

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**DÉTERMINATION DE L'IMPACT DE LA PRÉDATION DES
PHOQUES GRIS (*HALICHOERUS GRYPUS*) SUR LE
POTENTIEL DE RÉCUPÉRATION DES STOCKS DE
POISSONS DE FOND DANS LE SUD DU GOLFE DU SAINT-
LAURENT : UNE ANALYSE ÉCOSYSTÉMIQUE**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès Sciences

PAR

© **ALINE CARRIER**

Mai 2017

Composition du jury :

Dr Claude Savenkoff, président du jury, MPO

Dr Mike O. Hammill, directeur de recherche, UQAR-ISMER

Dr Lyne Morissette, codirectrice de recherche, M - Expertise Marine

Prof. Jean-Claude Brêthes, codirecteur de recherche, UQAR-ISMER

Dr Doug Swain, examinateur externe, MPO

Dépôt initial le 27 janvier 2014

Dépôt final le 19 mai 2017

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.

Pour toi Mamie, qui a su me
montrer la persévérance.

REMERCIEMENTS

Un sincère remerciement d'abord à ma codirectrice, Lyne Morissette d'avoir su ouvrir ma curiosité à la modélisation écosystémique et de m'avoir guidé dans la découverte d'*EwE*.

Je tiens également à remercier Mike Hammill de m'avoir donné l'opportunité de travailler sur un projet d'actualité faisant lever les passions, et un grand merci à Jean-Claude d'avoir su me donner les bons outils pour réussir ce mémoire.

J'adresse également un remerciement aux personnes qui ont participé au programme CDEENA. Les données de grandes qualités rassemblées dans le cadre de ce projet permettent aujourd'hui de réaliser des analyses plus approfondies tel que ce projet de maîtrise.

Un grand merci également à Gil Thériault qui m'a souvent posé les bonnes questions au bon moment, favorisant une réflexion plus approfondie.

Merci à tous les clients du Le Bien, Le Malt avec qui j'ai examiné ce projet sous toutes ses coutures.

Ce projet a également été possible grâce au soutien de mes proches: Bou, mon pirate qui a su transformer en trésor les épaves que je t'ai présentées ; les musiciennes qui m'ont aidées à rendre mes efforts plus harmonieux, à croire en moi et à m'aider à gérer les moments les plus difficiles ; les filles avec qui j'ai pu optimiser les moments de folie et de plaisirs.

Un grand merci à ma famille pour leur soutien inconditionnel dans toutes les étapes de mon parcours ; et bien sur, merci à toi, ma soeur, mon homologue qui saura toujours me comprendre.

RÉSUMÉ

Au début des années 1990, plusieurs stocks de poissons de fonds, notamment les stocks de morue atlantique (*Gadus morhua*), se sont effondrés. Malgré les restrictions de pêches, incluant un moratoire en 93, les stocks ne montrent peu de signe de rétablissement car la mortalité naturelle demeure élevée. La prédation par les phoques gris est soupçonnée être la cause de la mortalité naturelle élevée des stocks de poissons de fond de l'écosystème. Un projet de retrait stratégique de phoque gris a donc été proposé dans le but de favoriser le retour du stock. Dans le cadre de ce projet de maîtrise, une analyse écosystémique a été réalisée à l'aide d'*Ecopath with Ecosim (EwE)* afin de connaître les impacts potentiels sur les autres espèces de l'écosystème que pourrait engendrer le retrait d'un prédateur supérieur. D'abord, différentes simulations ont été réalisées pour comprendre l'impact du régime alimentaire des phoques gris sur la dynamique des relations trophiques de l'écosystème. Les simulations correspondaient à trois différents scénarios de consommation de morue par les phoques: un régime alimentaire de base, un enrichie en morue et un appauvrie en morue. Ces résultats démontrent que le régime alimentaire diversifié d'un tel prédateur influence la dynamique de régulation de biomasse de ses proies, mais également des organismes avec qui il est en compétition. Également, quatre simulations de scénarios de retrait représentant une diminution de 0%, 25%, 50% et 75% de phoques gris mâles ont permis de constater que la biomasse des morues et de plusieurs autres poissons d'intérêt commercial augmenterait à la suite d'une diminution de la biomasse des phoques. Par contre, ces biomasses ne reviendrait pas aux valeurs d'avant l'effondrement, selon ces simulations de retrait. D'autres groupes trophiques seraient aussi avantagés suite à ce retrait, faisant naître de nouvelles relations de compétition. Les relations trophiques sont complexes dans cet écosystème et un changement de biomasse d'un grand prédateur comme le phoque gris aurait des répercussions à plusieurs niveaux.

Mots clés : Modèle écosystémique, phoques gris, Morue atlantique, prédation, retrait stratégique, relation prédateur-proie

ABSTRACT

The Atlantic cod stock in the Southern Gulf of St Lawrence crashed in the early 1990s. In spite of severely restricted fishing, including a moratorium since 1993, the stock has not shown any signs of recovery due to elevated levels of natural mortality. Predation by grey seals is suspected to be the cause of this high natural mortality. A cull of grey seal has been proposed to promote the recovery of cod. During this project, an ecosystem analysis was performed using Ecopath with Ecosim (EwE) to provide a better understanding of the potential impacts of removing a top predator on other species in the ecosystem. First, simulations were undertaken to understand the trophic impact of different grey seal diets. Three different scenarios were simulated. The first scenario corresponded to the basic male grey seal diet that was used for the model. The second scenario was a high cod diet, and the third a reduced cod diet. The results suggest that a diversified diet would influence the biomass variation of grey seal prey, as well as other trophic competitors. In addition, four simulations of strategic removal, representing a decrease of 0%, 25%, 50 %, and 75 % of male grey seals showed that cod biomass and other commercial stock would increase with the reduction in grey seal biomass. However, the biomass of cod would not show complete recovery, since other trophic groups would benefit from this removal, which may induce new trophic relations such as competition. For complete recovery, additional management actions would be needed to favour cod recovery to reference levels. Trophic relations in this ecosystem are complex and changes in biomass of a large predator like grey seals have implications at several levels.

Keywords: Ecosystem model, Grey seal, Atlantic cod, predation, strategic removal, predator-prey relation

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	VIII
RÉSUMÉ.....	XII
ABSTRACT	XIV
TABLE DES MATIÈRES	XVI
LISTE DES TABLEAUX.....	XIX
LISTE DES FIGURES.....	XXI
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Relations trophiques	1
Régulation de la biomasse.....	3
Gestion par approche écosystémique	4
Le site d'étude.....	7
Mise en contexte	9
CHAPITRE 1 IMPACT D'UN RETRAIT STRATÉGIQUE DE PHOQUES GRIS SUR LE POTENTIEL DE REPRISE DES POISSONS DE FONDS DANS LE SUD DU GOLFE DU SAINT-LAURENT	13
1.1 RÉSUMÉ.....	13
POSSIBLE IMPACT OF GREY SEAL STRATEGIC REMOVAL ON GROUND FISH RECOVERY POTENTIAL IN THE SOUTHERN GULF OF ST. LAWRENCE	14
1.2 ABSTRACT	14
1.3 INTRODUCTION	15

1.4 MATERIAL AND METHODS.....	17
Description of Ecopath with Ecosim	17
Input data	19
Pedigree.....	21
Fitting to time series.....	21
Vulnerabilities	21
Diet	22
Exploratory scenarios with different diets	25
Removal scenarios.....	27
1.5 RESULTS.....	29
Pedigree.....	29
Fitting to time series.....	29
Flow diagram of 4T ecosystem.....	33
Cod mortality	35
Mixed trophic impact	36
Diet scenarios.....	38
Removal scenarios.....	41
1.6 DISCUSSION.....	45
Balanced model	45
Cod	46
Diet scenarios.....	46
Removal scenarios.....	48
1.7 CONCLUSION.....	50
CONCLUSION	53
Relations trophiques du 4T	53
Régime alimentaire	54
Retrait stratégique	55
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	57

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Basic input values used for the model.....	20
Table 2. Basic diet input of male and female grey seal.....	24
Table 3. Different male grey seal diet scenarios.	26
Table 4. Grey seal's biomass removed each year during the simulation.	28
Table 5. Prey vulnerability to predation by its predator.	32

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Un réseau trophique simplifié	3
Figure 2. Site d'étude du sud du Golfe du St-Laurent (division 4T)	8
Figure 3. Comparaison of simulated and observed biomass without adjustments.....	30
Figure 4. Comparaison of simulated and observed biomass after adjustments.....	31
Figure 5. Simplified flow diagram of the 4T ecosystem.....	34
Figure 6. Different type of mortality for large cod, as obtain by EwE model.	35
Figure 7. Mixed trophic impacts matrix.....	37
Figure 8. Trophic groups biomass for diet exploration scenario.....	41
Figure 9. Trophic groups biomass for removal scenarios of male grey seals	44

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Relations trophiques

Dans un écosystème, la biomasse des espèces présentes est régulée par la dynamique intrinsèque à chacune des populations de même que par les relations qui existent entre chacune des espèces. De plus, les paramètres vitaux tel que le recrutement, la croissance et la mortalité naturelle qui sont propres à chacune des populations influencent la biomasse de la portion exploitable de la population, le stock (Pauly, 1984). La présence d'autres organismes influence également la biomasse des stocks par l'intermédiaire de relations basées sur l'alimentation, les relations trophiques. Les organismes ayant la même niche écologique, les groupes trophiques, interagissent entre eux par l'intermédiaire du parasitisme, du commensalisme, du mutualisme, de l'amensalisme, de la compétition et de la prédation. (Chapin *et al.*, 2002) Ces deux dernières relations sont utilisées pour décrire la dynamique de l'écosystème étant donné leur impact direct et mesurable (Christensen et Walters, 2004).

La compétition

La compétition, une interaction latérale (Fig. 1) selon laquelle deux groupes trophiques s'alimentent à partir de la même ressource, est indirecte et négative pour les deux groupes trophiques impliqués. De plus, l'un des groupes risque d'être un meilleur concurrent et ainsi induire un effet relativement plus négatif à l'autre groupe (Dulvy *et al.*, 2000). La ressource subit donc une pression venant des deux groupes en compétition amoindrissant la disponibilité de la ressource (Sih *et al.*, 1985). Le comportement des individus en compétition peut ainsi être modifié afin d'éviter les effets néfastes de cette compétition et utiliser d'autres ressources (Sih *et al.*, 1985). De façon générale, en présence de compétition, la biomasse des groupes impliqués diminue.

La prédation

La prédation est la relation permettant aux groupes trophiques du type consommateur d'acquérir l'énergie nécessaire à leur croissance en consommant les individus d'un groupe trophique inférieur (Fig 1). Par cette relation, les prédateurs influencent directement la dynamique et la structure des populations de leur proies en induisant une mortalité (Sih *et al.*, 1985, Estes *et al.*, 2001; Heithaus *et al.*, 2008). L'impact est donc positif pour le prédateur, mais négatif pour la proie. Le prédateur influence également le comportement de ses proies car ceux-ci adoptent un comportement d'évitement en présence des prédateurs (Sih *et al.*, 1985; Heithaus *et al.*, 2008; Creel and Christianson, 2008; Swain *et al.*, 2015). Cet effet amplifie l'impact négatif pour les proies car les stratégies d'évitement créent une demande énergétique et/ou poussent les proies à utiliser des ressources qui sont de moindre qualité (Walters et Juanes, 1993; Heithaus *et al.*, 2008). Ainsi, par sa présence, le prédateur fait diminuer la biomasse des groupes trophiques avec lesquels il interagit (Estes *et al.*, 2001). Se faisant, il a des répercussions sur les autres groupes trophiques qui sont en relation directe ou indirecte avec ses proies (Estes *et al.*, 2001; Schmitz *et al.*, 2000).

Les prédateurs ayant un régime alimentaire diversifié sont des prédateurs généralistes. Grâce au fait qu'ils tirent leur énergie de plusieurs groupes trophiques différents, ce type de prédateur sera plus résilient aux variations d'abondance de ses proies. En contre partie, les prédateurs qui ont un régime alimentaire plus spécifique, les spécialistes, sont plus sensibles aux variations d'abondances de leur proie. Leur source d'énergie étant moins varier, la moindre variation d'abondance des groupes trophiques de proies a des répercussions plus directes sur le prédateur.

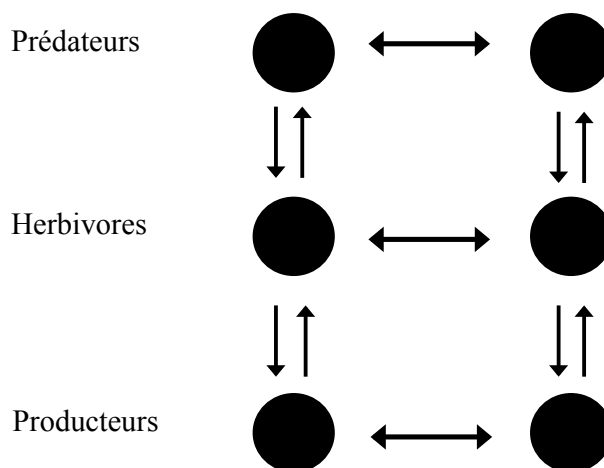


Figure 1. Un réseau trophique simplifié démontrant les principales interactions de l'écosystème. Les cercles représentent des espèces, les flèches descendantes représentent un contrôle descendant de la biomasse et les flèches montantes représentent un contrôle ascendant. Les flèches à double tête représentent la compétition (modifié de Estes *et al.*, 2001)

Régulation de la biomasse

La régulation verticale qui se fait dans un écosystème peut être divisée selon deux processus : la régulation ascendante (*bottom-up*) et la régulation descendante (*top-down*) (Fig. 1). Ces processus contrôlent les échanges d'énergie entre les différents niveaux trophiques dans l'écosystème (McQueen *et al.*, 1986; Estes *et al.*, 2001).

Lorsque la biomasse d'un groupe dépend de la disponibilité de la ressource alimentaire, la régulation est de type ascendante (*bottom-up*) (Christensen *et al.*, 2008). Généralement, les populations régulées par des facteurs ascendants sont limitées par l'accessibilité de la ressource et par la productivité des groupes trophiques inférieurs, allant jusqu'aux organismes photosynthétiques.

En contrepartie, lorsque la biomasse d'un groupe dépend de la dynamique des groupes trophiques supérieurs au sien, la régulation est de type descendante (*top-down*) (McQueen *et al.*, 1986). Le principal mécanisme permettant cette régulation est la prédation

(Estes *et al.*, 2001). Ce type de régulation descendante est plus important dans le haut du réseau trophique dû à la présence de grands prédateurs (Heithaus *et al.*, 2008).

Lorsque les forces de régulations descendantes sont importantes dans un écosystème, les prédateurs ont un effet régulateur très important qui se répercute tout au long de la chaîne trophique (Yodzis, 2000; Schmitz *et al.*, 2000; Estes *et al.*, 2001). Ainsi, les changements importants d'abondance des super prédateurs peuvent créer des dysfonctions se répercutant jusqu'aux communautés végétales, à la base du réseau trophique (Polis, 1999 ; Estes, 2001, Schmitz, 2000; Ripple et Betcha, 2004, 2005). En effet, une variation de l'abondance des prédateurs du sommet des réseaux trophiques libère le niveau trophique inférieur de prédation (Andersen et Pedersen, 2009) influençant indirectement l'abondance et la distribution des espèces d'un autre niveau trophique (Schmitz *et al.*, 2000; Estes *et al.*, 1998; Pace *et al.*, 1999).

Cette cascade trophique peut être plus importante si l'alimentation du prédateur est spécifique à un seul groupe et qu'il n'y a pas de prédateurs en compétition pouvant le remplacer suite à un changement de biomasse (Baum et Worm, 2009). Ainsi, comprendre les mécanismes de régulation de la biomasse de type descendant est important afin de mieux anticiper les effets d'une manipulation de la biomasse des prédateurs supérieurs (Daskalov *et al.*, 2002; Link, 2002, Plagányi, 2013).

Gestion par approche écosystémique

La gestion des pêches se fait par l'intermédiaire de projections mathématiques permettant aux gestionnaires de décider de la stratégie à utiliser afin de gérer le stock (Cochrane, 2005). Auparavant, l'approche la plus fréquemment utilisée pour gérer les pêcheries était l'approche mono-spécifique (Hilborn et Walters, 1991; Yodzis, 2001; Plagányi, 2007). Cette approche largement utilisée inclut des modèles tels que l'Analyse Virtuelle de Population (AVP) qui est axée sur une seule espèce et ne considère seulement qu'un stock à la fois (FAO, 2005; Link, 2010). Ce modèle basée sur le principe général que la fluctuation de la biomasse d'un stock est dépendante de la dynamique de la population et

du prélèvement par la pêche (Hilborn et Walter, 1991; Link, 2010). Les paramètres définissant cette dynamique sont le recrutement, la croissance et la mortalité naturelle. Ce sont ces facteurs intrinsèques à la population qui influencent la production nette d'un stock et donc, la quantité de ressource disponible pour la pêche. La mortalité due au retrait par la pêche est un facteur extrinsèque à la population qui influence également la biomasse du stock. Ce modèle mono-spécifique permet donc d'observer plus précisément les variations de ces paramètres pouvant survenir au sein d'une population suite à une exploitation (Link, 2010). Également, cette approche permet d'avoir un meilleur aperçu de l'état d'un stock en particulier (Link, 2010), en faisant intervenir un minimum d'incertitude (Hilborn et Walters, 1991) et ainsi être précise.

