored Fish Aggregating Devices with star acoustic surveys. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**: 1193-1205.

- Drinkwater, K. F. (2006) The regime shift of the 1920s and 1930s in the North Atlantic. *Progress in Oceanography* **68**: 134-151.
- Drinkwater, K. F. (2009) Comparison of the response of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the high-latitude regions of the North Atlantic during the warm periods of the 1920s-1960s and the 1990s-2000s. *Deep Sea Research, Part II Topical Studies in Oceanography* **56**: 2087-2096.
- Dulvy, N. K., Sadovy, Y. et Reynolds, J. D. (2003) Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries* **4**: 25-64.
- Dutil, J.-D., Castonguay, M., Gilbert, D. et Gascon, D. (1999) Growth, condition, and environmental relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf of St. Lawrence and implications for management strategies in the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**: 1818-1831.
- Dutil, J.-D., Castonguay, M., Hammill, M. O., Lambert, Y., Ouellet, P., Chabot, D., Browman, H., Gilbert, D., Fréchet, A., Gagné, J. A., Gascon, D. et Savard, L. (1998) Environmental influences on the productivity of cod stocks : Some evidence for the Northern Gulf of St. Lawrence, and required changes in management practices. *Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 1998/018.
- Edwards, M. et Richardson, A. J. (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* **430**: 881-884.
- Ehrich, S., Stelzenmüller, V., et Adlerstein, S. (2009) Linking spatial pattern of bottom fish assemblages with water masses in the North Sea. *Fisheries Oceanography* **18** : 36-50.
- Einum, S., Robertsen, G., Nislow, K. H., Kelvey, S.M. et Armstrong, J. D. (2011) The spatial scale of density-dependent growth and implications for dispersal from nests in juvenile Atlantic salmon. *Oecologia* **165**: 959-969.
- Engelhard, G. H., Pinnegar, J. K., Kell, L. T. et Rijnsdorp, A. D. (2011). Nine decades of North Sea sole and plaice distribution. *ICES Journal of Marine Science*, **68**: 1090-1104.
- Faugeras, B., et Maury, o. (2007) Modeling fish movements: from an individual-based representation to an advection-diffusion equation. *Journal of Theoretical Biology* **247**:837-848.

- Fernandes, P. G. et Rivoirard, J. (1999) A geostatistical analysis of the spatial distribution and abundance of cod, haddock and whiting in North Scotland. In Gomez-Hernandez, A. S. et R. Froidevaux (éd). *Geoenv II-Geostatistics for Environmental Application*, Kluwer Academic, Dordrecht: 201-212.
- Fevoldon, S. E. et Pogson, G.H. (1997) Genetic divergence at the synaptophysin (SynI) locus among Norwegian coastal and northeast Arctic populations of Atlantic cod. *Journal of Fish Biology* **41**: 895-908.
- Frank, K. T. et Brickman, D. (2000) Allee effects and compensatory population dynamics within a stock complex. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**: 513-517.
- Fréchet, A., Gauthier, J., Schwab, P., Lambert, Y., le Bris, A., Tournois, C., Way, M., et al. (2009) The status of cod in the Northern Gulf of St Lawrence (3Pn, 4RS) in 2008. *Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2009/090:
- Fréon, P. et Misund, O. A. (1999) *Dynamics of Pelagic Fish Distribution and Behaviour: Effects on Stock Assessment*. Blackwell/Fishing News Books, London.
- Fréon, P., Drapeau, L., David, J. H. M., Moreno, A. F., Leslie, R. W., Oosthuizen, W. H., Shannon, L. J., et al. (2005) Spatialized ecosystem indicators in the southern Benguela. *ICES Journal of Marine Science* **62**: 459-468.
- Fretwell, S. D. et Lucas, H. L., (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* **19**: 136-156.
- Fromentin, J.-M., Myers, R. A., Bjornstad, O. N., Stenseth, N. Ch., Gjosaeter, J. et Christie, H. (2001). Effects of density-dependent and stochastic processes on the regulation of cod populations. *Ecology* **82**: 567-579.
- Gaertner, J. C., Bertrand, J. A., Samani, D. et Souplet, A. (2005) Spatio-temporal organization patterns of demersal assemblages of the east-coast of Corsica (Mediterranean Sea). *Vie et Milieu* **55**: 81-89.
- Gagnon, P. (1991) The effects of set to strata allocation adjustments. *Canadian Atlantic Fisheries Scientific Advisory Committee Research Document*, 1991/062: 8pp.
- Galbraith, P. S. (2006) Winter water masses in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Geophysical Research* **111**(C06022): 23pp.