Par contre, plusieurs stocks de poissons autour du monde sont en état critique ou se sont effondrés durant les dernières décennies malgré l'existence de politiques de pêches liées à ces évaluations (Pauly *et al.*, 2002; Myers et Worm, 2003). Les causes exactes menant à ces effondrements sont difficiles à déterminer mais un retrait d'individus trop important par rapport à la production nette d'une population est souvent impliqué (Myers et Worm, 2003). Une sur-évaluation de la capacité de production de la population ou un mauvais usage des engins de pêches peut expliquer ce retrait trop important (Larkin, 1996). Ces évaluations erronées peuvent entre autres être dues à une modélisation trop simplifiée par rapport à la complexité de l'écosystème (Ludwig *et al.*, 1993). En effet, les modèles de l'approche mono-spécifique ne permettent pas de représenter toutes les composantes de l'écosystème et leur interactions (Hilborn et Walters, 1991; Link 2010). Il est donc important d'utiliser une approche globale pour mieux comprendre les effets d'une manipulation de la biomasse d'un prédateur supérieur (Myers et Worm, 2003; Heithaus *et al.*, 2008).

L'approche écosystémique est une approche holistique permettant de tenir compte de la dynamique d'une espèce-cible, sa relation avec les autres espèces de l'écosystème, et de leur environnement (Pauly *et al.*, 2002; Daskalov *et al.*, 2002; Link, 2002; Myers *et al.*, 2007; Plagányi, 2007; Link, 2010; Espinosa, 2011). Cette méthode de gestion (*ecosystem-*

based management ou *EBM*) est de plus en plus populaire car elle permet de mieux comprendre les interactions trophiques qui y ont lieu et de tester des hypothèses qui ne sont pas toujours mesurables sur le terrain (Plagányi, 2013). Pour considérer l'ensemble des espèces de l'écosystème et leurs interactions, certains paramètres représentant la dynamique de population des autres espèces doivent être ajoutés aux modèles simples, notamment le régime alimentaire (Link, 2002; Waters et Martell, 2004).

Les modèles écosystémiques les plus simples sont inspirés des analyses de population virtuelles (VPA) qui sont calculé à partir des prises par âge. À partir de ces représentations mono-spécifiques, des modèles plus complexes, *Multi-Species Virtual Population Analysis* (MSVPA), ont été développés pour y impliquer les interactions prédateurs-proies entre plusieurs espèces. Par contre, ces modèles plus réalistes requiert une quantité importante de données. Ces modèles ont donc été repensés afin de créer des modèles plus simples mais qui intègrent assez d'information pour représenter le plus fidèlement possible l'ensemble de l'écosystème (Plagányi, 2007). Le modèle *Ecopath with Ecosim* (*EwE*) qui est de plus en plus utilisé a été développé selon ce principe. La dynamique de chacun des groupes trophiques est reliée aux autres groupes trophiques selon des échanges d'énergie qui se font grâce à la prédation qui est traduite par le régime alimentaire (Walters *et al.*, 1997; Pauly *et al.*, 2002 ; Plagányi et Butterworth, 2004). Ainsi, les variations de biomasse d'une espèce cible sont prises en considération mais il est également possible de connaître les répercussions de cette variation sur la biomasse des autres espèces de l'écosystème non-ciblées par les exploitations.

Pour évaluer l'impact potentiel d'un retrait des prédateurs supérieurs, une analyse écosystémique est nécessaire, car elle permet d'évaluer à la fois la dynamique des relations trophiques, les effets des variations de la biomasse d'un groupe trophique particulier, et les variations environnementales afin de mieux anticiper les changements globaux qui agissent sur le fonctionnement des écosystèmes (Yodzis, 2000). Selon le Conseil Canadien Ressources Halieutiques (CCRH, 2011) cette approche devrait être étendue, car elle permet de démontrer les nuances dans la structure de l'écosystème à la suite d'un changement et,

éventuellement, de réaliser une gestion durable. Également, une approche écosystémique peut mettre en évidence les processus sous-jacents des relations prédateurs-proies en accordant de l'importance sur les modifications qui surviennent dans le haut du réseau trophique, avec les prédateurs supérieurs (Heithaus *et al.*, 2008).

Le site d'étude

Le sud du Golfe du St-Laurent fait partie du vaste système de l'estuaire et du Golfe du St-Laurent, un des écosystèmes les plus productifs au monde (Dufour et Ouellet, 2007). Cette zone aussi appelée 4T (région 4T de l'Organisation des pêches de l'Atlantique Nord [OPANO]) est un plateau d'une profondeur moyenne de 80 m, atteignant 200 m à certains endroits et couvre une superficie de 64,075 km² (Savenkoff *et al.*, 2004) (Fig. 2). De cette superficie, la zone située à moins de 15m de profondeur est exclue car les échanges entre l'infralittoral et le pélagique ne sont pas bien connus (Savenkoff *et al.*, 2004). La faible profondeur de cette zone influence la dynamique des masses d'eau, notamment la trajectoire des courants et la formation de glace en hiver qui est rapide (Saucier *et al.*, 2003). Cet écosystème est également influencé par la variabilité océanique et climatique de l'Atlantique Nord (Dufour et Ouellet, 2007). Grâce à la variabilité du milieu de même que les différents processus chimiques et physiques qui ont lieu, cet écosystème offre des conditions permettant de soutenir une forte productivité et diversité biologique (Dufour et Ouellet, 2007).

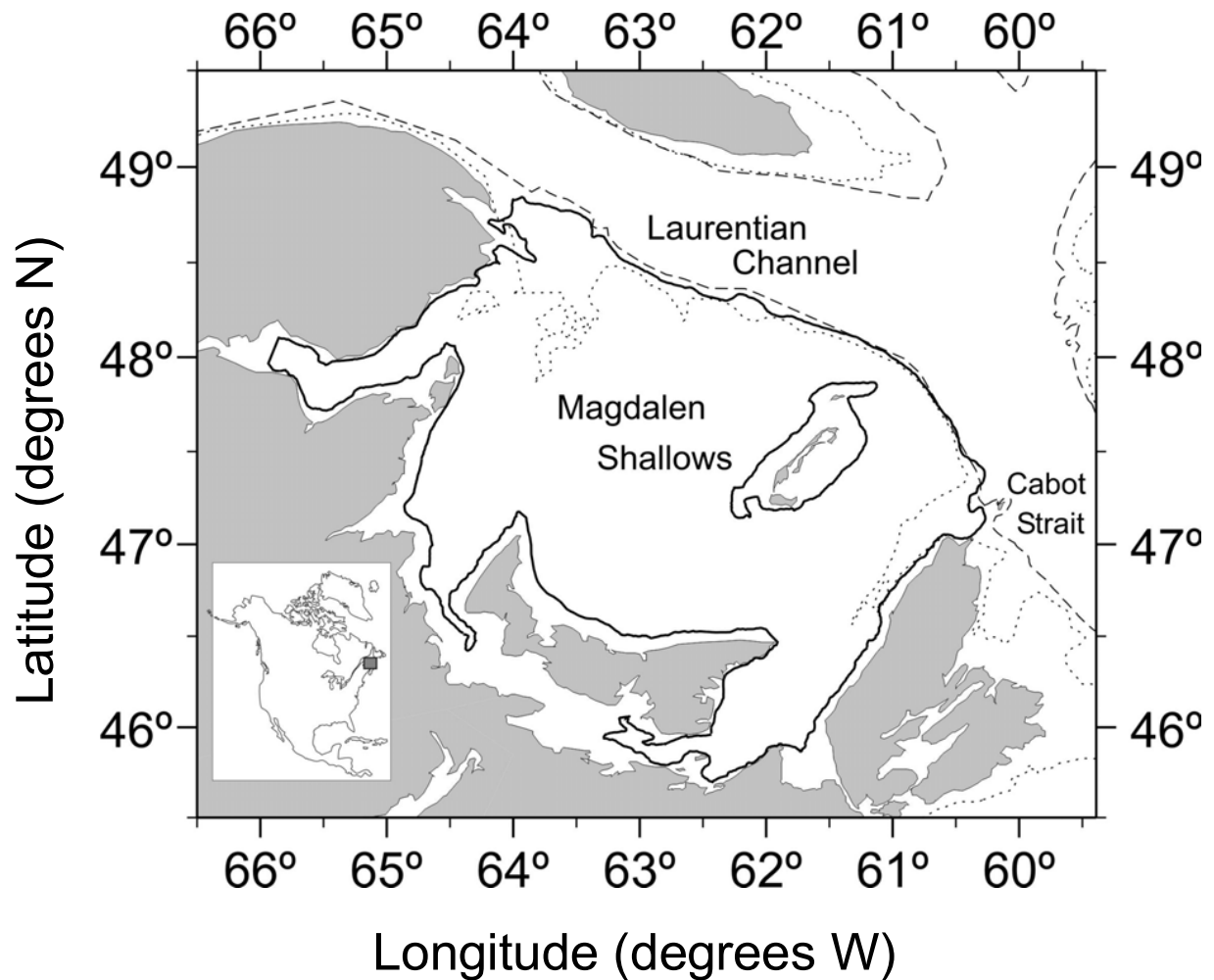


Figure 2. Site d'étude (ligne pleine) dans le sud du Golfe du St-Laurent (division 4T de l'OPANO) entre 15 m et 200 m de profondeur (tirée de Savenkoff *et al.*, 2004)

On retrouve dans le sud du Golfe différentes communautés biologiques. Les communautés de phytoplancton et de zooplancton qui se développent dans l'estuaire maritime grâce aux conditions favorisant une forte production, sont emportées par le courant de Gaspé et retenues dans le sud du Golfe du Saint-Laurent (Plourde *et al.*, 2001; Starr *et al.*, 2003). Ces communautés sont une source importante de nourriture pour les consommateurs intermédiaires de l'écosystème et favorisent donc le développement d'un réseau trophique diversifié. Cette grande disponibilité de nourriture favorise la présence de

grands prédateurs tel que de nombreux rorquals, phoques et marsouins (Lesage *et al.*, 2007). Grâce à cette grande diversité, l'écosystème du sud du Golfe du Saint-Laurent a été longuement convoité par les convois de pêche (Halliday et Pinhorn, 1990).

Mise en contexte

L'écosystème de la zone 4T a été marqué par des changements importants dans la structure des communautés ichthyologiques durant les dernières décennies (Morissette *et al.*, 2009). Des facteurs comme l'exploitation par la pêche et les variations inhabituelles de température, augmentant les taux de mortalité, ont entraîné un épuisement de certaines populations de poissons démersaux piscivores comme la morue de l'Atlantique (*Gadus morhua*) qui dominait l'écosystème (Lindegren *et al.*, 2010, Chouinard *et al.*, 2005; Frank *et al.*, 2005). Les changements de biomasse de ces poissons qui étaient de grands prédateurs ont entraîné une cascade trophique qui s'est répercutée sur les espèces à la base de l'écosystème (Frank *et al.*, 2005; O'Boyle et Sinclair, 2012 ; Sinclair *et al.*, 2015). Ces prédateurs supérieurs qui dominaient les communautés ichthyologiques en terme de biomasse, ont été remplacés par des prédateurs intermédiaires comme le maquereau (*Scomber scombrus*) et le hareng (*Clupea harengus*) (Morissette *et al.*, 2009; DFO, 2011). Ces petits poissons pélagiques ont été avantagés par la diminution autant de la prédation que de la compétition contre ces groupes plus voraces qu'étaient les poissons de fonds (Fogarty et Murawski, 1998; Dulvy *et al.*, 2000; O'Boyle et Sinclair, 2012). Le bouleversement des dominances des niveaux trophiques provoque un changement des forces régulatrices, passant de majoritairement descendantes à ascendantes (Frank *et al.*, 2005).

Malgré la fermeture de la pêche dans la région 4T, les stocks de morue ne montrent aucun signe de rétablissement, car la mortalité naturelle reste anormalement élevée pour ces populations (Swain et Chouinard, 2008, Halliday and Pinhorn, 2009). La mortalité naturelle s'explique par de multiples facteurs, incluant la maladie, la vieillesse et la prédation (McClelland *et al.*, 2011; DFO, 2011).

La structure globale de l'écosystème a connu d'importantes modifications causées par la diminution des stocks de morues. Les pinnipèdes, des prédateurs féroces et habiles qui sont en compétition pour les ressources alimentaires avec les poissons démersaux piscivores, ont été avantagés à la suite du changement de dominance des communautés ichthyologiques. La pêche sélective retirant les plus gros individus a laissé les plus petits en proie aux pinnipèdes. Ces derniers ont profité du déclin des morues et ont modifié leurs habitudes alimentaires, augmentant la pression de prédation sur les petits poissons pélagiques (Frank *et al.*, 2005). Parmi les quatre espèces de pinnipèdes présents dans le golfe du Saint-Laurent, les phoques gris (*Halichoerus grypus*) sont de plus en plus nombreux et occupent une position élevée dans le réseau trophique (Morissette *et al.*, 2009). Mise à part la diminution de la compétition avec les poissons piscivores, la diminution de la chasse dans les années 1970 a également favorisé une croissance rapide de la population de ces phoques dans le Saint-Laurent. Elle est passée de 13 000 individus en 1960 à 330 000-410 000 individus en 2010 (DFO, 2011; CCRH, 2011). La population de phoques gris se divise en trois colonies ayant des territoires différents pour la reproduction (le Golfe Saint-Laurent, l'Île de Sable et l'est du plateau néo-écossais), mais ces colonies se superposent durant le reste de l'année (DFO, 2011).

Grâce à l'analyse de contenus stomacaux et intestinaux, des recherches antérieures ont démontré que l'alimentation des phoques gris du sud du golfe est composée de poissons pélagiques et démersaux, incluant la morue franche et la merluche blanche (*Urophycis tenuis*), deux espèces dont les pêches sont sous moratoire (Benoit *et al.*, 2011; Hammill, 2011; DFO, 2011). Par contre, cette alimentation varie selon le stade de vie, le sexe, et la saison (Hammill, 2011), laissant présumer que les phoques gris sont des prédateurs opportunistes (DFO, 2011). Considérant cela, il est difficile de définir un régime alimentaire précis et représentatif des habitudes alimentaires de l'ensemble des phoques gris (Benoit *et al.*, 2011).

Considérant que les phoques ont un impact négatif sur les stocks de morues, le CCRH (2011) a émis l'idée d'un retrait stratégique. L'augmentation du taux de mortalité naturelle

des morues serait corrélée à l'augmentation de l'abondance des phoques dans cette zone (Chouinard *et al.*, 2005), laissant supposer que la prédation par les phoques gris pourrait limiter le rétablissement des stocks de poissons d'intérêt commercial (CCRH, 2011). L'historique de variation des stocks des morues abonde dans le même sens. Dans les années 70, il y a eu un déclin des débarquements de morues du sud du golfe suivi d'une reprise (Swain et Chouinard, 2008), favorisée par un faible taux de mortalité (M de 0,25 à 0,30 [Chouinard *et al.*, 2005]). Durant cette période, l'abondance des phoques gris était faible dû à l'exploitation par la chasse (DFO, 2011), ce qui porte à croire que cette réduction de la population de phoques aurait encouragé la reprise des stocks de poissons. Swain et Chouinard (2008) ont démontré que la population de morue pourrait s'éteindre d'ici 40 ans si le taux de mortalité naturelle se maintenait au niveau actuel. Une réduction importante de la population de phoque gris a donc été proposée afin de favoriser le rétablissement des stocks de poissons de fond de la région 4T (CCRH, 2011; DFO, 2011).

La position élevée des phoques dans le réseau trophique leur confère un rôle important et complexe dans la structure de l'écosystème (Bowen, 1997; Yodzis, 2000; Morissette *et al.*, 2006). Un changement dans l'abondance de ces grands prédateurs pourrait induire des modifications importantes des biomasses des groupes situés aux niveaux trophiques inférieurs (Estes, 2001; Schmitz, 2000; Ripple et Betcha, 2004, 2005). En consommant les espèces pouvant être en compétition avec les stocks de poissons commerciaux, les phoques pourraient diminuer la mortalité naturelle de certains stocks (Yodzis, 2000). Par exemple, le hareng et le maquereau, deux poissons prédateurs des œufs de morues, sont consommés par les phoques, qui régulent les populations et contrôlent indirectement la mortalité des morues (DFO, 2010). Comprendre l'importance des phoques gris pour l'écosystème est donc un problème complexe.