- Galbraith, P. S., Pettipas, R.G., Chassé, J., Gilbert, D., Larouche, P., Pettigrew, B., Gosselin, A., Devine, L. et Lafleur, C. (2010) Physical Oceanographic Conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2009. Canadian Science Advisory Secretariat Research Document, 2010/035.
- Gascon, D., Aparicio, M. et Mercille, B. (1990) Estimations du mélange entre les stocks de morue du Nord du Golfe du Saint-Laurent (Divisions 3Pn4RS) et les stocks adjacents (2J3KL, 3Ps, et 4TVn [Janvier-Avril]) à partir de résultats de marquage. Canadian Atlantic Fisheries Science Advisory Committee Research Document, 1990/61.
- Gascon, D., Castonguay, M., Fréchet, A., and Bourassa, L. (1997) Homing in cod (*Gadus morhua*): tagging in the Gulf of St. Lawrence 1983-1986. In: Rice, J. R. (éd.) Workshop on cod stock components, March 3-5, 1997, St. John's Newfoundland. DFO Canadian Stock Assessment Secretariat Proceeding Series, 1997/06.
- Gerking, S. D. (1959). The restricted movement of fish populations. *Biological Reviews* **34**, 221-242.
- Godø, O. R. (1984) Migration, mingling and homing of north-east Arctic cod from two separated spawning grounds. In Godø, O.R. et Tilseth, S. (éd). *Reproduction and Recruitment of Arctic Cod*. Institute of Marine Research, Bergen, Norway: 289-302.
- Gomes, M. C., Haedrich, R.L., and Villagarcia, M.G. (1995) Spatial and temporal changes in the groundfish assemblages on the north-east Newfoundland/Labrador shelf, north-west Atlantic, 1978-1991. *Fisheries Oceanography* **4**: 85-101.
- Gotceitas, V., Fraser, S. et Brown, J.A. (1997) Use of eelgrass beds (*Zostera marina*) by juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 1306-1309.
- Grimm, V., Reise, K. et Strasser, M. (2003) Marine metapopulations: a useful concept? *Helgoland Marine Research* **56**: 222-228.
- Gröger, J. P. et Fogarty, M. J. (2011) Broad-scale climate influences on cod (*Gadus morhua*) recruitment on Georges Bank. *ICES Journal of Marine Science* **68**: 592-602.
- Hanski, I. (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* **396**: 41-49.

- Hanski, I. (2008) Spatial patterns of coexistence of competing species in patchy habitat. *Theoretical Ecology* **1**: 29-43.
- Hanson, J. M. (1996) Seasonal distribution of juvenile Atlantic cod in the southern Gulf of St Lawrence. *Journal of Fish Biology* **49**: 1138-1152.
- Harrison, S. (1991) Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. In: Gilpin M. and Hanski I. (Eds.) *Metapopulation Dynamics*. Academic Press, San Diego, CA: 73-88.
- Hay, D. E., MacCarter, P. B. et Daniel, K. S. (2001) Tagging of Pacific herring *Clupea pallasii* from 1936-1992: a review with comments on homing, geographic fidelity, and straying. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 1356-1370.
- Hay, D. E. et MacKinnell, S. M. (2002) Tagging along: association among individual Pacific herring (*Clupea pallasii*) revealed by tagging. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 1960-1968.
- Heath, M. R., Kunzlik, P. A., Gallego, A., Holmes, S. J. et Wright, P. J. (2008) A model of meta-population dynamics for North Sea and West of Scotland Cod-The dynamic consequences of natal fidelity. *Fisheries Research* **93**: 92-116.
- Hedger, R., McKenzie, E., Heath, M., Wright, P., Scott, B., Gallego, A. et Andrews, J. (2004) Analysis of the spatial distributions of mature cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) abundance in the North Sea (1980-1999) using generalised additive models. *Fisheries Research* **70**: 17-25.
- Hilborn, R. et Walters, C. J. (1992) *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman and Hall, New York.
- Hill, S., Burrows, M. T., and Hughes, R. N. (2002). Adaptive search in juvenile plaice foraging for aggregated and dispersed prey. *Journal of Fish Biology*, **61**: 1255-1267.
- Hinz, H., Bergmann, M., Shucksmith, R., Kaiser, M. J., and Rogers, S. I. (2006). Habitat association of plaice, sole, and lemon sole in the English Channel. *ICES Journal of Marine Science*, **63**: 912-927.
- Hovgård, H. et Christensen, S. (1990) Population structure and migration patterns of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in West Greenland waters based on tagging experiments from 1946 to 1964. *NAFO Scientific Council Studies* **14**: 45-50.