Une réunion exploratoire a eu lieu en novembre 2009 afin de discuter et d'évaluer l'impact potentiel des phoques gris sur les populations de poissons de l'est du Canada (MPO, 2009). À la suite de ces évaluations, le retrait stratégique a été retenu comme l'une des approches de conservation, malgré la controverse qui entoure son application (DFO,

2011). Cette approche est proposée au ministère des Pêches et des Océans depuis plusieurs années (CCRH, 2011). Un premier modèle écosystémique a été réalisé à l'aide de données récoltées sur une longue période (Morissette *et al.*, 2011). Les résultats préliminaires ont permis de tester différents scénarios de retrait de phoques gris ainsi que l'impact de la prédation par ces phoques sur l'écosystème du sud du golfe. Ils ont aussi démontré qu'une légère augmentation du stock de morue pourrait survenir à la suite d'un retrait de phoque gris, selon certaines circonstances. Cependant, d'autres cas ailleurs dans le monde montrent des résultats différents. Punt et Butterworth (1995) ont mis en évidence que le retrait massif des otaries à fourrure d'Afrique du Sud (*Arctocephalus pusillus*) aurait un effet neutre ou négatif sur les stocks de merlus, car un prédateur intermédiaire serait avantagé. Il pourrait donc y avoir un changement de dominance de l'écosystème vers des prédateurs de plus petite taille.

En raison des controverses entourant ce sujet, il est primordial qu'une analyse approfondie des relations trophiques de cet écosystème soit réalisée afin d'émettre des recommandations adéquates (CCRH, 2011). Il est important d'utiliser la meilleure représentation écosystémique possible, car les stratégies d'aménagement basées sur ces modèles permettent de maximiser la résilience de l'écosystème (Lindegren *et al.*, 2010). Ainsi, l'écosystème sera plus apte à résister aux perturbations qui le menacent afin de permettre une meilleure durabilité des ressources.

Objectifs

L'objectif général de cette étude sera de quantifier l'impact de la prédation des phoques gris sur le potentiel de reprise des stocks de poissons de fond. Les objectifs spécifiques sont : (1) actualiser le modèle de Morissette *et al.*, (2009) afin d'y intégrer de nouveaux éléments d'information sur l'écologie de l'écosystème de la région du Golfe du Saint-Laurent afin d'améliorer le modèle ; (2) évaluer et quantifier l'impact potentiel d'un retrait stratégique des phoques gris sur les différentes populations de poissons de l'écosystème ; (3) évaluer l'impact de différents régimes alimentaires des phoques gris sur la dynamique des relations trophiques de l'écosystème.

CHAPITRE 1

IMPACT D'UN RETRAIT STRATÉGIQUE DE PHOQUES GRIS SUR LE POTENTIEL DE REPRISE DES POISSONS DE FONDS DANS LE SUD DU GOLFE DU SAINT-LAURENT

1.1 RÉSUMÉ

Dans l'écosystème du sud du Golfe du Saint-Laurent (4T), plusieurs stocks de poissons de fonds, notamment les stocks de morue atlantique (*Gadus morhua*), ne montrent peu de signe de rétablissement malgré la fermeture de la pêche dans les années 1990. La prédation par les phoques gris est soupçonnée être une cause importante car la mortalité naturelle de ces stocks demeure élevée. Un projet d'abattage de phoque gris a été proposé dans le but de favoriser le retour de ces stocks. Une analyse écosystémique a donc été réalisée à l'aide d'*Ecopath with Ecosim (EwE)* pour connaître les impacts potentiels que pourrait engendrer le retrait d'un prédateur supérieur sur les autres espèces de l'écosystème. La première étape de l'analyse consiste à explorer l'impact du régime alimentaire des phoques gris sur la dynamique des relations trophiques de l'écosystème. Pour ce faire, différentes simulations ont été élaborées selon un régime alimentaire enrichi ou un régime alimentaire appauvri en morue pour le phoque gris. Ces résultats démontrent qu'un régime alimentaire enrichie en morue, donc plus spécifique, favoriserait les groupes trophiques sous-jacents, car l'impact négatif serait concentré sur un seul groupe. Ainsi, les morues seraient plus avantagées si les phoques gris exerçaient leur pression de prédation sur leur groupe car la biomasse des phoques gris diminuerait et ainsi la pression de prédation. À l'inverse, un régime alimentaire appauvrie en morue, et donc plus diversifié, d'un tel prédateur accentuerait son impact sur ses proies, mais également sur ses compétiteurs. Pour ces groupes, les risques d'avoir une relation trophique négative avec le prédateur seraient accentués. Également, quatre simulations de scénarios de retrait représentant une diminution de 0%, 25%, 50% ou 75% de la biomasse des phoques gris mâles ont permis de constater que la biomasse des morues et de plusieurs autres poissons d'intérêt commercial augmenterait à la suite d'une diminution de la biomasse des phoques. Par contre, la biomasse des morues ne reviendrait pas aux valeurs d'avant l'effondrement, selon ces simulations de retrait. D'autres groupes trophiques intermédiaires seraient aussi avantagés suite à ce retrait, tel que les petits poissons pélagiques. Par contre, ces changements pourraient induire de nouvelles relations trophiques ce qui expliquerait en partie, le non retour des stocks de grands poissons.

POSSIBLE IMPACT OF GREY SEAL STRATEGIC REMOVAL ON GROUND FISH RECOVERY POTENTIAL IN THE SOUTHERN GULF OF ST. LAWRENCE

1.2 ABSTRACT

In the southern Gulf of St. Lawrence ecosystem (4T), several stocks of groundfish crashed in the early 1990s, but in spite of significantly reduced fishing, they have shown no sign of recovery due to elevated natural mortality levels among large (adult) fish. Predation by grey seals on groundfish is suspected to be the main cause for the continued elevated levels of natural mortality. A cull of grey seals has been proposed to promote the recovery of cod and other groundfish stocks. An ecosystem analysis was performed using *Ecopath* with *Ecosim* to examine the potential impacts of removing a top predator on other species in the ecosystem. First, to understand the trophic impact of grey seal diets on the dynamics of the ecosystem, different simulations were carried out using a grey seal diet that had differing amounts of cod: a basic diet, a diet enhanced in cod and a diet reduced in cod. The results show that a high cod diet would have a negative impact on cod, but would be beneficial to flounders, and large demersals. Grey seal biomass would also decline as cod biomass declined under this scenario. In contrast, a diet reduced in cod would increase grey seal biomass while also leading to lower biomass among cod, flounder and large demersals. In addition to the diet scenarios, four simulations of strategic removals representing a decrease of 0%, 25%, 50 %, or 75 % of male grey seals biomass were performed. The simulations showed that cod and other commercial fish stocks would increase. However, the biomass of cod would not return to pre-collapse levels. Other intermediate trophic groups would benefit from this removal, such as small pelagic fishes. These groups may induce more negative trophic relations, which would explain the non-recovery groundfish stocks and indicate that additional management activities would be needed.

Keywords : Ecosystem model, Grey seal, Atlantic cod, predation, strategic removal, predator-prey relation

1.3 INTRODUCTION

Ecosystem models provide a better representation and allow for a better understanding of the trophic relationships between each species in a complex system than the most simple models (Plagányi, 2013). They can play a fundamental role in ecosystem-based management (EBM) (Espinosa *et al.*, 2011) and provide the knowledge to avoid collateral effects following exploitation and manipulation of marine resources (Yodzis, 2000; Heithaus *et al.*, 2008).

In the last decades, several commercial stocks around the world collapsed due to overfishing and changes in habitat (Larkin, 1996; Pauly *et al.*, 2002; Myers and Worm, 2003). Groundfish stocks in the Gulf of St. Lawrence are one of those that have declined significantly leading to the closure of some fisheries. Stocks of Atlantic cod (*Gadus morhua*) collapsed in the early 90s and have shown no sign of recovery due to high natural mortality rates among adult cod (Halliday and Pinhorn, 2009; Swain 2011). Other commercial stocks as white hake (*Urophycis tenuis*) also collapsed and failed to recover (Benoit and Swain, 2008). In parallel to this, the grey seal (*Halichoreus grypus*) population in Canada has increased significantly over the last five decades, increasing from roughly 13 000 seals in 1960 to about 400,000 seals in 2010 (DFO, 2011; CCRH, 2011). The increase in natural mortality of cod in the Southern Gulf of St. Lawrence (4T zone) is correlated with the increase in the abundance of grey seals (Chouinard *et al.*, 2005; O'Boyle and Sinclair, 2012). Thus, predation by grey seals may limit the recovery of cod stocks and may also be having an impact on the recovery of other groundfish as well (Chouinard *et al.*, 2005). This has led to a persistent debate about the negative impact of predation by grey seals on cod stocks.

Following this debate, a reduction in grey seals abundance (cull) has been proposed for the southern Gulf to promote the recovery of the cod stock in this region (FRCC, 2004; CCRH, 2010). However, little information is available on the possible ecological

consequences of such a removal as interactions between seals and their prey are complex (Yodzis, 2000, 2001; Morissette *et al.*, 2012).

Predators induce mortality and therefore influence the population dynamic of their prey. Predators from upper positions in the foodweb, like seals, have an important role in ecosystem structure (Bowen, 1997; Yodzis, 2000; Morissette *et al.*, 2006). By consuming species that may be in competition with other commercial fish, predators at high trophic levels may even contribute to the increase in some fish stocks (Yodzis 2000; Gerber *et al.*, 2009; Morissette *et al.*, 2012). Consequently, considering the complex trophic interactions, modeling of predator-prey interactions in several ecosystems has indicated that reducing marine mammals abundance does not necessarily lead to a recovery of fish stocks or benefits for commercial fish (Punt and Butterworth, 1995; Gerber *et al.*, 2009; Morissette *et al.*, 2010).

When the abundance of large predator fish, such as large cod decreases subsequent to exploitation, the increase in smaller lower trophic level forage fish can induce compensatory effects on higher trophic level fish stocks. This effect can be harmful in two different ways. First, forage fish may directly prey on the juveniles of adult large fish, causing higher juvenile mortality rates, which in turn reduces the recruitment of large fish populations (Swain and Sinclair, 2000; Bundy and Fanning, 2005). Second, if forage fish and juvenile fish share a similar diet, an increase in forage fish abundance could reduce food density and increase foraging time for juveniles and therefore, higher mortality risks (Walters and Kitchell, 2001). A reduction in grey seals may reduce predation mortality on forage fish and thus intensify this paradox.

Before undertaking a reduction of the population of grey seals, it is judicious to learn more about the roles of predators in the ecosystem by analyzing the direct and indirect relationships between them and their prey (Bax, 1998; Yodzis, 2001; Morissette *et al.*, 2006), and assess these effects through time. An understanding of these relations can help to evaluate the potential impact of a decrease in the population of grey seals on the biomass

of commercial fish stocks in the ecosystem of the Southern Gulf of St. Lawrence (Morissette *et al.*, 2006).

1.4 MATERIAL AND METHODS

Description of Ecopath with Ecosim

Ecopath with Ecosim (EwE 6, <http://www.ecopath.org>) is the modeling software suite used to analyse the SGSL ecosystem dynamics. *EwE* is a multispecies although relatively simple model using a less-data intensive approach, but can support a complexity similar to the most elaborate models (Heymans *et al.*, 2011; Plagányi, 2007). *Ecosim* takes advantage over the simplest multispecies surplus production models (Plagányi and Butterworth, 2004) because of its structured parameter estimation, representation of trophic flows, and representation of trophic ontogeny. *EwE* covers trophic interactions at all trophic levels and allows a focus on higher trophic levels (Walters *et al.*, 1997; Plagányi, 2007; Morissette *et al.*, 2012). This modelling approach is also one of the relevant models to address broader question about ecosystem approach in fisheries (Plagányi, 2007).

Ecopath, the static module of *EwE*, builds a static model of the entire food web, from the detritus to the top predators (Walters *et al.*, 1997). This model represents the energy flows between species, which are structured in trophic groups, an assemblage of species having common physical habitat, similar diet, and similar life history characteristics (Polovina, 1984). To represent the energy flows and so the feeding interactions, mass balance principles are used (Christensen *et al.*, 2008). According to these principles, the production of a prey group must be equivalent to the loss of biomass due to exploitation by fisheries, migration, predation and other natural mortality (Coll *et al.*, 2009). By knowing these input parameters, it is possible to quantify the energy transferred from one group to another, in other words, predation. Also, the mass-balance principles mean that predation mortality can be separated from other types of mortality (Bundy and Fanning, 2005). Two master equations are used to describe this approach (Coll *et al.*, 2009). The first one describes the production term:

$$P_i = M2_i \times B_i + Y_i + E_i + BA_i + M0_i \times B_i$$

Production = catch + predation rate + migration rate + biomass accumulation rate + other mortality

and the other equation describes the mass balance relationship between groups:

$$B_i \cdot \left(\frac{P}{B}\right)_i = \sum_j B_j \left(\frac{Q}{B}\right)_j \cdot DC_{ij} + Y_i + E_i + BA_j + B_i \cdot \left(\frac{P}{B}\right)_i \cdot (1 - EE_i)$$

Where P/B_i is the production of (i) per unit of biomass; (Q/B_j) indicates the consumption of (j) and DC_{ij} is the proportion of (i) in the diet of predator (j) (Coll *et al.*, 2009). Thence, energy exchange between groups can be calculated.

The *Ecosim* extension is the dynamic portion of the software. Differential equations derived from the basic equations are used to obtain simulations of the biomass dynamics in time. With this module, simulations can be performed to explore the impacts of disturbances over time and to analyse changing equilibra (Walters *et al.*, 1997; Christensen and Walters, 2004; Plagányi et Butterworth, 2004; Plagányi, 2007). *Ecosim*'s master equation is:

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \cdot \sum_j Q_{ij} - \sum_j Q_{ij} + I_i - (M_i + F_i + e_i) \cdot B_i$$

Where dB_i/dt is the biomass growth rate of group (i) during the interval dt , g_i is the net growth efficiency (production/consumption ratio), I_i is the immigration rate, M_i and F_i are natural and fishing mortality rates of group (i), and e_i is emigration rate (Christensen *et al.*, 2004).

Input data

The model used to perform the simulations includes 32 trophic groups and represents the period after the collapse of groundfish stocks in the Gulf of St. Lawrence. An average of the years 1995-1997 was used to represent a steady-state of this period. Ecopath data input are simple: biomass density (B; in $\text{tonnes}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$), total mortality estimates, production-biomass ratio (P/B; in yr^{-1}), consumption estimates (Q; in yr^{-1}), fishery catches (in $\text{tonnes}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$), diet composition and catch (in $\text{tonnes}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$) per fleet. The data used in the model are generally available from groundfish trawl surveys, ecological studies or the literature (Christensen *et al.*, 2008). Available values for each type of input have been collected. Based on these values, an average was established and used as input in the model, along with confidence intervals for each input data. If some input data are not available, *EwE* can calculate a missing parameter by using other available parameters (Christensen and Pauly, 1992). For example, if the biomass (B) is missing for a trophic group, it is possible to enter a value of 95% for the ecotrophic efficiency (EE). This parameter represents the transfer of energy from a group to another one, and thus indirectly the biomass itself (Polovina, 1984). All the data sources for the input parameters used in this model of the Southern Gulf of St. Lawrence are detailed in Savenkoff *et al.*, (2004) and Morissette *et al.*, (2009).

Table 1. Basic input values used for the model (Savenkoff *et al.*, 2004)

Group name	Biomass (t/km ²)	Production / biomass (/year)	Consumption / biomass (/year)
Cetacea	0,03	0,09	9,47
Harp seals	0,35	0,08	7,72
Hooded seals	0,00	0,10	11,25
Grey seal males	0,03	0,28	25,90
Grey seal females	0,02	0,38	11,33
Harbour seals	0,00	0,13	4,00
Seabirds	0,00	0,28	27,75
Large cod	1,61	0,43	1,19
Small cod	0,30	0,63	1,75
Green. halibut	0,01	1,00	3,22
Small Amer. plaice	3,82	0,40	3,42
Large Amer. plaice	0,26	0,33	2,21
Flounders	2,12	0,21	1,59
Skates	0,04	0,25	2,15
Redfish	0,03	0,23	4,73
Large demersals	0,40	0,28	1,82
Small demersals	0,50	0,25	1,01
Capelin	21,53	0,53	9,29
Large pelagics	0,14	0,21	8,55
Pisci. small pelagics	1,69	0,32	2,67
Plank. small pelagics	7,59	0,52	2,74
Shrimp	1,48	3,27	5,49
Large crustacea	2,99	0,36	2,09
Echinoderms	112,30	0,30	2,17
Molluscs	42,10	0,55	3,94
Polychaetes	10,50	7,10	11,47
Other ben. inver.	7,80	1,18	8,49
Large zooplankton	10,00	4,00	4,64
Small zooplankton	125,00	3,05	12,49
Phytoplankton	63,95	27,58	
Detritus	154,95		

Pedigree

EwE software calculates a pedigree for each mass-balanced model. This quality indicator is built from input data. When they come from local, quantitative and target surveys, the quality of a model is high, and thus the pedigree value is high (close to 1). Data from qualitative values or input from other similar ecosystem result in a lower model pedigree.

Fitting to time series

Time series of biomass data obtained from single species assessments can be incorporated into *Ecosim*. A statistical measure of goodness of fit to these data is generated each time *Ecosim* is run. This goodness of fit measure is a weighted Sum of Squared deviations (SS) between each trophic group's biomass predicted by the simulation and from the biomass measured by survey (empirical data from time series). When the sum of squares is low, the deviation between the values of simulation and data from time series is low. This indicates a capability or at least a potential, of the model to replicate the known history of the ecosystems (Christensen *et al.*, 2008). Time series from multiple abundance surveys in the 4T ecosystem for 1995-2010 have been added to the *Ecosim* inputs.

Vulnerabilities

The vulnerability parameter represents the exposure of a prey to predation by its predator (Walters *et al.*, 1997). It divides the prey biomass into available and unavailable states (Walters and Kitchell, 2001). The following equation represents the exchange rate between available biomass and unavailable biomass for predator:

$$dV_{ij}/dt = v_{ij}(B_i - V_{ij}) - v_{ij}V_{ij} - a_{ij}V_{ij}B_j.$$

V_{ij} , which is the available component of prey biomass i for each j predator, gains biomass from the currently unavailable prey-biomass pool $(B_i - V_{ij})$ at rate v_{ij} . This

component loses biomass to the unavailable state at rate $v_{ij}V_{ij}$ and biomass that is consumed by predator at rate $a_{ij}V_{ij}B_j$ (Walter *et al.*, 1997).

The vulnerability parameter “ v ” represents the transfer rate between the two states, and has implications for how a given predator would impact predation mortality for a given prey, and can range from 1 to ∞ (Walters and Martell, 2004). Low vulnerability factors (v_i close to 1) imply that the prey is slightly exposed to predation mortality from its predator, so an increase in predator biomass will not cause any noticeable increase in predation mortality. In this case, biomass regulation would be bottom up (Christensen *et al.*, 2008). This can be explained by the presence of a refuge or a special behaviour, so the prey is protected and can avoid its predator (Walters *et al.*, 1997). On the other hand, high vulnerability factors (e.g. 100) indicate that the prey can easily encounter its predator, meaning that the predator biomass defines how much of a prey is eaten. In this case, predation control would be top down (Christensen *et al.*, 2008). The notion of vulnerable prey pools (V_{ij}) allows Ecosim to represent behavioural or physical mechanisms that limit the rates at which prey become vulnerable to predation (Walters *et al.*, 1997).

To have a better fit between the model simulation biomasses and time series biomasses, the v parameter is adjusted. *Ecosim* includes a routine called “fit to time series” that can calculate the vulnerability values that will improve the fit between observed and simulated data (lower SS) (Christensen *et al.*, 2008). Because this parameter cannot be measured *in situ*, it can be determined indirectly by this function and thus provides a better understanding of *in situ* trophic interactions.

Diet

Male and female grey seals have different prey preferences, which vary seasonally (Beck *et al.*, 2007; DFO, 2011). To represent this intraspecific variation, the grey seal trophic group was split into male and female groups. Quantitative information on diet composition comes from evaluation of stomach and intestine contents obtained from

different regions in the southern Gulf (Hammill, 2011). One sample, from St. Paul Island was comprised of males. The diet from this sample contained a high proportion of large cod (Morissette and Hammill, 2011) (Table 2). Female diet comes from another study and reflects a more generalised diet with cod comprising a much lower fraction (Savenkoff *et al.*, 2004).

Table 2. Basic diet input of male and female grey seal in proportion

Prey \ predator	Grey seals : male	Grey seals :female
Cetacea	0	0
Harp seals	0	0
Hooded seals	0	0
Grey seals males	0	0
Grey seals females	0	0
Harbour seals	0	0
Seabirds	0	0
Large cod	0,591	0,17
Small cod	0,0102	0,231
Green. halibut	0	0,0023
Small Amer. plaice	0	0,0618
Large Amer. plaice	0	0,0452
Flounders	0,0966	0,102
Skates	0	0,0358
Redfish	0	0
Large demersals	0,131	0,0576
Small demersals	0,00013	0,0525
Capelin	0,00105	0,122
Large pelagics	0	0,0017
Pisci. small pelagics	0,0248	0,0375
Plank. small pelagics	0,145	0,0799
Shrimp	0,000001	0,0001
Large crustacea	0,0001	0,0005
Echinoderms	0	0
Molluscs	0	0
Polychaetes	0	0
Other ben. inver.	0	0
Large zooplankton	0	0
Small zooplankton	0	0
Phytoplankton	0	0
Detritus	0	0
Import	0	0
Sum	0,999881	0,9999
(1 - Sum)	0,000118971	-0,00090003

Exploratory scenarios with different diets

Grey seal diet shows strong temporal and spatial variation (Savenkoff *et al.*, 2004; Trzcinski *et al.*, 2009; CCRH, 2011). To illustrate the effect of this variation on the ecosystem dynamics, three scenarios were built to explore the divergence between three different male grey seal diets, since it's the grey seal group that seems to have the biggest impact on cod. Simulations were carried out for a period of 50 years.

The first scenario corresponds to the normal diet that is used in the basic simulation (Table 2) (Savenkoff *et al.*, 2004). The second scenario represents a high cod diet with the proportion of cod eaten by male seals increased by 20%. This enhancement of the proportion of cod in the diet reflects conditions observed where grey seals and cod overlap extensively (Harvey *et al.*, 2011).

The third scenario, a low cod diet was developed. This scenario was included because some alternative diet studies e.g. fatty acids analyses (Beck *et al.*, 2007; Trzcinski *et al.*, 2009), have concluded that cod make a much lower contribution to the grey seal diet than is obtained from the analysis of hard parts. This third scenario represents about 24% of cod in grey seals' diet, so a 25% decrease in the contribution of cod to the grey seal diet compared to the original scenario. The other prey groups were readjusted proportionally to their initial contribution to the diet.

Table 3. Different proportion of each trophic group in each diet of male grey seals used for the simulations. The first diet corresponds to the regular one use for the model. For the second diet, the consumption of cod is increased by 20% of the regular value and the third diet represents a 25% decrease in the contribution of cod to the grey seal diet.

Prey	Diet 1	Diet 2	Diet 3
Cetacea	0	0	0
Harp seals	0	0	0
Hooded seals	0	0	0
Grey seals males	0	0	0
Grey seals females	0	0	0
Harbour seals	0	0	0
Seabirds	0	0	0
Large cod	0.591	0.711	0.236
Small cod	0.0102	0.0092	0.132
Green. halibut	0	0	0
Small Amer. plaice	0	0	0
Large Amer. plaice	0	0	0
Flounders	0.0966	0.072	0.1276
Skates	0	0	0
Redfish	0	0	0
Large demersals	0.131	0.091	0.139
Small demersals	0.00013	0.0001	0.00322
Capelin	0.00105	0.00085	0.00205
Large pelagics	0	0	0
Pisci. small pelagics	0.0248	0.0208	0.0468
Plank. small pelagics	0.145	0.105	0.253
Shrimp	0.000001	0.000001	0.00002
Large crustacea	0.0001	0.0001	0.0002
Echinoderms	0	0	0
Molluscs	0	0	0
Polychaetes	0	0	0
Other ben. inver.	0	0	0
Large zooplankton	0	0	0
Small zooplankton	0	0	0
Phytoplankton	0	0	0
Detritus	0	0	0

Removal scenarios

Different grey seals removal scenarios were examined to evaluate the impacts of grey seal removals on cod recovery and other changes in the southern gulf ecosystem. Specifically, four removal scenarios were examined, including a baseline run of no removals, and three runs where 25%, 50% and 75% of the male population was removed from the population. Removals focussed on males, since this component of the population consumes more cod, than do females. Removals were initiated in 2010, and occurred annually during the simulation period.

Table 4. Grey seal's biomass removed each year during the simulation.

Year/scenario	25%	50%	75%
2010	0.01309299	0.02618598	0.03927897
2011	0.01359723	0.02719446	0.0407917
2012	0.01402928	0.02805856	0.04208784
2013	0.01443318	0.02886637	0.04329955
2014	0.01483411	0.02966822	0.04450233
2015	0.01524257	0.03048515	0.04572773
2016	0.01565914	0.03131828	0.04697742
2017	0.01608018	0.03216036	0.04824054
2018	0.01650129	0.03300259	0.04950389
2019	0.01691869	0.03383738	0.05075607
2020	0.01732947	0.03465895	0.05198842
2021	0.01773155	0.03546311	0.05319466
2022	0.01812348	0.03624695	0.05437043
2023	0.01850422	0.03700845	0.05551267
2024	0.01887311	0.03774621	0.05661932
2025	0.01922966	0.03845932	0.05768899
2026	0.0195736	0.03914719	0.05872079
2027	0.01990474	0.03980948	0.05971421
2028	0.02022303	0.04044605	0.06066908
2029	0.02052848	0.04105695	0.06158543
2030	0.02082119	0.04164237	0.06246356
2031	0.0211013	0.0422026	0.0633039
2032	0.02136902	0.04273805	0.06410707
2033	0.02162461	0.04324922	0.06487382
2034	0.02186834	0.04373667	0.06560501
2035	0.02210052	0.04420105	0.06630158
2036	0.02232151	0.04464302	0.06696453
2037	0.02253165	0.04506329	0.06759494
2038	0.0227313	0.04546261	0.06819391
2039	0.02292087	0.04584174	0.06876261
2040	0.02310072	0.04620144	0.06930216
2041	0.02327124	0.04654248	0.06981372
2042	0.02343282	0.04686565	0.07029848
2043	0.02358585	0.04717171	0.07075757
2044	0.02373071	0.04746142	0.07119212
2045	0.02386776	0.04773552	0.07160328

For each removal scenario, a parameter of harvest mortality on grey seals was added to the model, in order to represent a removal of seals in the ecosystem. This mortality was applied to the biomass of the group, in the same way that fishing mortality is applied.

Percentage of variation of biomass (initial biomass vs biomass at the end of the simulation) for each trophic group was measured to quantify the difference between each scenario to understand the overall trophic impact of grey seals.

1.5 RESULTS

Pedigree

The pedigree calculated by *Ewe* for the 1985-2010 period is 0.664.

Fitting to time series

A 15-year simulation was carried out using the basic parameters before any balancing adjustments were done. Default vulnerability parameters were used for this simulation (i.e. $v = 2.0$, Christensen *et al.*, 2004). Biomasses obtained were compared to biomasses from the southern Gulf assessment time series. The sum of square (SS) of the deviation between the model and the survey data is 499 for all trophic groups (Fig 3).

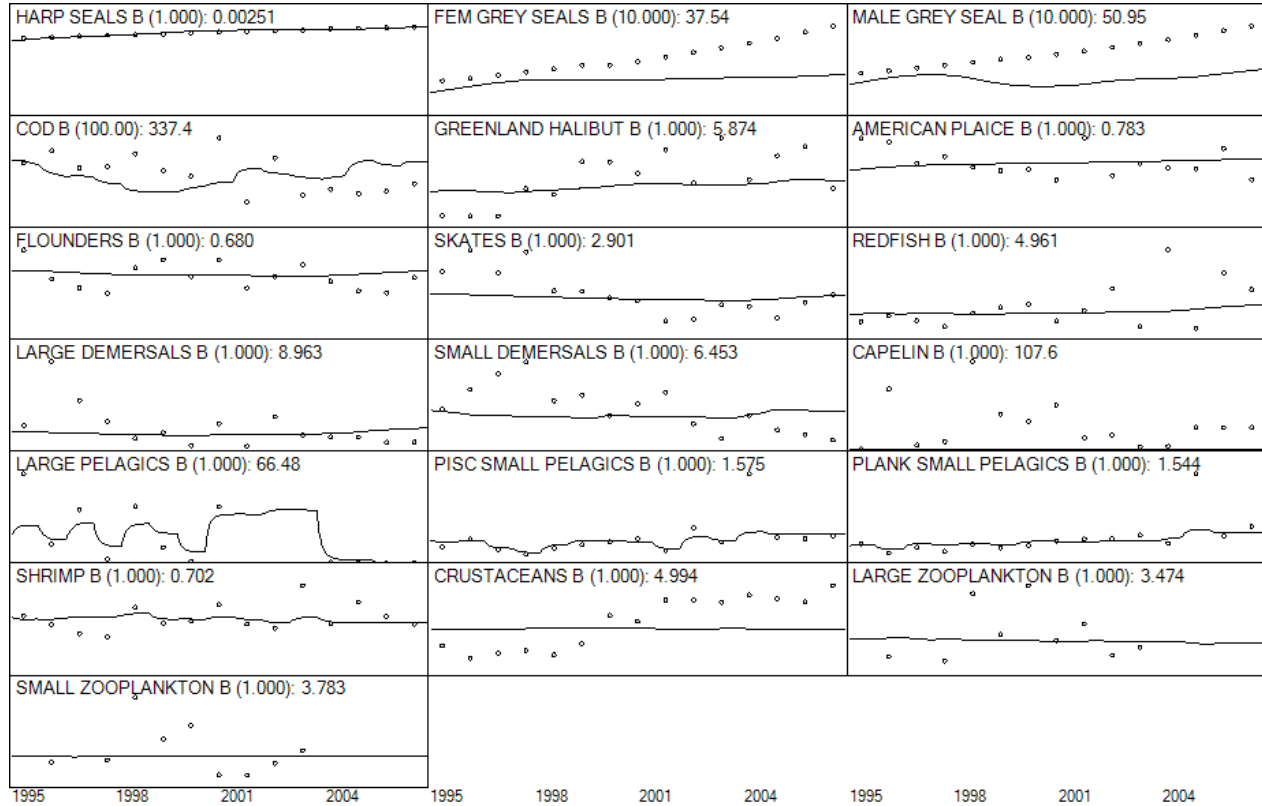


Figure 3. Simulation of trophic group biomass from 1995 to 2010 (solid lines) compared with time series (dots), obtained from survey indices and landings, when vulnerability parameters are setting by default with Ecopath. “x” axis represents years and “y” axis represents biomass (t/km^2). The weight of Some of Square (respectively) for each trophic group is indicated beside the group name. (SS total = 499)

Vulnerability parameters were adjusted with the “fit to time series” function and information from literature. The total SS for all trophic groups is 277 (Fig. 4). The difference between the SS value before and after adjustments is more important for some groups. The diminution of total SS from 499 to 277 could be explained by improvements in model fit to: cod (reduction of 44%), capelin (reduction of 85%), male grey seals (reduction of 99%), and for large pelagics (reduction of 55%). These adjustments improved the model fit between model predictions of biomass and observed changes over the time period of 1995 to 2010.

The trophic groups presenting the best fit after adjustments are the harp seal, male grey seal and flounders. The groups with the highest sums of squares are cod, large pelagics and large demersals.

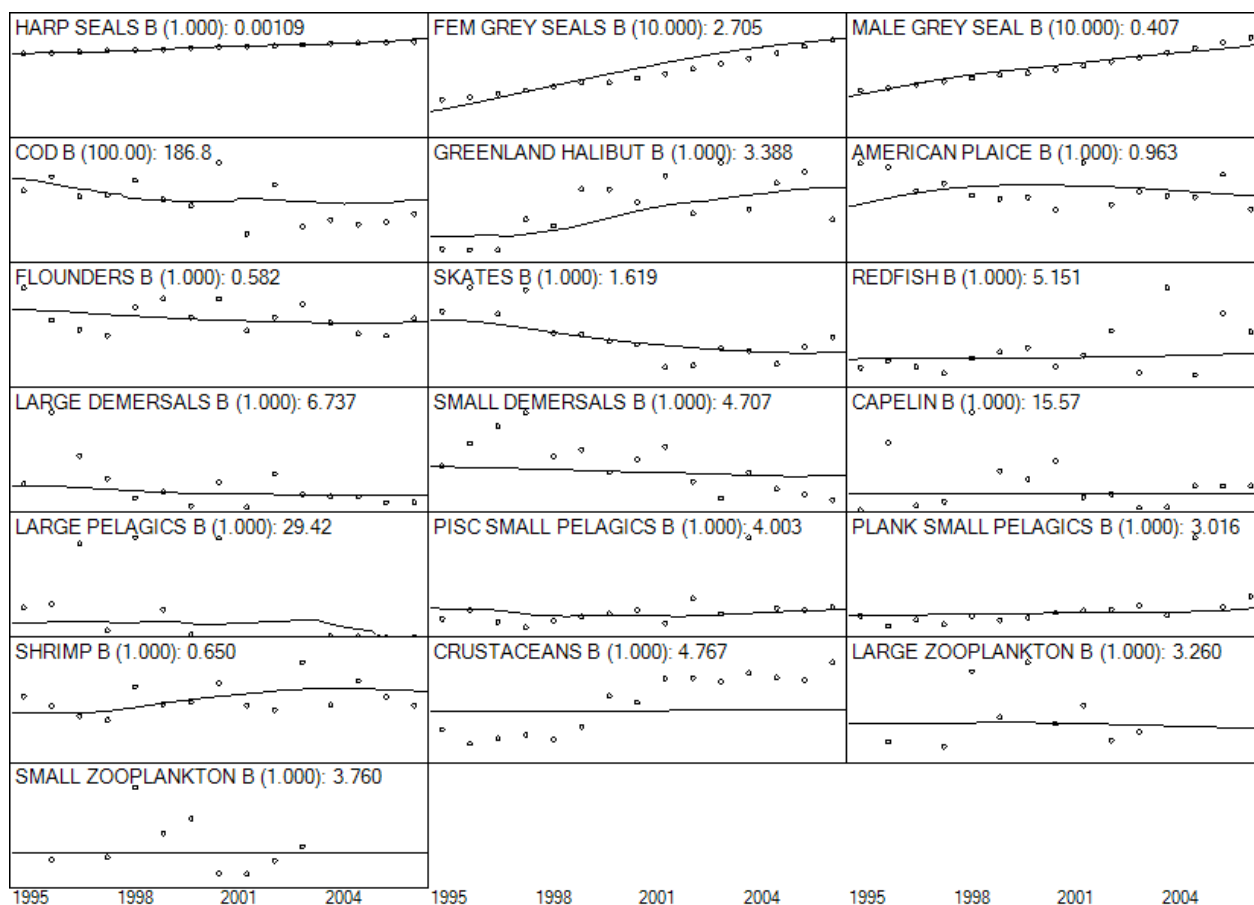


Figure 4. Modeled trophic group biomass from 1995 to 2010 (solid lines) compared with time series (dots), obtained from survey indices and landings. The vulnerability parameters for the simulation were adjusted to improve model fit. The “X” axis represents the years and “y” axis represents the biomass (t/km^2). The weight and Sum of Squares (respectively) for each trophic group are indicated in each graph. (SS total = 277)

The parameter representing the vulnerability of prey to predators is high (more than 2) for harp seals; male and female grey seals and Greenland halibut. The vulnerability from prey to cod predation is low (Table 2).