- Howell, W. H., Morin, M., Rennels, N. et Goethel, D. (2008) Residency of adult Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the western Gulf of Maine. *Fisheries Research* **91**: 123-132.
- Huse, G. et Ellingsen, I. (2008) Capelin migrations and climate change -a modelling analysis. *Climatic change* **87**: 177-197.
- Hutchings, J. A. (2000) Collapse and recovery of marine fishes. *Nature* **406**: 882-885.
- Hutchings, J. A. et Myers, R.A. (1994) What can be learned from the collapse of a renewable resource? Atlantic cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**: 2126-2146.
- Hutchings, J. A. et Reynolds, J. D. (2004) Marine fish population collapses: consequences for recovery and extinction risk. *Bioscience* **54**: 297-309.
- ICES (2007) Report of the workshop on testing the entrainements hypothesis (WKTEST). ICES CM 2007/LRC.10.
- Iles, T. D. et Sinclair, M. (1982) Atlantic herring stock discreteness and abundance. *Science* **215**: 627-633.
- Jager, Z. (2001) Transport and retention of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard nursery (Ems estuary). *Journal of Sea Research* **45**: 153-171.
- Jarre-Teichmann, A., Wieland, K., MacKenzie, B., Hinrichsen, H. H., Plikshs, M. et Aro, E. (2000) Stock-Recruitment relationships for cod (*Gadus morhua callarias*) in the central Baltic Sea incorporating environmental variability. *Archive of Fishery and Marine Research* **48**: 97-123.
- Klimley, P. et Holloway, C.F. (1999) School fidelity and homing synchronicity of yellowfin tuna. *Marine Biology* **133**: 307-317.
- Koutitonsky, V. G. et Bugden, G. L. (1991) The physical oceanography of the Gulf of St. Lawrence: a review with emphasis on the synoptic variability of the motion. In Therriault, J.-C. (éd) *The Gulf of St. Lawrence: Small Ocean or Big Estuary?* Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences: **113**: 57-90.
- Kristiansen, T (2007) Modeling early life history of cod. PhD thesis, University of Bergen, Bergen; <http://hdl.handle.net/1956/2190>.

- Kristiansen, T., Lough, R.G., Werner, F.E., Broughton, E.A., et Buckley, L.J. (2009) Individual-based modeling of feeding ecology and prey selection of larval cod on Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series* **376** :227-243.
- Kulka, D. W., Wroblewski, J. S. et Narayanan, S. (1995) Recent changes in the winter distribution and movements of Northern Atlantic cod (*Gadus morhua* Linnaeus, 1758) on the Newfoundland-Labrador Shelf. *ICES Journal of Marine Science* **52**: 889-902.
- Lafrance, P., Castonguay, M., Chabot, D. et Audet, C. (2005) Ontogenetic changes in temperature preference of Atlantic cod. *Journal of Fish Biology* **66**: 553-567.
- Lage, C., Kuhn, K. et Kornfield, I. (2004) Genetic differentiation among Atlantic cod (*Gadus morhua*) from Browns Bank, Georges Bank, and Nantucket Shoals. *Fisheries Bulletin* **102**: 289-297.
- Laurec, A. et Le Guen, J-C. (1982) Dynamiques des populations marines exploitées. Tome I. Concepts et modèles. CNEXO/ Centre Océanologique de Bretagne, Brest - France. *Rapports Scientifiques et Techniques* **45**: 118pp.
- Lauria, V., Vaz, S., Martin, C. S., Mackinson, S., and Carpentier, A. (2011). What influences European plaice (*Pleuronectes platessa*) distribution in the eastern English Channel? Using habitat modelling and GIS to predict habitat utilization. *ICES Journal of Marine Science*, **68**: 1500-1510.
- Lawson, G. L. et Rose, G. A. (2000) Seasonal distribution and movement patterns of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in coastal Newfoundland waters. *Fisheries Research* **49**: 61-75.
- Lear, W. H. (1984) Discrimination of the stock complex of Atlantic cod (*Gadus morhua*) off southern Labrador and eastern Newfoundland, as inferred from tagging studies. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **5**: 143-159.
- Lear, W. H. (1988) Migrations of Atlantic cod of NAFO Division 3Ps. NAFO Secretariat Document **73**.
- Lee, T. J. et Speed, M.P. (2010) The effect of metapopulation dynamics on the survival and spread of a novel, conspicuous prey. *Journal of Theoretical Biology* **267**: 319-329.

- Legendre, L. et Legendre, P. (1998) Numerical Ecology. 2nd English éd. (Developments in Environmental Modelling, 20). Elsevier Scientific Publication, Amsterdam.
- Leter, M. E., Logsdon, M. L., Loughlin, T. R., and VanBlaricom, G. R. (2011) Spatial patterns and scaling behaviors of Stellar sea lion (*Eumetopias jubatus*) distributions and their environment. *Journal of Theoretical Biology* **274**: 74-83.
- Lévêque, C. (1995) L'habitat: être au bon endroit au bon moment? *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **337-339**: 9-20.
- Levin, S. A. (1986) Population models and community structure in heterogeneous environments. In T.G. Hallam et S.A. Levin (éd). *Mathematical Ecology* (Springer-Verlag, Berlin): 295-320.
- Levin, L. A. (2006) Recent progress in understanding larval dispersal : new directions and digressions. *Integrative and Comparative Biology* **46**: 282-297.
- Loher, T. (2008) Homing and summer feeding site fidelity of Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) in the Gulf of Alaska, established using satellite-transmitting archival tags. *Fisheries Research* **92**: 63-69.
- Loots, C., Vaz, S., Planque, B. et Koubbi, P. (2010) What controls the spatial distribution of North Sea plaice spawning population? Confronting ecological hypotheses through a model selection framework. *ICES Journal of Marine Science* **67**: 244-257.
- MacCall, A. D. (1990) *Dynamic Geography of Marine Populations*. Washington Sea Grant Press, Seattle, WA. : 153pp.
- MacKinnell, S., Pella, J. J. et Dahlberg, M. L. (1997) Population-specific aggregations of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the North Pacific Ocean. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 2368-2376.
- Mahon, R., Brown, S. K., Zwanenburg, K. C. T., Atkinson, D. B., Buja, K. R., Claflin, L., Howell, G. D., Monaco, M. E., O'Boyle, R. N. et Sinclair, M. (1998) Assemblages and biogeography of demersal fishes of the east coast of North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 1704-1738.
- Maravelias, C. D. (2001) Habitat associations of Atlantic herring in the Shetland area: Influences of spatial scale and geographic segmentation. *Fisheries Oceanography* **10**: 259-267.