Table 5. Prey vulnerability to predation by its predator. Low vulnerability value indicates that biomass regulation is bottom up and high vulnerability value indicates that biomass regulation is top-down

Prey \ predator	2	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	
2 Harp seals																												
3 Hooded seals																												
4 Grey seals males																												
5 Grey seals females																												
6 Harbour seals																												
7 Seabirds																												
8 Large cod	1,00E+10	1,00E+10	10000	2																								
9 Small cod	1,00E+10	10	10	2	2	1,00	2						1	1,00E+10	1,00E+10		1,32											
10 Green. halibut			9,47	2				5,74E+08				4513814		1,00E+10														
11 Small Amer. plaic	1,00E+10		1,00E+10	2	1,00	2		5,74E+08				4513814		1,00E+10	1,00E+10													
12 Large Amer. plaic	1,00E+10		9,47																									
13 Flounders	1,00E+10	1,00E+10	1,00E+10	2	2	1,00	2	5,74E+08				4513814		1,00E+10	1,00E+10		1,32											
14 Skates			9,47	2	2																							
15 Redfish				2				5,74E+08																				
16 Large demersals	1,00E+10	1,00E+10	10000	10000																								
17 Small demersals	1,00E+10	1,00E+10	1,00E+10	2	2			5,74E+08				4513814		1,00E+10	1,00E+10		1,32											
18 Capelin	100000	100000	1,00E+10	2	2	1,00	2	5,74E+08				4513814	1		1,00E+10		1,32	1,00E+10										
19 Large pelagics	1,00E+10		9,47	2																								
20 Pisci. small pel.	100000	100000	1,00E+07	2	2	1,00		5,74E+08					1	1,00E+10			1,32											
21 Plank. small pel.	100000	100000	10,8584	2	2	1,00	2	5,74E+08			1	4513814	1	1,00E+10	1,00E+10		1,07	1,00E+10										
22 Shrimp	1,00E+10	1,00E+10	9,47	2	2	1,00	1,00E+10	5,74E+08	6464,82	61264,74	1,00	4513814	1,00	1,00E+10	1,00E+10		1,32	1,00E+10	1,00			1,00						
23 Large crustacea	1,00E+10	1,00E+10	9,47	2		1,00	2	5,74E+08	2	61264,74	1	4513814		1,00E+10	1,00E+10		1,32											
24 Echinoderms						1,00	2	5,74E+08	2	61264,74	1,00	4513814			1,00E+10													
25 Molluscs				2		1,00	2		2	61264,74	1,00	4513814	1		1,00E+10													
26 Polychaetes						1,00	1,00E+10		2	61264,74	1,00	4513814		1,00E+10	1,00E+10		1,32			1,00E+10	1,00				2			
27 Other ben. inver.	1,00E+10			2	2	1,00	2	5,74E+08	2	61264,74	1	4513814	1	1,00E+10	1,00E+10			1,00E+10	1	1,00E+10	1,00							
28 Large zooplankton	1,00E+10					1,00	2	5,74E+08	2	61264,74	1	4513814	1	1,00E+10	1,00E+10		1,32	1,00E+10	1,00	1,00E+10	1,00						3789,17	
29 Small zooplankton						1	2	5,74E+08	2				1			1,00		1,00E+10	1,00	1,00E+10							3789,17	17632,98
30 Phytoplankton																				1,00E+10			2	2			3789,17	1,00
31 Detritus											1									1,00E+10	1,00	2	2	2	2	3789,17	1,03	

Flow diagram of 4T ecosystem

The flow diagram (fig. 5) illustrates the main trophic interactions between trophic groups in the ecosystem. Male and female grey seals, large pelagic, large demersals are at higher trophic levels whereas cod is at a lower trophic level. Interactions between trophic groups can be direct (black line) or indirect. Consumption of cod by grey seal represents a direct relation between these two groups. Feeding interactions demonstrate competition between seals and cod for prey such as flounders and small pelagic fish. This interaction is one of the indirect relationships that can link those two predators.

Greenland halibut and cod are competing for capelin, flounders and shrimps. Therefore, male grey seals would have an indirect positive impact on Greenland halibut by eating its main competitor, the cod.

Planktivorous small pelagics, also called forage fish, are a source of energy for more than eight different groups (male and female grey seals, large demersals, large pelagics, cod, Greenland halibut, capelin, piscivorous small pelagics). The predation pressure on these groups is consequently high ($M= 0,18$).

This representation of all energy exchanges illustrates the links between low and high trophic level groups. Male grey seals are connected with phytoplankton through many predation relations. They eat planktivorous small pelagic fish, which in turn consume small zooplankton, who in turn eat phytoplankton.

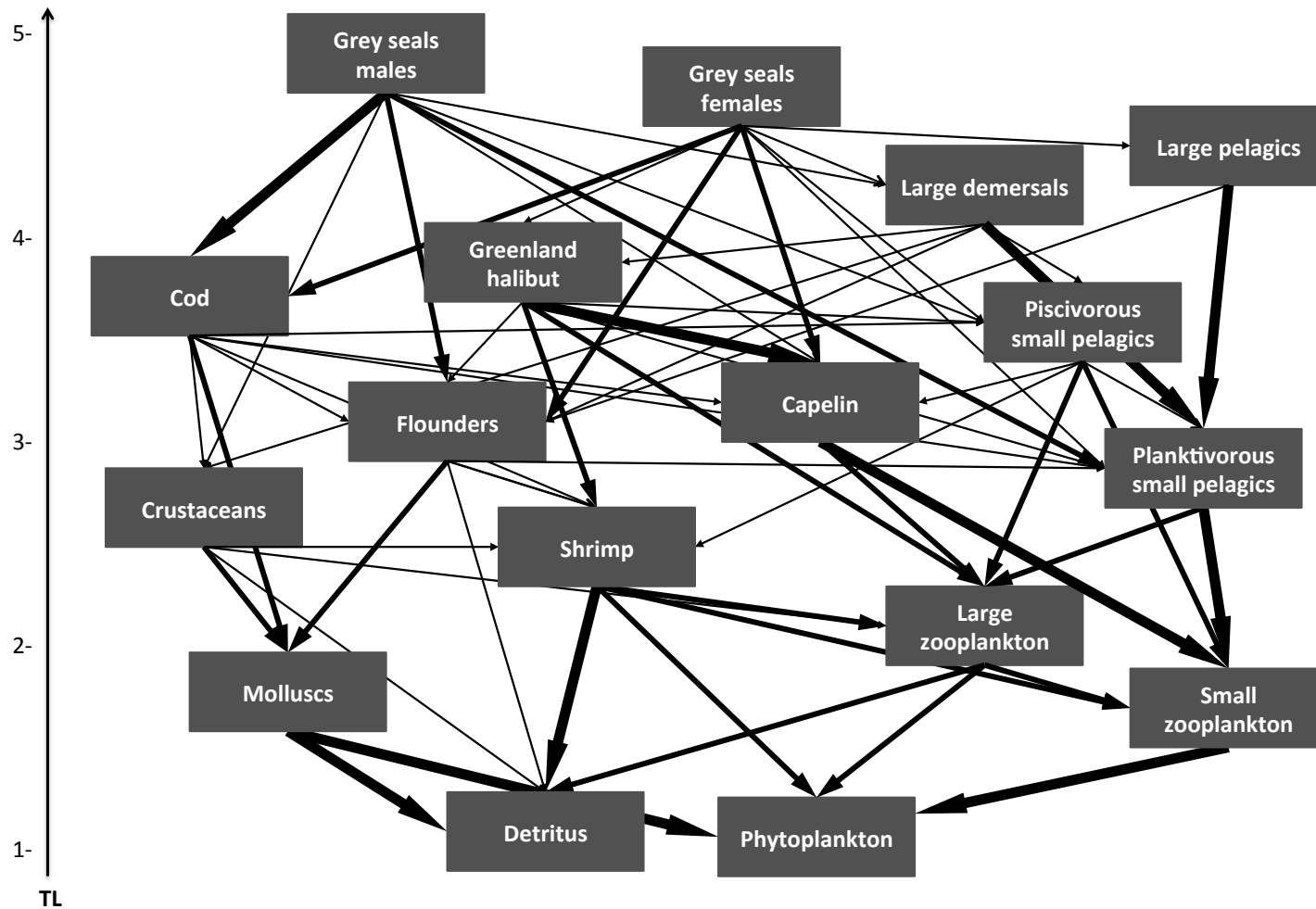


Figure 5. Simplified flow diagram of the Southern Gulf of Saint-Lawrence ecosystem. Each trophic group (grey rectangles) are organized according to their trophic level (y-axis). The arrow represents the predator-prey relations and the width of the lines indicates the proportion of the prey in the predator's diet (low, medium, high).

Cod mortality

The main source of mortality for large cod is predation by the other trophic groups (female and male grey seals, harp seals, cetacea, hooded seals, and harbour seal). It represents 67 % ($M2 = 0.289$) of the total mortality of this group. Predation by male grey seals accounted for 82% of this natural mortality ($M2 = 0.238$) (fig. 6).

The second important source of mortality for large cod is the “other mortality” for 29 % ($M2 = 0.126$). This category includes natural mortality and other causes that are not explained by the available data on fisheries and predation.

The smallest source of mortality for large cod in this model is fishing mortality (4 %, $M2 = 0.0189$).

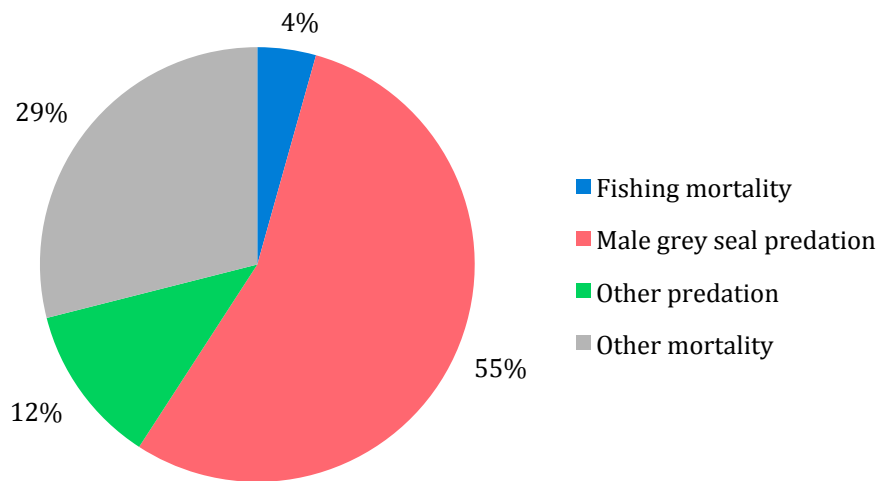


Figure 6. Different types of mortality for large cod (in %), determined from the *EwE* model.

Mixed trophic impact

The mixed trophic impact (MTI) matrix shows the relative effects (direct and indirect) of relations between each trophic group in the ecosystem due to predation and competition (Fig. 7). The biomass of a trophic group could increase or decrease with the occurrence of a particular group in the ecosystem. The MTI matrix of the 4T ecosystem shows that male grey seals have a negative impact on cod and positive impact on Greenland halibut. Harp seal has a higher negative impact on capelin and large demersals, but only has a slight positive impact on a few groups of at lower trophic levels. The female grey seal group has a negative impact on skates and a positive impact on small American plaice.

Capelin has a strong positive influence on Greenland halibut. Planktivorous small pelagics have a positive impact on large pelagics and large demersals.

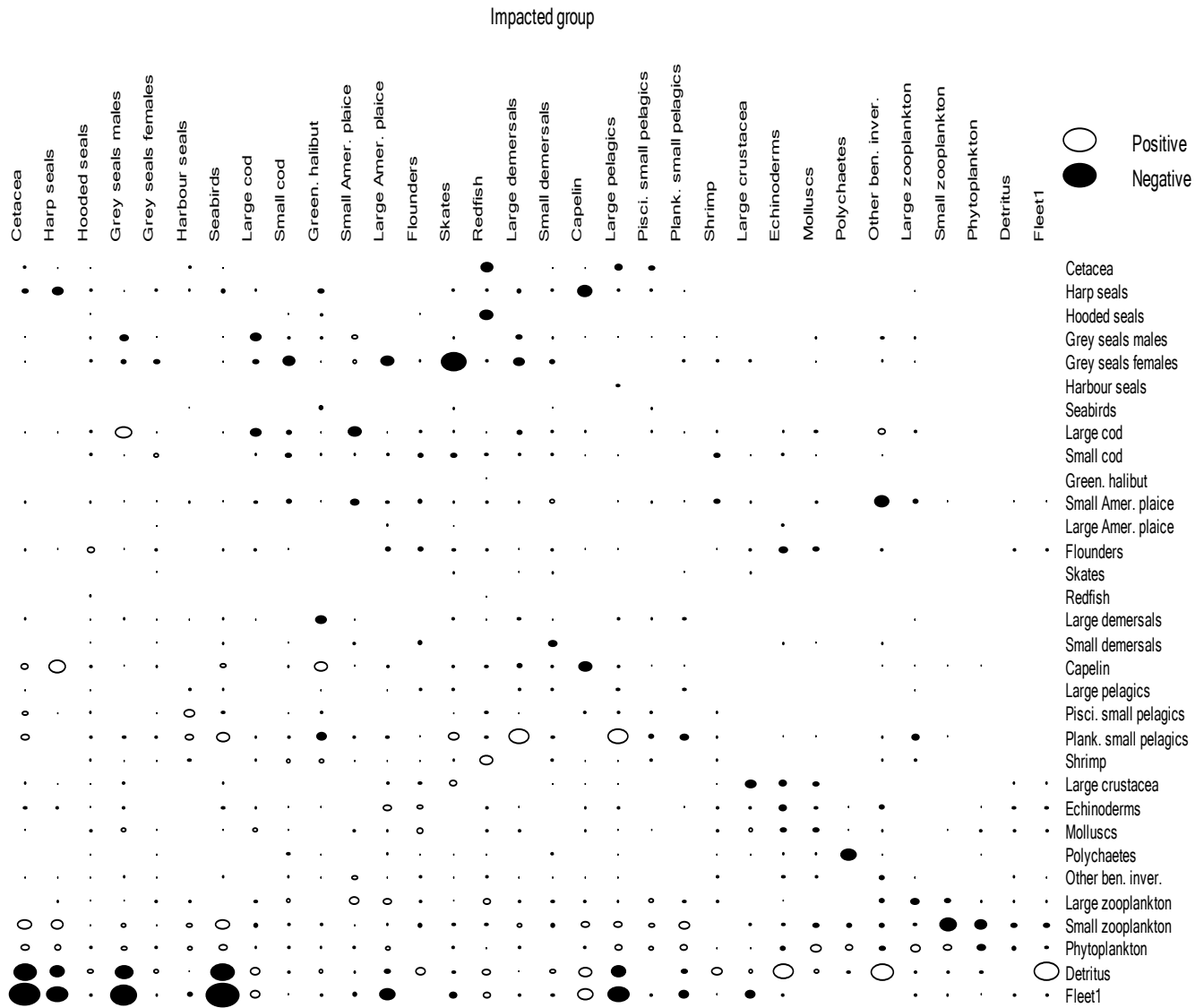


Figure 7. Mixed trophic impacts matrix. Relative influences between trophic groups are indicating by the circle; white circle correspond to positive impact and black circle correspond to negative impact. Impacted groups are in the x-axis and impacting groups are in the y-axis.

Diet scenarios

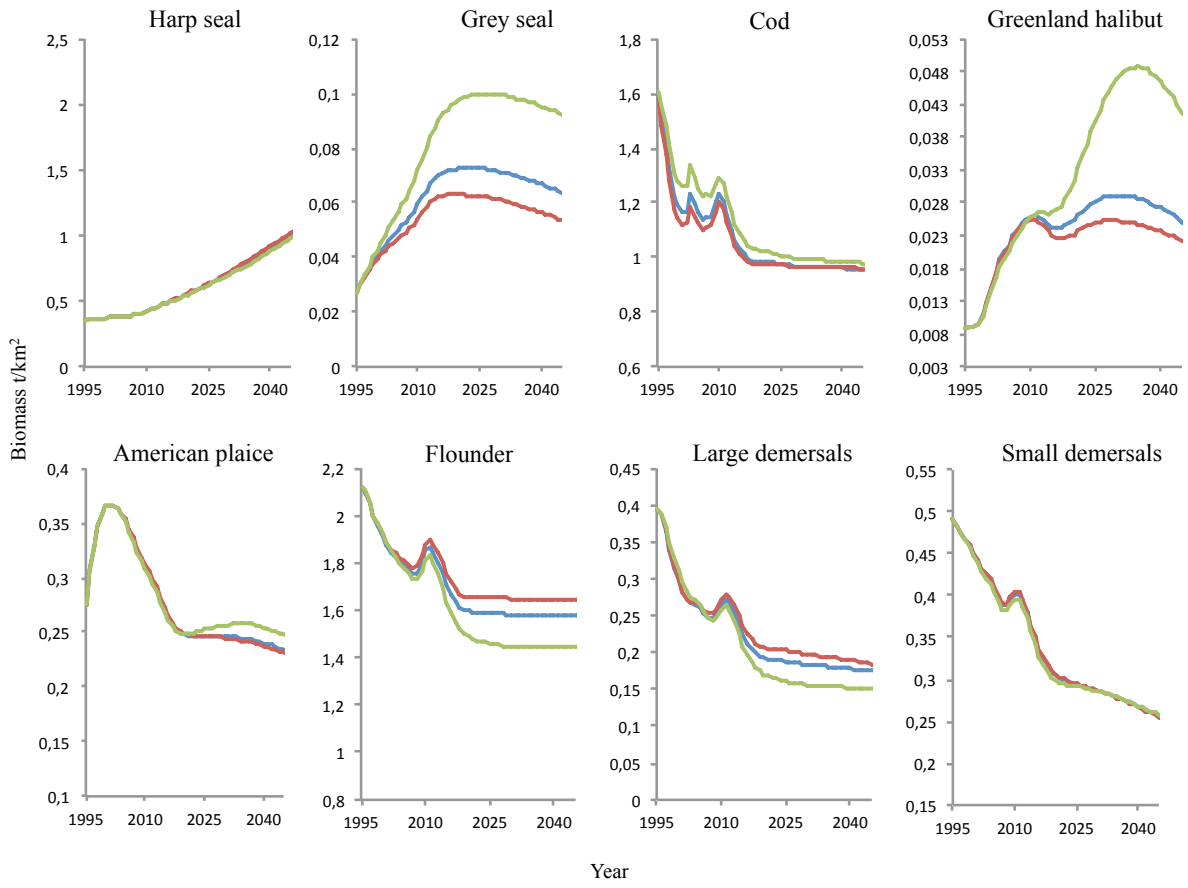
Three simulations were run to examine the importance of male grey seal predation on ecosystem dynamics. The only parameter changing between each simulation is the contribution of cod to the diet of male grey seals. The first simulation corresponds to basic model, where cod comprises 59% of the male diet (table 3). In the second simulation the contribution of cod to the diet was increased by 20%, while in the third, the contribution of cod to the diet was reduced by 25% compared to the base diet. The simulations were run for 50 years (Fig. 8).

For all three simulations, grey seal biomass increases for the first 30 years of the simulation, and then starts to decrease. For the first scenario, the basic diet, the biomass increases to 0.072 t/km² in 2025, then decreases to 0.064 t/km² by 2045. In the second scenario, the biomass increases to 0.063 t/km² by 2016 and then decreases to 0.055 t/km² by 2045. In the third scenario, male grey seal biomass increases to 0.10 t/km² in 2025, then decreases to 0.093 t/km² by 2045.

For the cod trophic group, biomass decreases rapidly until 2020, then after 2025, the rate of decline in biomass slows. The decline that occur between the start of the model to 2020 seems to be slower for the low cod scenario, but overall, the continued decline in cod biomass does not appear to be affected by the amount of cod in seal diets (Fig. 8).

Harp seal biomass increases with all three scenarios, but the increase is smaller for the low cod diet scenario. Greenland halibut increases until 2030, and then declines slowly at levels that are higher than the initial ones (192% higher for the first scenario, 158% higher for the second scenario and 380% for the third scenario). The increase was much more rapid in the high cod scenario, than among scenarios 2 and 3. American plaice, large demersals and small demersals all declined. The rate of decline of the biomass is more rapid during the initial 20 years of the simulation for these groups, but the decline in biomass then slows. At the end of the simulations, the biomass for the scenario 3 is higher by 8% and lower by 10% of the starting biomass for American plaice and large demersal

respectively (Fig. 8). The composition of male diets has little impact on small demersal biomass changes (Fig. 8). Flounder biomass declines rapidly, to 75% of initial values during the first 20 years of the simulation, and then levels off. It declines the most in simulations with high cod diets. Capelin biomass also has a steady decrease to 76% of its initial value, but the different scenarios do not seem to affect the rate of decline. Large pelagics biomass falls to only 1% of its initial value in the first 10 years, then increases up to 42% above its initial value in 2025. The increase is superior for the scenario with high cod rate and inferior for the low cod scenario, but they all decrease slowly at the end of the simulation. Piscivorous small pelagics and planktivorous small pelagic biomass reach a maximum in 2010, and then decline to the end of simulation. Piscivorous small pelagic biomass declines by 15%, 14% and 24% below the starting value for the first, second and third scenarios, respectively. For the planktivorous small pelagics, the ending biomass stays 11% and 14% over the initial value for the first and second scenario, but the biomass declines to the starting level for the third scenario.



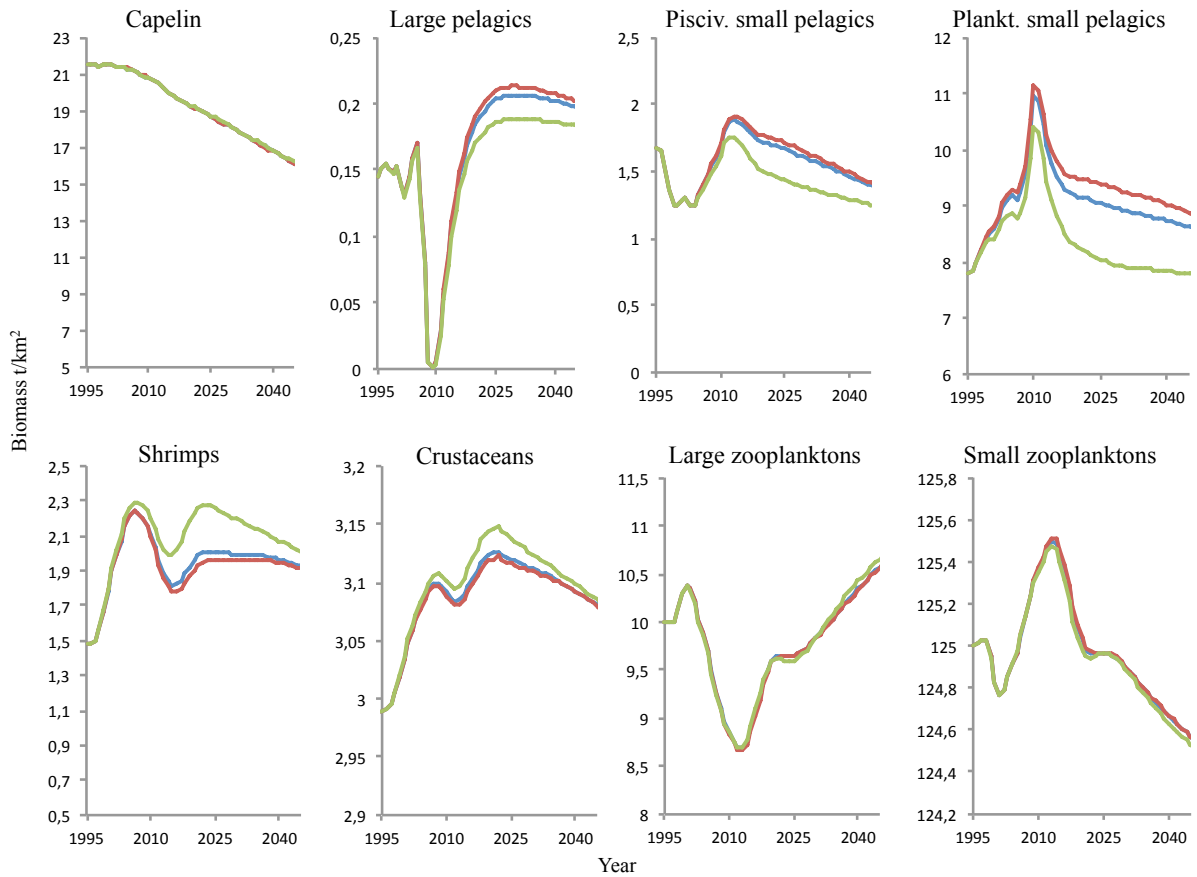


Figure 8. Trophic groups biomass for 50-year simulations with three different male grey seal diets. The first simulation (blue) corresponds to a regular diet, the second one (red) corresponds to high cod consumption diet and the third one (green) is a low cod consumption diet.

Removal scenarios

Four different scenarios were run to explore the impact of a seal removal on the ecosystem, including the non-removal as the reference scenario. Starting in year 2010, 0%, 25%, 50% and 75% of the population biomass was virtually removed each year as a harvest, during 35 years.

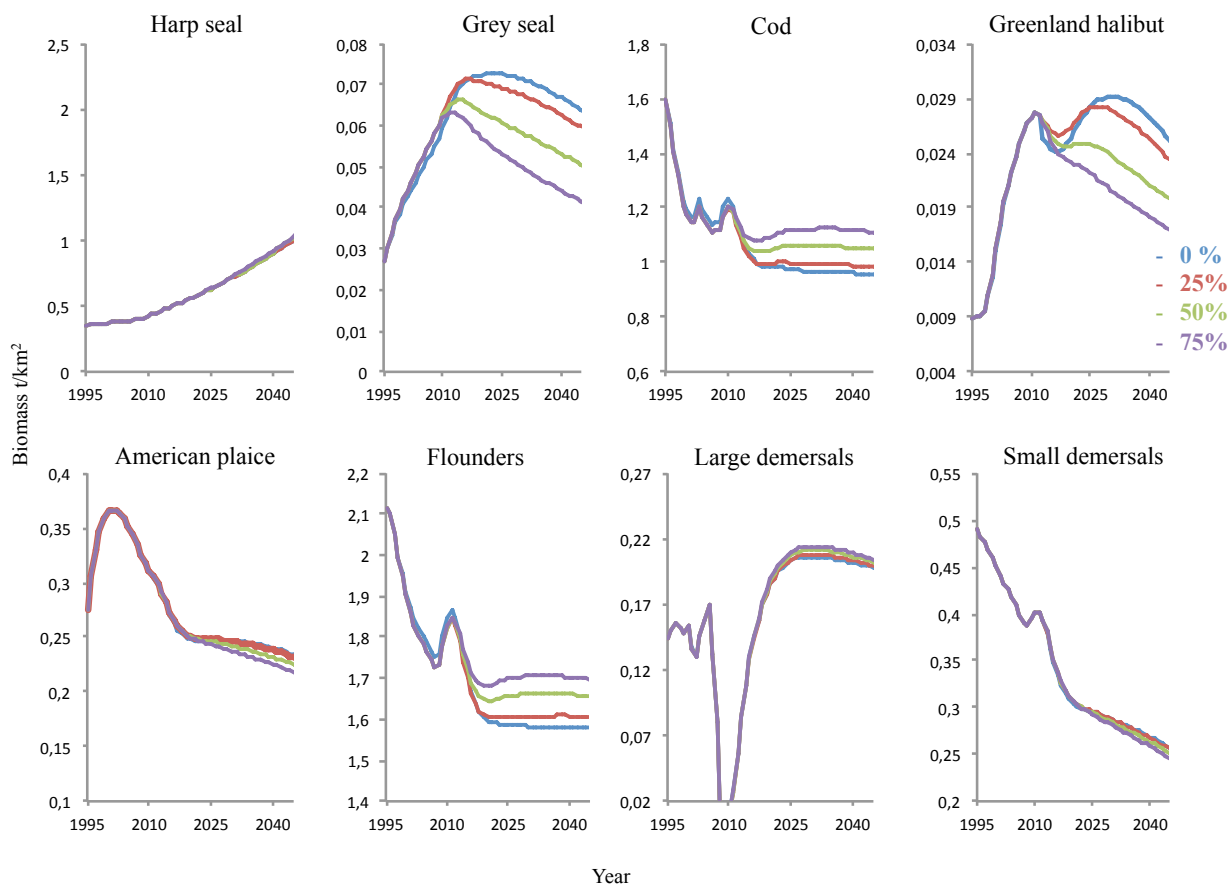
Harp seal biomass increases with little difference observed in biomass trajectories between the different grey seal removal scenarios. Male grey seal biomass starts to decline after year 2020. Little difference is observed in population trajectories between the scenario with no removals, and when 25% of the herd was removed. However, marked differences between scenarios are observed in grey seal trajectories, when a greater proportion of the herd was removed (fig. 9). In comparison, at the end of the simulation, male grey seal biomass is 6 %, 20 % and 35 % lower for the second, third and fourth scenarios, comparatively to the basic scenario (Fig. 9).

Cod biomass declines sharply prior to the initiation of seal removals in 2010. The trajectory shows an increase when the seals are removed, but this recovery is short lived as cod biomass decreases again after 2015 (Fig. 9). This decline continues under the 0% and 25% removal scenarios, until 2020, then the rate of decline slows. In the scenarios where a greater proportion of the herd is removed, there were some signs of recovery, which continues over approximately 15 years, before a new period of moderate decline is observed. Flounder biomass displays a similar pattern to that of cod (Fig. 9).

For Greenland halibut, the biomass is increasing from 1995, until removals of grey seals are initiated in 2010, then a slight dip in biomass is observed until 2020. Some recovery in Greenland halibut biomass is observed for the scenarios where few grey seals (0% and 25% scenarios) are removed (Fig. 9). However, under scenarios where 50% and 75% of the grey seal population is removed, Greenland halibut show less recovery and continue to decline to lower levels. The final biomass for all scenarios is higher than the initial biomass.

Large demersals, large pelagics and the small pelagics biomass show an increase after 2010, then a decrease until the end of the simulation (Fig. 9). This decrease is less important under the scenario with higher removal rates. For the lower trophic group (crustaceans, large zooplanktons and small zooplankton), the difference in biomass between each removal scenario is less than 5%.

Overall, grey seal removals seem to slow the decline in biomass of some group (cod, flounders, large demersals, large pelagics, piscivorous small pelagics and planktivorous small pelagics), but accentuates the decline of Greenland halibut and American plaice.



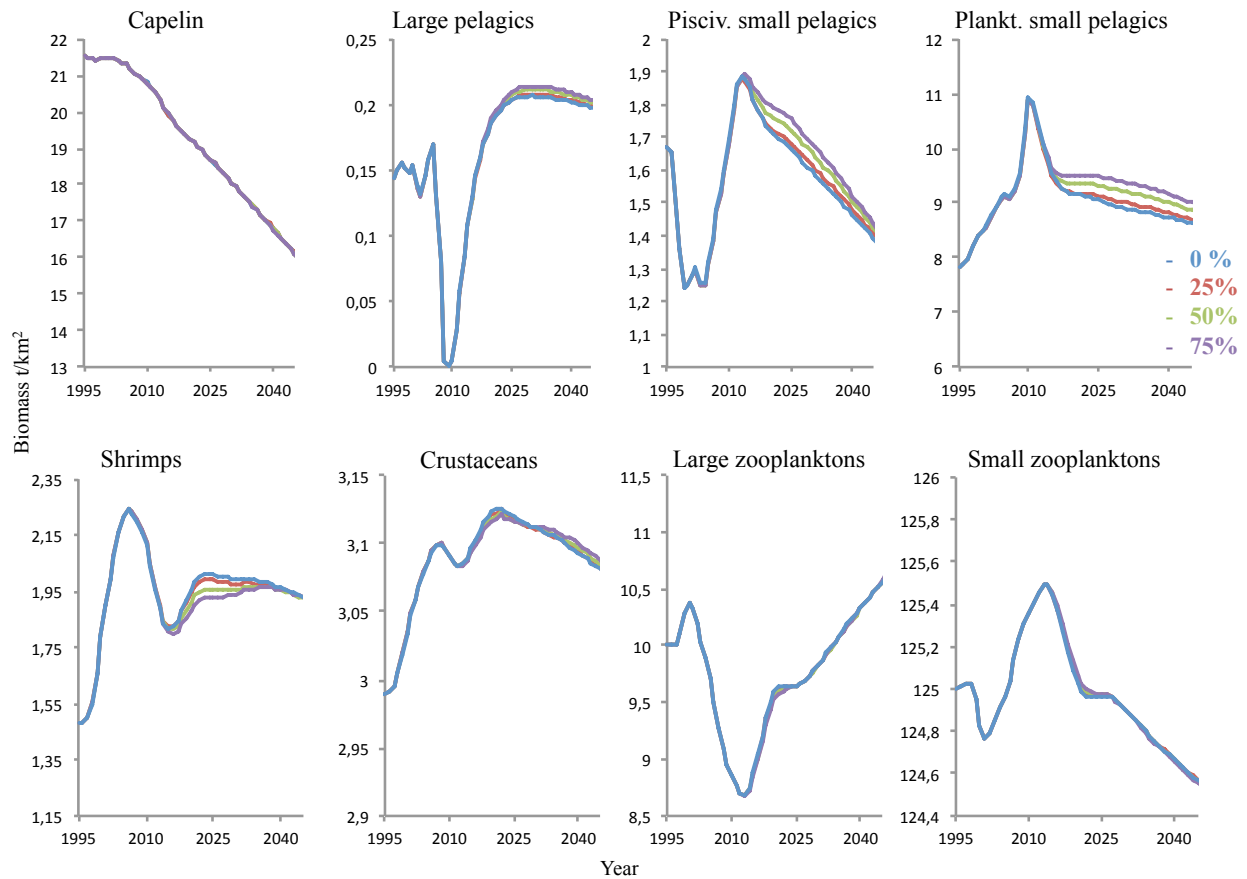


Figure 9. Trophic groups biomass for a 50-years simulation with 3 different male grey seals removal scenarios. The blue line represents a basic scenario without removal, red line represents a 25% removal of grey seal for each year, green line is a 50% removal and purple line is a 75% removal.