- Marshall, C. T. et Frank, K. T. (1994) Geographic responses of groundfish to variation in abundance: methods of detection and their interpretation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**: 808-816.
- Matheron, G. (1981) La Sélectivité des Distributions, note N-686. Centre de Géostatistique. Ecole des Mines de Paris, Fontainebleau, France.
- Maury, O. (1998) Modélisation spatiale en halieutique approche par simulateur SIG application à la hiérarchie de la population de thons albacore (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique tropical. Thèse de Ph.D., École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes: 354pp.
- Maury, O., Gascuel, D., Marsac, F., Fonteneau, A. et De Rosa, A. L. (2001) Hierarchical interpretation of nonlinear relationships linking yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) distribution to the environment in the Atlantic Ocean. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 458-469.
- McKenzie, R. A. (1954) Atlantic cod tagging off the southern Canadian mainland. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* **105**.
- McQuinn, I. H. (1997) Metapopulations and the Atlantic herring. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **7**: 297-329.
- Medina, A. D. (2008) Structure et dynamique spatio-temporelle des populations démersales dans un système d'archipel océanique tropical : le cas de l'archipel du Cap-Vert (océan Atlantique est). Thèse de Ph.D., Université du Québec à Rimouski, Québec: 273pp.
- Mello, L.G.S., et Rose, G.A. (2005). Using geostatistics to quantify seasonal distribution and aggregation patterns of fishes : an example of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**: 659-270.
- Metcalf, J., Arnold, G. et MacDowall, R. (2002) Migration. In Hart PJB, Reynolds JD (éd) *Handbook of fish biology and fisheries*. Blackwell Publishing, Oxford: 175-199.
- Méthot, R., Castonguay, M., Lambert Y., Audet, C. et Campana, S. E. (2005) Spatio-temporal Distribution of spawning and stock mixing of Atlantic cod from the Northern Gulf of St. Lawrence and Southern Newfoundland stocks on Burgeo Bank as Revealed by Maturity and Trace Elements of Otoliths. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **36**: 31-42.

- Minet, J. P. (1976) Migration of cod between the northern Gulf of St. Lawrence and the southwestern banks of Newfoundland. ICNAF Research Document 76/VI/74.
- Moguedet, P. (1994) Cod (*Gadus morhua*) migrations in the Gulf of St. Lawrence and areas South of Newfoundland. NAFO Scientific Council Studies **22**: 71-84.
- Morris, D. W. (1987) Spatial scale and the cost of density-dependent habitat selection. *Evolutionary Ecology* **1**: 379-388.
- Morris, D. W. (2003) Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* **136**: 1-13.
- Morris, D. W. (2006) Moving to the ideal free home. *Nature* **443**: 645-646.
- Morris, C. J. et Green, J. M. (2002) Biological characteristics of a resident population of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in southern Labrador. *ICES Journal of Marine Science* **59**: 666-678.
- Mountain, D. G. et Murawski, S.A. (1992) Variation in the distribution of fish stocks on the northeast continental shelf in relation to their environment, 1980-1989. *ICES Marine Science Symposia* **195**: 424-432.
- Myers, R. A. et Cadigan, N. G. (1995) Was an increase in natural mortality responsible for the collapse of northern cod? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**: 1274-1285.
- Myers, R. A., Barrowman, N. J., Hoenig, J. M. et Qu, Z. (1996a) The collapse of cod in Eastern Canada: the evidence from tagging data. *ICES Journal of Marine Science* **53**: 629-640.
- Myers, R. A., Barrowman, N. J. et Hutchings, J. A. (1997c) Inshore exploitation of Newfoundland Atlantic cod, (*Gadus morhua*) since 1948 as estimated from mark-recapture data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **54** (Suppl.1): 224-235.
- Myers, R. A., Hutchings, J. A. et Barrowman, N. J. (1997b) Why do fish stocks collapse? The example of cod in Atlantic Canada. *Ecological Applications* **7**: 91-106.
- Myers, R. A., Hutchings, J. A. et Barrowman, N. J. (1996b) Hypotheses for the decline of cod in the North Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* **138**: 293-308.