1.6 DISCUSSION

Balanced model

The pedigree, a quality indicator calculated by *EwE* for the 1985-2010 period, is higher than an average of 0.441, which covers about 400 models *EwE* (Morissette *et al.*, 2006). This parameter suggests a higher reliability of input data (Essington, 2007). Another indicator of model quality is the Sum of Squared (SS) deviations between predicted and measured biomass values, which were improved by adjusting the vulnerability parameters (Walters *et al.*, 1997; Christensen and Walters, 2004; Christensen *et al.*, 2008). Indeed, in the ecosystem, prey can be affected by physical mechanisms or they may adopt particular behaviours that would accentuate or limit their vulnerability to predation (Walters and Kitchell, 2001).

Model fit can be improved through adjustment of the vulnerability parameters, to reduce the total SS deviation (Skaret and Pitcher, 2016). The groups with the highest differences of SS deviation between the unbalanced and balanced model are cod, capelin and large pelagics. After adjusting the vulnerability parameters, important improvements in SS were observed, although the SS for cod remained considerably higher than for the other groups. For cod, the model appears to have difficulty fitting to the very low biomass levels observed in this stock from 2001 onwards. The high vulnerability parameters for cod, capelin and large pelagics show that biomass regulation of these groups is top down (Walters *et al.*, 1997; Christensen *et al.*, 2008).

The high values of the vulnerability parameters for this model underlines the importance of top-down regulation in this ecosystem (Benoit and Swain, 2008; Baum and Worm, 2009). As a result, male grey seal predation influences the biomass of their prey and any variation in grey seals biomass will affect them.

Cod

Fish harvesting is known to reduce body size of the harvested stock. This size reduction can affect the trophic structure because as the fish are smaller, they are more vulnerable to predators. Therefore the group downgrades in the trophic system and becomes more vulnerable to top-down effects (Shackell *et al.*, 2009). It will also be exposed to new competitors. After changes that occurred in the ecosystem in the 1990s, cod are now smaller and they now be found at a lower trophic level that is more sensitive to predation. Although cod was considered to be an important predator in northern ecosystems (Frank *et al.*, 2005), their vulnerability to predation is now relatively high, as indicated by the model. At the same time that cod biomass and size frequency distribution has declined, predation by grey seals has also increased since over the last five decades (DFO, 2011) and currently is estimated to account for 50% of natural mortality among larger cod, making them an important driver in the non-recovery of cod (Swain and Chouinard, 2008; Bundy *et al.*, 2009).

In addition to their vulnerability to predation by male grey seals, cod also compete with them for prey such as capelin, flounders and planktivorous small pelagic fish. Such negative interactions with an opportunist group can easily accentuate the negative condition of a stock (Bundy *et al.*, 2009; DFO, 2011). Moreover, in recent years, there has been a redistribution of cod within the southern gulf, in response to combined factors of water temperature and threat of predation from grey seals (Swain *et al.*, 2015).

Diet scenarios

The exploration of different grey seal diet scenarios was carried out as a sensitivity analysis. The variation in this parameter according to different simulations allows a better understanding of its impact on trophic relationships (DeAngelis, 1975). The analysis was completed using a base diet, and two extreme diets.

Compared to the baseline scenario, male grey seal biomass would be lower if their diet contains a high percentage of cod (second scenario). If a predator's energy source is concentrated on only one group, and they are unable to adapt their diet to a decline in their primary prey, then the predator's abundance would decline as prey abundance declines (Fryxell and Lundberg, 1994). Therefore, cod-specialized seals would be more vulnerable to fluctuations in cod biomass. However, this scenario doesn't seem to affect differently the cod biomass, in comparison to the regular diet scenario, because the increase of predation pressure by male grey seal is compensated for by the decrease of their biomass.

A higher contribution of cod to the male grey seal diet would also release predation pressure on other groups. Flounders and large demersals display a higher biomass in this scenario. On the other hand, Greenland halibut biomass is lower, because male grey seals have a positive impact on that group. Therefore, a decrease in grey seal biomass leads to a decrease in Greenland halibut biomass.

Within the low cod diet scenario, male grey seals would consume a wider range of prey species. The higher biomass under this scenario suggests that more diversified the diet of grey seal, the more they would be advantaged in terms of prey resources. Under this scenario, grey seal biomass would increase, whereas most fish of commercial interest would decrease. Indeed, flounder, large demersals, large pelagics and the small pelagics groups biomass are lower within the low cod diet scenario. This decrease in biomass between the regular and generalist diet can be explained by higher predation mortality by grey seals on these other prey. By consuming a greater diversity of species, grey seal would also compete for food with many other groups. Therefore, not only would predation on other groups increase, but competition would also increase, which are two negative interactions for many lower trophic groups (Dulvy *et al.*, 2000; Estes *et al.*, 2001). Moreover, because of the decline of intermediate trophic groups, lower trophic group biomass like shrimps and crustaceans would be higher. This increase would be the result of indirect trophic interactions (Yodzis 2001; Heithaus *et al.*, 2008).

Removal scenarios

Four different removal scenarios were simulated where a percentage of 0%, 25%, 50% and 75% of the population biomass was virtually removed each year as a harvest, between 2010 and 2045.

The simulation results concur with vulnerability parameters and show that removal of male grey seals could benefit many trophic groups; mainly species that are grey seal prey. The biomass of cod, flounders, large demersal, large pelagics, piscivorous and planktivorous small pelagics would be higher within the removal scenarios than the no removal scenario, partly because the predation pressure by grey seals would be reduced. For most of the groups, the largest difference in biomass between each scenario occurs at higher removal rates of 50% and 75%. Therefore, a removal of 50% of grey seal male population may be enough to see an increase in the biomass of many species. However, regardless of the scenario, the cod population is not able to fully recover within the model. Changes that occurred in the ecosystem over time (Bundy *et al.*, 2009) and the high natural mortality they have to deal with (Chouinard *et al.*, 2005) might prevent their biomass from recovering to reference levels. Therefore, a seal removal can be part of the solution, but other management actions are needed for further recovery.

A top predator removal could also influence competition relations. When a prey group increase following the removal of a predator, it might bring a higher competition pressure for a third specie (Estes *et al.*, 2001). Greenland halibut biomass would decrease after a removal because male grey seals have a positive impact on this group. By eating their main competitor (i.e. cod), grey seals could allow them to have more food resources. If the grey seal population is reduced, other competitors would increase and this would have a negative impact on the feeding success of Greenland halibut.

In addition to a change in competition relations, many studies show that intermediate predators might become more important when a top predator declines and induce a shift in dominance of the ecosystem (Yodzis 2001; Heithaus *et al.*, 2008). Piscivorous and

planktivorous small pelagic groups biomass would be larger after a reduction in male grey seal biomass due to direct and indirect interactions. The biomass of these groups is already more important in the system than the biomass of other large fish group since the collapse of ground fish (Carscadden *et al.*, 2001; Savenkoff *et al.*, 2007). This dominance of the fish community structure by small fish would be conserved after a grey seal removal in the southern Gulf of St. Lawrence.

The planktivorous small pelagic group includes species such as Atlantic herring (*Clupea harengus*) (Savenkoff *et al.*, 2004), which can affect cod recruitment by preying on larval cod (Swain and Sinclair, 2000). A depensatory effect could occur with an increase of this intermediate predator population (Walters and Kitchell, 2001; Bundy and Fanning, 2005; Bundy *et al.*, 2009), which may limit full recovery of cod after a grey seal removal was carried out. Thus an adjustment in quotas on for example herring may be required to reduce herring predation on larval cod, but this scenario was not examined in this study.

Other commercially important species would benefit from a grey seal removal. Witch flounder (*Glyptocephalus cynoglossus*; part of the “Flounders” trophic group), white hake (*Urophycis tenuis*), black dogfish (*Centroscyllium fabricii*), marlin spike grenadier (*Nezumia bairdi*) and Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) (all from the “large demersals” group) would be expected to increase after a reduction in grey seal numbers. These species represent some of high-quality stock of the ecosystem (Savenkoff *et al.*, 2004).

1.7 CONCLUSION

Diet simulations showed the multiple impacts that grey seal can have on other trophic groups. If their diet is more diversified, there would be less predation pressure directed on a single group, but their biomass might increase and so, the predation pressure would increase globally. On the other hand, if they have a more specialised diet, their biomass would fluctuate accordingly to their principal prey abundance, ultimately, leading to a decrease in both grey seal abundance and that of their primary prey. These scenarios illustrate how diet inputs can drive different dynamics in the simulations, and underline the complexity of the role of grey seals in the southern Gulf ecosystem. Because of the sensitivity of certain parameters, their impact and resilience in the ecosystem might be greater than what these simulations can describe.

The removal of grey seals did not seem to be sufficient for the complete recovery of large cod or any other fish species in the system. For cod, this could be explained by the high rate of natural mortality on cod and a shift in dominance in the ecosystem. When grey seals are removed, fish from the pelagic group, which are more important than cod in terms of biomass in the fish community, would increase in biomass under the different removal scenarios. If these fish are feeding on larval cod, then it is likely that this predation is limiting cod recovery. Additional management actions such as increased fishing on these groups may create more favourable conditions for cod recovery.

These findings appear to be supported to some extent by past events. During the 1970s, the southern Gulf cod crashed. This was followed by a rapid recovery to peak levels by the mid-1980s under a regime of continued commercial fishing. However, at that time, the grey seal population in Atlantic Canada probably numbered less than 50,000 animals (compared to a current abundance of 400,000). Herring stocks were also quite low. These conditions are similar to those needed to ensure cod recovery from the *EwE* simulations completed in this study.

CONCLUSION

Relations trophiques du 4T

Les résultats obtenus au cours de cette maîtrise ont permis de démontrer que les phoques gris pourraient avoir un impact négatif important sur plusieurs groupes trophiques de l'écosystème, notamment les morues. D'abord, la mortalité naturelle des morues est élevée depuis les changements de dominance qui ont eu lieu dans les années 1990 et ceci pourrait être l'une des causes du non-retour des stocks (Chouinard *et al.*, 2005; Swain et Chouinard, 2008). La mortalité des morues obtenue grâce au modèle démontre que la prédation est l'une des sources importantes de mortalité (Fig. 6). La morue qui était un prédateur important dans l'écosystème a été remplacé par d'autres prédateurs tel que les phoques (Frank *et al.*, 2005; Savenkoff *et al.*, 2007; Bundy *et al.*, 2009). Les phoques gris mâles représentent une portion important de la prédation envers les morues. Également, le schéma représentant les échanges d'énergie dans l'écosystème (Fig. 5) de même que la matrice des impacts relatifs (Fig. 7), démontrent que les morues sont en compétition avec plusieurs groupes trophiques pour les ressources alimentaires, dont les phoques gris mâles. Les relations de prédation et de compétition que le phoques gris entretient avec la morue sont deux relations pouvant avoir des répercussion négative sur la biomasse des morues (Sih *et al.*, 1985; Heithaus *et al.*, 2008).

De plus, le paramètre de vulnérabilité démontre que les phoques exercent un contrôle descendant sur la biomasse de leur proie. La valeur élevée du paramètre indique qu'une variation de la biomasse du prédateur pourrait avoir des répercussions sur la biomasse des proies (Walters *et al.*, 1997). Ainsi, les morues et autres poissons de fonds pourraient être

influencés par la dynamique de leur prédateur car ce paramètre est élevé pour ces groupes (Tableau 2).

Régime alimentaire

Le régime alimentaire des phoques gris étant une source de variation importante dans la littérature (Savenkoff *et al.*, 2004; Trzcinski *et al.*, 2009; CCRH, 2011), une analyse de sensibilité a été réalisée afin de connaître l'impact que pourrait avoir différents régimes alimentaires des phoques gris sur la dynamique de l'écosystème. Les résultats obtenus démontrent qu'un régime alimentaire concentré en morue serait néfaste pour les phoques gris mâles (Fig. 8). Leur biomasse diminuerait et celle des morues serait plus élevée que dans le cas du scénario de base. Ceci peut être expliqué par le fait qu'un prédateur s'alimentant sur un seul groupe trophique qui est peu abondant diminue ses chances d'obtenir l'énergie nécessaire permettant à la population de croître (Fryxell et Lundberg, 1994). Ainsi, la faible biomasse des morues pourrait limiter la croissance de la population de phoque gris. Contrairement aux phoques, d'autres groupes trophiques ayant un intérêt commercial augmenterait. La diète spécialisée des phoques pourrait contribuer à limiter la compétition entre les phoques gris et les autres groupes trophiques, leur permettant ainsi d'avoir accès à une ressource alimentaire plus abondante.

Par contre, si les phoques gris ont un régime alimentaire diversifié, l'impact de leur prédation serait plus répandu et il y aurait plus de probabilité que leur régime alimentaire chevauche celui d'autres groupes trophiques. Ainsi, les phoques gris mâles entretiendraient plus de relations trophiques négatives, soit la compétition et la prédation, avec des plusieurs groupes trophiques différents (Schmitz, 2007). Par conséquent, les phoques gris pourraient être avantagés grâce à la diversité de la ressource alimentaire disponible (Fryxell and Lundberg, 1994). Leur biomasse augmenterait tandis que celle de la plupart des autres stocks serait plus faible que dans le cas du scénario de base. Un régime alimentaire diversifié permettrait également à l'écosystème d'être plus résilient dans le cas de la variation de biomasse d'un prédateur (Heithaus *et al.*, 2008; Baum et Worm, 2009). Un

autre prédateur prendra la place du prédateur en déclin et donc, la régulation de la biomasse des populations de proies sera maintenue. Ainsi, si les phoques gris ont un régime alimentaire plus diversifié, non seulement leur biomasse serait plus importante, mais une diminution de leur population aurait peu d'effet sur la biomasse des groupes trophiques sous-jacents.

Retrait stratégique

Les résultats obtenus grâce aux simulations de retraits stratégiques démontrent que la biomasse de plusieurs stocks de poissons pourrait augmenter à la suite d'un retrait. La biomasse des morues, des plies, des grands poissons démersaux, des capelans, des grands pélagiques, des petits pélagiques piscivores et planctonophages devrait augmenter comparativement au scénario sans retrait. En diminuant la biomasse de la population de phoques gris, ce retrait permettrait de diminuer la pression de prédation sur les groupes de proies (DFO, 2011), ce qui explique que l'augmentation serait plus prononcée pour les proies directes. Par contre, aucun de ces scénarios ne permettrait de retrouver le niveau de biomasse de la morue avant les années 1990.

Les petits poissons pélagiques piscivores et planctonophages qui sont des prédateurs intermédiaires (Yodzis, 2001; Heithaus *et al.*, 2008), seraient plus abondants à la suite d'une réduction de la biomasse des prédateurs supérieurs, même si la biomasse tend à diminuer pour tous les scénarios. Ces groupes trophiques ont déjà été avantagé par les changements de dominance qui ont eu lieu dans l'écosystème durant les dernières décennies (Savenkoff *et al.*, 2007) et leur importance en terme de biomasse au niveau des communautés ichtyologiques demeurerait importante. Par contre, ces groupes incluent des espèces tel que le Hareng atlantique qui se nourrit d'œufs de morues. Ces groupes peuvent donc induire un effet de dépression car ils limitent le recrutement des stocks de morues (Walters and Kitchell, 2001; Bundy and Fanning, 2005; Bundy *et al.*, 2009). Ce phénomène peut en partie expliquer pourquoi les stocks de morues ne sont pas revenus mais également pourquoi la morue n'augmenterait pas aussi rapidement que les modèles le prévoient.

D'autre part, ces scénarios de retrait démontrent qu'une diminution de la biomasse des phoques gris mâles favoriserait l'augmentation de plusieurs stocks d'intérêt commerciaux comme la merluche blanche, la plie grise et maquereau atlantique. Par contre, ces scénarios démontrent aussi que le flétan du Groenland diminuerait à la suite d'un retrait de phoques gris. En effet, les phoques gris mâles ont un effet bénéfique sur ce groupe car il consomme leur principal compétiteur, la morue. Ainsi, le flétan du Groenland serait désavantagé par un retrait.