- Myers, R. A., Mertz, G. et Fowlow, P. S. (1997a) Maximum population growth rates and recovery times for Atlantic cod *Gadus morhua*. Fisheries Bulletin U.S. **95**: 762-772.
- Myers, R. A. et Stokes, K. (1989) Density dependent habitat utilization of groundfish and the improvement of research surveys. ICES Document CM 1989/D: **15**.
- Neat, C. F., Wright, P. J., Zuur, A. F., Gibb, I. M., Tulett, D., Righton, D. A. et Turner, R. J. (2006) Residency and depth movements of a coastal group of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). Marine Biology **148**: 643-654.
- Neuenfeldt, S. et Beyer, J. E. (2003) Oxygen and salinity characteristics of predator-prey distributional overlaps shown by predatory Baltic cod during spawning. Journal of Fish Biology **62**: 168-183.
- Neuheimer, A.B., Gentleman, W.C., Pepin, P. et Head, E.J.H. (2010) How to build and use individual-based models (IBMs) as hypothesis testing tools. Journal of Marine Systems **81**: 122-133.
- Ottersen, G., Michalsen, K. et Nakken, O. (1998) Ambient temperature and distribution of north-east Arctic cod. ICES Journal of Marine Science **55**: 67-85.
- Ouellet, P., Lambert, Y. et Castonguay, M. (1997) Spawning of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf of St. Lawrence: a study of adult and egg distributions and characteristics. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **54**: 198-210.
- Ouellet, M., Petrie, B. et Chassé, J. (2003) Temporal and spatial scales of sea-surface temperature variability in Canadian Atlantic waters. Canadian Technical Report Hydrology and Oceanography Science, 2003/ 228.
- Paloheimo, J. E. et Dickie, L. M. (1964) Abundance and fishing success. Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer, **155**: 152-163.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R. et Torres, F. Jr. (1998) Fishing down marine food webs. Science **279**: 860-863.
- Perry, R. I., Stocker, S. J. et Fargo, J. (1994) Environmental effects on the distributions of the groundfish in Hecate Strait, British Columbia. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **51**: 1401-1409.

- Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R. et Reynolds J. D. (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* **308**: 1912-1915.
- Petitgas, P. (1994) Spatial strategies of fish populations. ICES Document CM 1994/D: **14**.
- Petitgas, P. (1996) Geostatistics and their application to fisheries survey data. In Megrey, B. A. et Moksness, E.(éd). *Computers in Fisheries Research*, Chapman and Hall, London: 113-141.
- Petitgas, P. (1997) Sole egg distributions in space and time characterized by a geostatistical model and its estimation variance. *ICES Journal of Marine Science* **54**: 213-225.
- Petitgas, P. (1998) Biomass-dependent dynamics of fish spatial distributions characterized by geostatistical aggregation curves. *ICES Journal of Marine Science* **55**: 443-453.
- Piet, G. J., Pfisterer, A. B., and Rijnsdorp, A. D. (1998). On factors structuring the flatfish assemblage in the southern North Sea. *Journal of Sea Research*, **40**: 143–152.
- Pitcher, T. J. (2001) Fish schooling. 1st edition of *Encyclopedia of Ocean Sciences* **2**: 975-987.
- Planque, B., Loots, C., Petitgas, P., Lindstrøm, U. et Vaz, S. (2011) Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach. *Fisheries Oceanography* **20**: 1-17.
- Resetarits, W. J. (2005) Habitat selection behaviour links local and regional scales in aquatic systems. *Ecology Letters* **8**: 480-486.
- Ressler, P. H., Holmes, J. A., Fleischer, G. W., Thomas, R. E. et Cooke, K. C. (2007) Pacific Hake, *Merluccius productus*, autecology: a timely review. *Marine Fisheries Review* **69**: 1-24.
- Rieger, J. F., Binckley, C. A., and Resetarits, W. J., Jr. (2004) Larval performance and oviposition site preference along a predation gradient. *Ecology* **85**: 2094-2099.
- Righton, D., Quayle, V. A., Hetherington, S. et Burt, G. (2007) Movements and distribution of cod (*Gadus morhua*) in the southern North Sea and English Channel: results from conventional and electronic tagging experiments. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* **87**: 599-613.

- Rijnsdorp, A. D., Peck, M. A., Engelhard, G. H., Möllmann, C. et Pinnegar, J. K. (2009) Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES Journal of Marine Science* **66**: 1570-1583.
- Rivoirard, J., Bez, N., Fernandes, P., Foote, K., and Simmonds, J. (2000) *Geostatistics for estimating fish abundance*. Blackwell Science, Oxford. : 206pp.
- Robichaud, D. et Rose, G. A. (2001) Multiyear homing of Atlantic cod to a spawning ground. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 2325-2329.
- Robichaud, D. et Rose, G. A. (2004) Migratory behaviour and range in Atlantic cod: inference from a century of tagging. *Fish and Fisheries* **5**: 185-214.
- Robichaud, D. et Rose, G. A. (2006) Density-dependent distribution of demersal juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) in Placentia Bay, Newfoundland. *ICES Journal of Marine Science* **63**: 766-774.
- Rose, G. A. (1993) Cod spawning on a migration highway in the North-west Atlantic. *Nature* **366**: 458-461.
- Rose, G. A. (2005) On distributional responses of North Atlantic fish to climate change. *ICES Journal of Marine Science* **62**: 1360-1374.
- Rose, G. A. et Kulka, D. W. (1999) Hyperaggregation of fish and fisheries: how catch-per-unit-effort increased as the northern cod (*Gadus morhua*) declined. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**(Suppl. 1): 118-127.
- Rose, G. A. et Leggett, W. C. (1988) Atmosphere-ocean coupling and Atlantic cod migrations: effects of wind-forced variations and currents on nearshore distributions and catch rates of *Gadus morhua*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**: 1234-1243.
- Rose, G.A., et Leggett, W.C. 1989. Interactive effects of geophysically-forced sea temperatures and prey abundance on mesoscale coastal distributions of a marine predator, Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**: 1904-1913.
- Rose, G. A. et Leggett, W. C. (1991) Effects of biomass range interactions on catchability of migratory demersal fish by mobile fisheries: an example of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**: 843-848.

- Rose, G. A., Nelson, R. J., and Mello, L. G. S. (2011) Isolation or metapopulation: whence and whither the Smith Sound cod? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **68**: 152-169.
- Roughgarden, J. et Smith, F., (1996) Why fisheries collapse and what to do about it. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **93**: 5078-5083.
- Ruppert, L. W. J., Fortin, M. J., Rose, G. A. et Devillers, R. (2009) Atlantic cod (*Gadus morhua*) distribution response to environmental variability in the northern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**: 909-918.
- Ruzzante, D. E., Taggart, C. T., Cook, D. et Goddard, S. V. (1997) Genetic differentiation between inshore and offshore Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland: a test, and evidence of temporal stability. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 2700-2708.
- Ruzzante, D. E., Taggart, C. T. et Cook, D. (1998) A nuclear DNA basis for shelf and bank-scale population structure in NW Atlantic cod (*Gadus morhua*): Labrador to Georges Bank. *Molecular Ecology* **7**: 1663-1680.
- Ruzzante, D. E., Taggart, C. T. et Cook, D. (1999) A review of the evidence for genetic structure of cod (*Gadus morhua*) populations in the NW Atlantic and population affinities of larval cod off Newfoundland and the Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Research* **43**: 79-97.
- Ruzzante, D. E., Taggart, C. T., Lang, S. et Cook, D. (2000) Mixed-stock analysis of Atlantic cod near the Gulf of St. Lawrence based on microsatellite data. *Ecological Applications* **10**: 1090-1109.
- Sagnol, O. (2007) Détermination des sous-populations du stock de morue du nord du golfe du Saint-Laurent à l'aide de la chimie des écailles et des vertèbres. Mémoire de M.Sc., Université du Québec à Rimouski, Québec: 100pp.
- Saucier, F. J., Roy, F., Gilbert, D., Pellerin, P. et Ritchie, H. (2003) Modeling the formation and circulation processes of water masses and sea ice in the Gulf of St Lawrence, Canada. *Journal of Geophysical Research* **108**(C8): 32-39.
- Savenkoff, C., Castonguay, M., Chabot, D., Hammill, M. O., Bourdages, H. et Morissette, L. (2007) Changes in the northern Gulf of St Lawrence ecosystem estimated by inverse modelling: evidence of a fishery-induced regime shift? *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences* **73**: 711-724.

- Schiermeier, Q. (2004) Climate findings let fishermen off the hook. *Nature* **428**: 4pp.
- Schneider, D. C., Norris M. J. et Gregory, R. S. (2008) Predictive analysis of scale-dependent habitat association: Juvenile cod (*Gadus spp.*) in eastern Newfoundland. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences* **79**: 71-78.
- Shepherd, T. D. et Litvak, M. K. (2004) Density-dependent habitat selection and the ideal free distribution in marine fish spatial dynamics: considerations and cautions. *Fish and Fisheries* **5**: 141-152.
- Simard, Y., Legendre, P., Lavoie, G. et Marcotte, D. (1992) Mapping, estimating biomass, and optimizing sampling programs for spatially autocorrelated data: case study of the northern shrimp (*Pandalus borealis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**: 32-45.
- Simpson, M. R. et Walsh, S. J. (2004) Changes in the spatial structure of Grand Bank yellowtail flounder: testing MacCall's basin hypothesis. *Journal of Sea Research* **51**: 199-210.
- Sinclair, A. F. et Murawski, S. A. (1997) Why have groundfish stocks declined? In *Northwest Atlantic Groundfish: Perspectives on a Fishery Collapse*. Boreman, J., Nakashima, B. S., Wilson, J. A. et Kendall, R. L. (éd). American Fisheries Society, Bethesda, Maryland: 71-94.
- Sinclair, M. (1988) *Marine Populations. An Essay on Population Regulation and Speciation*. Washington Sea Grant, Seattle, Washington.
- Smedbol, R. K. et Wroblewski, J. S. (2002) Metapopulation theory and northern cod population structure: interdependency of subpopulations in recovery of groundfish population. *Fisheries Research*. **55**: 161-174.
- Smith, S. J. et Campana, S. E. (2010) Integrated stock mixture analysis for continuous and categorical data, with application to genetic-otolith combinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**: 1533-1548.
- Smith, S. J. et Somerton, G. A. (1981) STRAP: a user-oriented computer analysis system for groundfish research trawl survey data. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1030.