Finalement, l'écosystème du Sud du Golfe du Saint-Laurent a connu plusieurs perturbations durant les dernières décennies et l'augmentation rapide de la population des phoques gris est l'une de ces conséquences. En connaissant mieux les interactions entre les prédateurs et les proies, il devient plus facile d'anticiper les répercussions indirectes suite à un retrait d'un prédateur supérieur. Afin d'éviter ces conséquences, les variations de biomasse d'espèces ciblées et non-ciblées pourraient être utilisées en tant que ressources alternatives et ainsi, favoriser une exploitation durable des ressources en libérant la pression de pêche sur des stocks déjà amoindris. Une gestion par approche écosystémique permettrait donc d'exploiter le milieu en respectant la dynamique de l'écosystème.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andersen, K.H., M. Pedersen, 2009. Damped trophic cascades driven by fishing in model marine ecosystems. *The Royal Society*, 277: 795-802
- Bax, N.J., 1998. The significance and prediction of predation in marine fisheries. *ICES. J. Mar. Sci.* 55: 997–1030.
- Baum J, B. Worm, 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *J. Anim. Ecol.* 78: 699-714
- Beck, C.A., S. J. Iverson, W. D. Bowen and W. Blanchard, 2007. Sex differences in grey seal diet reflect seasonal variation in foraging behaviour and reproductive expenditure: evidence from quantitative fatty acid signature analysis. *J. An. Ecol.* 76, 490–502.
- Benoît, H.P., M.O. Hammill and D.P. Swain, 2011. Estimated consumption of southern Gulf of St. Lawrence cod by grey seals: bias, uncertainty and two proposed approaches. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.*, 2011/041: iv + 29 p.
- Benoît, H. P., D. P. Swain, and M. O. Hammill, 2011a. Seasonal patterns in the spatial overlap of southern Gulf cod and grey seals, with a discussion of sources of error and possible bias. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2011/018 : iv + 16 p.
- Bowen, W.D., 1997. Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 158 : 267–274.
- Bousquet N., N. Cadigan, T. Duchesne, and L.-P. Rivest, 2010. Detecting and correcting underreported catches in fish stock assessment: trial of a new method. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 67: 1247–1261.

- Bundy A, L.P. Fanning, 2005. Can Atlantic cod (*Gadus morhua*) recover? Exploring trophic explanations for the non-recovery of the cod stock on the eastern Scotian Shelf, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 1474–1489.
- Bundy A., J.J. Heymans, L. Morissette and C. Savenkoff, 2009. Seals, cod, and forage fish: a comparative exploration of variations in the theme of stock collapse and ecosystem change in four Northwest Atlantic ecosystems. *Prog. In Oc.* 81 : 188-206.
- CCRH, 2011. Vers le rétablissement des poissons de fond et d'une pêche durable dans l'est du Canada. Rapport pour le ministre des Pêches et des Océans, 81 p.
- Carscadden, J. E., K. T. Frank, W. C. Leggett, 2001. Ecosystem changes and the effects on capelin (*Mallotus villosus*), a major forage species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 73–85
- Chapin III, F.S, P. A. Matson, H. A. Mooney, 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer-Verlag New York, 398p.
- Chouinard, G.A., D.P. Swain, M.O. Hammill, G.A. Poirier, 2005. Covariation between grey seal (*Halichoerus grypus*) abundance and natural mortality of cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 1991-2000.
- Christensen, V., C.J. Walters, 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.* 172: 2-438.
- Christensen, V., C.J. Walters, D. Pauly and R. Forrest, 2008. Ecopath with Ecosim version 6 - User Guide. Lenfest Ocean Futures Project. 235 p.
- Cochrane, K.L., 2005. Guide du gestionnaire des pêcheries : Les mesures d'aménagement et leur application, FAO DOCUMENT TECHNIQUE SUR LES PÊCHES 424, Rome, 244 p.
- Coll, M., A. Bundy and L.J. Shannon, 2009. Chapter 8. Ecosystem Modelling Using the Ecopath with Ecosim Approach. *Computers in Fisheries Research*, 2nd ed., Spring. *Sci. Bus. Med.*, 225-291 pp.

- Creel, S., D. Christianson, 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends Ecol. Evol.* 23, 194–201.
- Daskalov, G. M., 2002. Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 225, 53–63.
- DeAngelis D.L., R.A. Goldstein and R.V. O'Neil, 1975. A model for trophic interaction, *Ecol.* 56: 881-892.
- DFO, 2010. Assessment of Atlantic herring in the southern Gulf of St. Lawrence (NAFO Div. 4T). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep., 2010/023 : 19 p.
- DFO, 2011. Impacts of Grey Seals on Fish Populations in Eastern Canada. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep., 2010/071: 48.
- Dufour, R., P. Ouellet, 2007. Estuary and Gulf of St. Lawrence marine ecosystem overview and assessment report. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2744E: vii + 112 p.
- Dulvy, N. K., J. D. Metcalfe, J. Glanville, M. G. Pawson and J. D. Reynolds, 2000. Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. *Conserv. Biol.* 14 (1): 283-293.
- Espinosa-Romero, M. J., E. Gregr, C. J. Walters, V. Christensen, and K. M. A. Chan, 2011. Representing mediating effects and species reintroductions in Ecopath with Ecosim. *Ecol Model*, 222(9), 1569–1579.
- Essington, T. E., 2007. Evaluating the sensitivity of a trophic mass-balance model (Ecopath) to imprecise data inputs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64: 628–637.
- Estes, J., K. Crooks, R. D. Holt and A. L. Simon, 2001. Predators, Ecological role of. *Encyclopedia of Biodiversity*. New York, Elsevier: 857-878.
- Fogarty, M. J., and S. A. Murawski, 1998. Large-scale disturbance and the structure of marine system: fishery impacts on Georges Bank. *Ecol. Appli.* 8:6-22.

- Frank, K.T., B. Petrie, J. S. Choi, W.C. Leggett, 2005. Trophic Cascades in a Formerly Cod-Dominated Ecosystem. *Sci.* 308: 1621.
- FRCC, 2004. 2004 / 2005. Conservation Requirements for Groundfish Stocks in the Gulf of St. Lawrence (April 2004) (FRCC. 2004. R. 3) Available at: <http://www.frcc.ca/index.htm>
- Fryxell, J. M., P. Lundberg, 1994. Diet choice and predator-prey dynamics. *Evol. Ecol.* 8(4): 407-421.
- Gerber, L. R., L. Morissette, K. Kaschner, and D. Pauly, 2009. Should Whales Be Culled to Increase Fishery Yield. *Sci.* 323, 5916 : 880–881.
- Hairston, N. G., F. E. Smith, and L. B. Slobodkin, 1960. Community structure, population control and competition. *Am. Nat.* 94 : 421-425.
- Hammill, M. O., 2011. Feeding of grey seals in the Southern Gulf of St. Lawrence. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc., 2010/130: iv + 27p.
- Hammill, M.O., G. B. Stenson, 2000. Estimated prey consumption by Harp seals (*Phoca groenlandica*), Hooded seals (*Cystophora cristata*), Grey seals (*Halichoerus grypus*) and Harbour seals (*Phoca vitulina*) in Atlantic Canada. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, Vol. 26.
- Halliday, R.G., A. T. Pinhorn, 1990. The Delimitation of Fishing Areas in the Northwest Atlantic. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, Vol. 10.
- Halliday, R. G., A. T. Pinhorn, 2009. The roles of fishing and environmental change in the decline of Northwest Atlantic groundfish populations in the early 1990's. *Fish. Res.*, 97:163-182.

- Harvey, V., M. Hammill, and D. Swain, 2011. Summer Overlap Between a Central-place Forager And Its Prey in the Southern Gulf of St. Lawrence. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2010/131. vi + 46 p.
- Heithaus, M. R., A. Frid, A. J. Wirsing and B. Worm, 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecol. and Evol.* 23(4): 202-210.
- Heymans, J. J., K. L. Howell, M. Ayers, M. T. Burrows, J. D. M. Gordon, E. Jones and N. Neat, 2011. Do we have enough information to apply the ecosystem approach to management of deep-sea fisheries? An example from the West of Scotland. *ICES, J. Mar. Sci.*, 68(2): 265-280.
- Hilborn, R., C. J. Walters, 1991. *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman & Hall, 570 p.
- Larkin, P. A., 1996. Concepts and issues in marine ecosystem management. *Rev. Fish. Biol. Fisher.*, 6 (2) :139-164.
- Lesage, V., J.-F. Gosselin, M. Hammill, M. C. S. Kingsley and J. Lawson, 2007. Ecologically and biologically significant areas (EBSAs) in the estuary and Gulf of St. Lawrence: a marine mammal perspective. DFO. Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc., 2007/046, 96 p.
- Lindgren, M., R. Diekmann, C. Möllmann. 2010. Regime shifts, resilience and recovery of a cod stock. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 402: 239–253.
- Link, J.S., 2002. Does food web theory work for marine ecosystems? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 230, 1–9.
- Link, J. S., 2010. *Ecosystem-Based Fisheries Management: Confronting Tradeoffs*. Cambridge University Press, 207p.
- Ludwig, D., R. Hilborn and C. Walters, 1993. Uncertainty, resource exploitation, and conservation: lessons from history. *Sci.* 260: 17-36.

- McClelland, G., D. P. Swain, and É Aubry, 2011. Recent trends in abundance of larval anisakine parasites in southern Gulf of St. Lawrence cod (*Gadus morhua*), and possible effects of the parasites on cod condition and mortality. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2011/038. iv + 30 p.
- McQueen, D.J., J. R. Post and E. L. Mills, 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1571-1581.
- Morissette, L., M. Castonguay, C. Savenkoff, D. P. Swain, D. Chabot, H. Bourdages, M. O. Hammill, J. M. Hanson, 2009. Contrasting changes between the northern and southern Gulf of St. Lawrence ecosystems associated with the collapse of groundfish stocks. *Deep-Sea Research II*, 56 : 2117–2131.
- Morissette, L., V. Christensen and D. Pauly, 2012. Marine Mammal Impacts in Exploited Ecosystems: Would Large Scale Culling Benefit Fisheries? *PLoS ONE* 7(9): e43966.
- Morissette, L., M. O. Hammill, 2011. A preliminary evaluation of the impacts of Grey Seal, *Halichoerus grypus*, predation on the 4T ecosystem and possible effects of their removal on cod recovery. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2011/016. iv + 27 p.
- Morissette, L., M. O. Hammill and C. Savenkoff, 2006. The trophic role of marine mammals in the Northern Gulf of St. Lawrence. *Mar. Mammal. Sci.* 22: 74-103.
- MPO, 2009. Compte rendu de l'atelier national sur les répercussions des phoques sur les populations de poissons dans l'est du Canada (2ieme partie); du 24 au 28 novembre 2008. *Secr. can. de consult. sci. du MPO*, 2009/020: x + 126 p.
- Murawski, S. A., J. S. Idoine, 1992. Multispecies size composition: a conservative property of exploited fishery systems? *J. N. Atl. Fish. Sci.* 14: 79-85.
- Myers, R. A., B. Worm, 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nat.* 423: 280–283.

- Myers, R. A., J. K. Baum, T. D. Shepherd, S. P. Powers and C. H. Peterson, 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Sci.* 315: 1846-1850.
- O'Boyle R., M. Sinclair, 2012. Seal–cod interactions on the Eastern Scotian Shelf: Reconsideration of modelling assumptions. *Fish. Res.* 115-116: 1-1.
- Pace, M. L., J. J. Cole, S. R. Carpenter and J. F. Kitchell, 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, 14 : 483-488.
- Pauly, D. 1984. Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators. *ICLARM Studies and Reviews* 8, 325 p.
- Pauly, D., V. Christensen, S. Guénette, T. J. Pitcher, U. R. Sumaila, C. J. Walters, R. Watson and D. Zeller, 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, 418: 685-695.
- Pauly, D., V. Christensen and C. Walters, 2000. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. – *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 697-706.
- Plagányi, É. E, 2007. Models for an ecosystem approach to fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper*, 477: 108 pp.
- Plagányi, É. E. 2013. Fitting the puzzle-modeling species interactions in marine ecosystems. *B. Mar. Sci.* 89 (1): 397–417
- Plagányi, É. E and D. S. Butterworth, 2004. A critical look at the potential of ECOPATH with ECOSIM to assist in practical fisheries management. *Afr. J. Mar. Sci.*, 26: 261-287.
- Plourde, S., P. Joly, J.A. Runge, B. Zarkardjian and J. Dodson. 2001. Life cycle of *Calanus finmarchicus* in the lower St. Lawrence Estuary: the imprint of circulation and late timing of the spring phytoplankton bloom. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 647-658.
- Polis, G. A., 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86: 3-15.
- Polovina, J. J., 1984. Model of a coral reef ecosystem I. The ECOPATH model and its

application to French Frigate Shoals. *Cor. R.* 3: 1-11.

Punt, A. E., D. S. Butterworth, 1995. The effects of future consumption by the Cape fur seal on catches and catch rates of the Cape hakes. 4. Modelling the biological interaction between Cape fur seals *Arctocephalus pusillus* and the Cape hakes *Merluccius capensis* and *M. paradoxus*. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 16: 255-285.

Ripple, W. J., R. L. Beschta, 2004. Wolves and the ecology of fear: Can predation risk structure ecosystems? *Biosci.* 54: 755-766.

Ripple, W. J., R. L. Beschta. 2005. Linking wolves and plants: Aldo Leopold on trophic cascades. *Biosci.* 55: 613-621.

Savenkoff, C., H. Bourdages, D. P. Swain, S.-P. Despatie, J. M. Hanson, R. Méthot, L. Morissette and M.O. Hammill, 2004. Input data and parameter estimates for ecosystem models of the southern Gulf of St. Lawrence (mid-1980s and mid-1990s). *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2529: vi+105.

Saucier, J.-F., F. Roy, D. Gilbert, P. Pellerin and H. Ritchie. 2003. Modelling the formation of water masses and sea ice in the Gulf of St. Lawrence. *J. Geophys. Res.* 108(C8): 3269-3289.

Schmitz, O. J., 2007. Predator diversity and trophic interactions. *Ecology* 88: 2415-2426.

Schmitz, O. J., P. A. Hamback and A. P. Beckerman, 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants. *Ameri. Nat.* 155: 141-153.

Shackell, N. L., K. T. Frank, J. A. D. Fisher, B. Petrie and W. C. Leggett, 2009. Decline in top predator body size and changing climate alter trophic structure in an oceanic ecosystem. *Proc. R. Soc. B.* 277: 1353–1360.

- Sih, A., 1984. The behavioral response race between predator and prey. *Ameri. Nat.* 123: 143-150.
- Sih, A., P. H. Crowley, M. A. McPeck, J. W. Petranka, and K. Strohmeier, 1985. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Ann. Rev. of Ecol. and Sys.*, 16: 269–312.
- Skaret, G. and T. J. Pitcher, 2016. An Ecopath with Ecosim model of the Norwegian Sea and Barents Sea validated against time series of abundance. *Fisk. Og Hav.* 7:33
- Starr, M., L. St-Amand, L. Devine and L. Bérard-Therriault. 2003. État du phytoplancton dans l'Estuaire et le Golfe du Saint-Laurent en 2002. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2003/103.
- Swain, D.P., 2011. Life-history evolution and elevated natural mortality in a population of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Evol. App.*, 4:18-29.
- Swain, D. P., H. P. Benoît, M.O. Hammill, G. McClelland, and É. Aubry, 2011. Alternative hypotheses for causes of the elevated natural mortality of cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St. Lawrence: the weight of evidence. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2011/036. iv + 33 p.
- Swain, D. P., H. Benoit and M.O. Hammill, 2015. Spatial distribution of fishes in a Northwest Atlantic ecosystem in relation to risk of predation by a marine mammal. *J. of Anim. Ecol.* 1365-2656.
- Swain, D. P., G. A. Chouinard, 2008. Predicted extirpation of the dominant demersal fish in a large marine ecosystem: Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 65: 2315-2319.
- Swain, D. P., A. F. Sinclair, 2000. Pelagic fishes and the cod recruitment dilemma in the Northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57: 1321–1325
- Trzcinski, M. K., R. Mohn, and W.D. Bowen, 2009. Estimating the impact of grey seals on the

- Eastern Scotian Shelf and Western Scotian Shelf cod populations. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2009/052. viii + 19 p.
- Walker, P.A., H. J. L. Heessen, 1996. Long-term changes in ray populations in the North Sea. International Council for Exploration of the Seas, J. of Mar. Sc. 53: 1085-1093.
- Walters C., J. F. Kitchell, 2001. Cultivation/depensation effects on juvenile survival and recruitment: Implications for the theory of fishing. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58: 39–50.
- Walters, C., F. Juanes, 1993. Recruitment limitation as a consequence of natural selection for use of restricted feeding habitats and predation risk taking by juvenile fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50: 2058–2070.
- Walters, C., V. Christensen and D. Pauly, 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic massbalance assessments. Rev. in Fish Biol. and Fisher. 7(2): 139–172.
- Walters, C., D. Pauly, V. Christensen, 1999. Ecospace: prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. Ecosyst. 2: 539-554.
- Walters, C. J., S. J. D. Martell, 2004. Fisheries ecology and management. Princeton University Press, 399p.
- Yodzis, P., 2000. Diffuse effects in food webs. Ecol. 81: 261-266.
- Yodzis, P., 2001. Culling predators to protect fisheries: a case of accumulating uncertainties-response. Trends Ecol. Evol. 16: 282–283.