- Smith, G. C., Saucier, F. J. et Straub, D. (2006) Formation and circulation of the cold intermediate layer in the Gulf of Saint Lawrence. *Journal of Geophysical Research* **111**: C06011.
- Spencer, P. D. (2008) Density-independent and density-dependent factors affecting temporal changes in spatial distributions of eastern Bering Sea flatfish. *Fisheries Oceanography* **17**: 396-410.
- Stelzenmüller, V., Zauke, G. P. et Ehrich, S. (2004) Meso-scaled investigation of spatial distribution of the flatfish species dab, *Limanda limanda* (Linnaeus, 1758), within the German Bight: a geostatistical approach. In Nishida T., Kailola P. J. et Hollingworth C. E (éd). *Proceedings of the Second International Symposium on GIS/Spatial analyses in Fishery and Aquatic Science vol. 2. Fishery-Aquatic GIS Research Group (Kawagoe-city, Japan): 251-269.*
- Stenevik, E. K. et Sundby, S., (2007) Impacts of climate change on commercial fish stocks in Norwegian waters. *Marine Policy* **31**: 19-31.
- Stephens, D. W. et Stevens, J. R. (2001) A simple spatially explicit ideal-free distribution: a model and an experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **49**: 220-234.
- Stephenson, R. L. (1999) Stock complexity in fisheries management: a perspective of emerging issues related to population sub-units. *Fisheries Research* **43**: 247-249.
- Svedäng, H., Righton, D. et Jonsson, P. (2007) Migratory behavior of Atlantic cod *Gadus morhua*: natal homing is the prime stock-separating mechanism. *Marine Ecology Progress Series* **345**: 1-12.
- Swain, D. P. et Benoît, H. P. (2006) Changes in habitat associations and geographic distribution of thorny skate (*Amblyraja radiata*) in the southern Gulf of St Lawrence: density-dependent habitat selection or response to environmental change? *Fisheries Oceanography* **15**: 166-182.
- Swain, D. P. et Castonguay, M. (2000) Final report of the 2000 annual meeting of the fisheries oceanography committee including the report of the workshop on the cod recruitment dilemma. DFO Canadian Stock Assessment Secretariat Proceeding Series, 2000/17.
- Swain, D. P. et Kramer, D. L. (1995) Annual variation in temperature selection by Atlantic cod *Gadus morhua* in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada, and its relation to population size. *Marine Ecology Progress Series* **116**: 11-23.

- Swain, D. P. et Morin, R. (1996) Relationships between geographic distribution and abundance of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**: 106-119.
- Swain, D. P. et Sinclair, A. F. (1994) Fish distribution and catchability: what is the appropriate measure of distribution? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **51**: 1046-1054.
- Swain, D. P. et Wade, E. J. (1993) Density-dependent geographic distribution of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 725-733.
- Swain, D. P., Chouinard, G. A., Morin, R. et Drinkwater, K. F. (1998) Seasonal variation in the habitat associations of Atlantic cod (*Gadus morhua*) and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) from the southern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 2548-2561.
- Swain, D. P., Sinclair, A. F., Castonguay, M., Chouinard, G. A., Drinkwater, K. F., Fanning, L. P. et Clark, D. S. (2003) Density-versus temperature-dependent growth of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the Gulf of St. Lawrence and on the Scotian Shelf. *Fisheries Research* **59**: 327-341.
- Taggart, C. T. (1997) Bank-scale migration patterns in northern cod. *NAFO Science Council Studies* **29**: 51-60.
- Taggart, C. T., Ruzzante, D. E. et Cook, D. (1998) Localised stocks of cod (*Gadus morhua*) in the northwest Atlantic: the genetic evidence and otherwise. In Hunt von Herbing, I., Kornfield, I., Tupper, M. et Wilson, J. (éd). *The Implications of Localized Fishery Stocks*. Natural Resource, Agriculture and Engineering Service, Ithaca, NY: 65-90.
- Taggart, C. T., Anderson, J., Bishop, C., Colbourne, E., Hutchings, J., Lilly, G., Morgan, J., Murphy, E., Myers, R., Rose, G. et Shelton, P. (1994) Overview of cod stocks, biology, and environment in the Northwest Atlantic region of Newfoundland, with emphasis on northern cod. *ICES Marine Science Symposia* **198**: 140-157.
- Tamdrari, H., Castonguay, M., Brêthes, J.-C. et Duplisea, D. (2010) Density-independent and -dependent habitat selection of Atlantic cod (*Gadus morhua*) based on geostatistical aggregation curves in the northern Gulf of St. Lawrence. *ICES Journal of Marine Science* **67**: 1676-1686.

- Templeman, W. (1974) Migrations and intermingling of Atlantic cod (*Gadus morhua*), stocks of the Newfoundland area. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **31**: 1073-1092.
- Templeman, W. (1979) Migration and intermingling of stocks of Atlantic cod, *Gadus morhua*, of the Newfoundland and adjacent areas from tagging in 1962-1966. *ICNAF Research Bulletin* **14**: 6-50.
- Tomkiewicz, J., Lehman, K.M., and St. John, M.A., (1998) Oceanographic influences on the distribution of Baltic cod, *Gadus morhua*, during spawning in the Bornholm Basin of the Baltic Sea. *Fisheries Oceanography* **7**: 48-62.
- Van der Veer, H. W., Ruardij, P., van den Berg, A. J. et Ridderinkhof, H. (1998) Impact of interannual variability in hydrodynamic circulation of egg and larval transport of plaice (*Pleuronectes platessa* L). *Journal of Sea Research* **39**: 29-40.
- Van Hal, R., Smits, K. et Rijnsdorp, A. D. (2010) How climate warming impacts the distribution and abundance of two small flatfish species in the North Sea. *Journal of Sea Research* **64**: 76-84.
- Van Loon, A. H., Soomers, H., Schot, P. P., Bierkens, M. F. P., Griffioen, J. et Wassen, M. J. (2011) Linking habitat suitability and seed dispersal models in order to analyse the effectiveness of hydrological fen restoration strategies. *Biological Conservation* **144**: 1025-1035.
- Walters, C. et Maguire, J. J. (1996) Lessons for stocks assessment from the Northern Cod Collapse. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **6**: 125-137.
- Werner, F. E., Quinlan, J. A., Blanton, B. O. et Luetlich Jr., R.A. (1997) The role of hydrodynamics in explaining variability in fish populations. *Journal of Sea Research*. **37**: 195-212.
- Werner, F. E., Quinlan, J. A., Lough, R. G. et Lynch, D. R. (2001) Spatially-explicit individual based modeling of marine populations: a review of the advances in the 1990s. *Sarsia* **86**: 411- 421.
- Wilens, J. E. (2004) Spatial Management of Fisheries. *Marine Resource Economics* **19**: 7-19.

- Wilén, J. E., Smith, M. D., Lockwood, D. et Botsford, L. W. (2002) Avoiding surprises: incorporating fisherman behaviour into management models. *Bulletin of Marine Science* **70**: 553-575.
- Windle, M. J. S. et Rose, G. A. (2005) Migration route familiarity and homing of transplanted Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Fisheries Research* **75**: 193-199.
- Winters, G. H. et Wheeler, J. P. (1985) Interaction between stock area, stock abundance and catchability coefficient. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**: 989-998.
- Woillez, M., Poulard, J. C., Rivoirard, J., Petitgas, P. et Bez, N. (2007) Indices for capturing spatial patterns and their evolution in time, with application to European hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* **64**: 537-550.
- Worm, B. et Myers, R. A. (2004) Managing fisheries in a changing climate. *Nature* **429**: 15pp.
- Wright, P. J., Galley, E., Gibb, I. M. et Neat, F. C. (2006) Fidelity of adult cod to spawning grounds in Scottish waters. *Fisheries Research* **77**: 148-158.
- Wroblewski, J. S., Bailey, W. L. et Howse, K. A. (1994) Observations of adult Atlantic cod (*Gadus morhua*) overwintering in nearshore waters of Trinity Bay, Newfoundland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**: 142-150.
- Wroblewski, J., Neis, B. et Gosse, K. (2005) Inshore stocks of Atlantic cod are important for rebuilding the East Coast fishery. *Coastal Management* **33**: 411-432.
- Yvelin, J.-F., Fréchet, A. et Brêthes, J.-C. (2005) Migratory routes and stock structure of cod from the Northern Gulf of St. Lawrence (3Pn, 4RS). *Canadian Science Advisory Secretariat Research Document*, 2005/055.
- Zar, J. H. (1984) *Biostatistical analysis*. second éd. Prentice-hall, inc., Englewood Cliffs, New Jersey: 718pp.
- Zwanenburg, K. C. T. (2000) The effects of fishing on demersal fish communities of the Scotian Shelf. *ICES Journal of Marine Science* **57**: 503-509.

