



Université du Québec
à Rimouski

**Modélisation de l'habitat potentiel des proies du fou de Bassan
(*Morus bassanus*) en période de reproduction dans l'estuaire et
le golfe du Saint-Laurent**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

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

PAR

© LUCIE DE CHAMPLAIN

Novembre 2017

Composition du jury :

Christian Nozais, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Magella Guillemette, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

François Bolduc, codirecteur de recherche, Environnement Canada

Dominique Robert, examinateur externe, Université du Québec à Rimouski

Dépôt initial le 13 septembre 2016

Dépôt final le 22 novembre 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.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mes directeurs de recherche Magella Guillemette et François Bolduc de m'avoir offert cette opportunité et accordé leur confiance. Merci de m'avoir guidé tout au long de cette aventure. Merci à tous les partenaires qui se sont greffés à ce projet au fil du temps et m'ont permis d'utiliser leurs données; Ian Mcquinn, Peter Galbraith et David Pelletier. Un merci particulier à Christian Roy pour son aide et ses conseils très précieux pour les analyses statistiques et spatiales. Finalement, merci à Dominic St-Pierre pour son soutien moral tout au long de cette aventure.

Ce projet n'aurait pas été possible sans le soutien financier des organismes suivant : le conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), le fonds de recherche du Québec — Nature et technologies (FRQNT), la fondation Marc Bourgie, la fondation de l'Université du Québec à Rimouski (UQAR).

Merci.

RÉSUMÉ

Au Québec, la colonie de fous de Bassan (*Morus bassanus*) de l'île Bonaventure a connu une mortalité massive importante des jeunes à l'été 2012. Un changement de la température de l'eau était un des facteurs pouvant expliquer ce phénomène. La température de l'eau pouvait en effet modifier la répartition de différentes espèces marines. Il en va de même pour la proie principale du fou lors du nourrissage des jeunes, le maquereau bleu (*Scomber scombrus*), qui est adapté à une fenêtre thermique précise. L'hypothèse de la relation entre la température de l'eau et la productivité du fou de Bassan n'avait pas encore été étudiée directement. L'avènement de l'utilisation de l'hydroacoustique pour déterminer la répartition des poissons procurait une occasion unique de tester directement la relation maquereau – température. Basé sur des données hydroacoustiques et de températures de l'eau des étés 2012 et 2013, un modèle spatial additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM) a été créé afin de prédire la répartition des poissons pour les étés 2008 à 2014, à l'intérieur des profondeurs exploitées par le fou. Ainsi, l'interaction longitude-latitude, liée à la température de l'eau, a affecté la répartition des poissons. On a remarqué un optimum d'abondance entre 9 et 13 °C chez les poissons avec une vessie natatoire (hareng, capelan...). L'abondance de ce groupe de poissons a eu un effet positif exponentiel sur l'abondance des poissons sans vessie natatoire (maquereau et lançon). Une variation de la répartition des poissons due à la température de l'eau a été constatée, suite à la comparaison des prédictions d'abondance des poissons entre les années. L'été 2012 se démarquait par une baisse d'abondance moyenne et une répartition plus nordique des poissons. Par conséquent, spécialement dans un contexte de réchauffement climatique, les résultats étaient cohérents avec une influence négative de la température de l'eau sur le succès de reproduction des fous de l'île Bonaventure, puisqu'une augmentation observée de la température de l'eau a modifié la répartition et l'abondance des proies du fou de Bassan.

Mots clés : température de l'eau, répartition spatiale, hydroacoustique, COZIGAM, abondance, poisson, *Morus Bassanus*, Saint-Laurent

ABSTRACT

In the province of Quebec, exceptionally high levels of chick mortality rates were observed during the summer of 2012 in the northern gannets (*Morus bassanus*) colony of Bonaventure Island. A change in the temperature of the water was one of the factors that can explain this phenomenon. Indeed, the temperature of the water could change the distribution of marine species. The same goes for the main prey of the northern gannet when feeding chick, the mackerel (*Scomber scombrus*), which is adapted to a precise thermal window. The assumption of the relationship between water temperature and northern gannet productivity has not yet been directly studied. The advent of hydroacoustics provides unique opportunity to directly test the mackerel-temperature relationship by determining fish distribution. Based on hydroacoustics and water temperature data recorded in summer 2012 and 2013, a constrained zero-inflated generalized additive models spatial model (COZIGAM) was created to predict fish distribution for summers 2008 to 2014, within depths exploited by the northern gannet. Thus, related to water temperature, longitude-latitude interaction affects the distribution of fish. For fish with a swim bladder (herring, capelin ...), there is an optimum abundance between 9 and 13 °C. The abundance of this fish group has an exponential positive effect on the abundance of the fish without swim bladder (mackerel, sandlance). A variation in the distribution of fish due to water temperature was observed, following a comparison of spatial predictions between years. Summer 2012 was marked by a mean abundance decline and a more northern distribution of the fish. Consequently, especially in a context of global warming, these results are consistent with a significant negative influence of water temperature on the breeding success of Bonaventure Island northern gannet. Indeed, an observed increase in the water temperature greatly changes the distribution and abundance of prey of the northern gannet.

Keywords: water temperature, spatial distribution, hydroacoustic, COZIGAM, abundance, fish, *Morus Bassanus*, St. Lawrence

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES FIGURES	xv
LISTE DES ANNEXES	xix
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xxi
LISTE DES SYMBOLES.....	xxiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 MODÉLISATION DE L’HABITAT POTENTIEL DES PROIES DU FOU DE BASSAN (<i>MORUS BASSANUS</i>) EN PÉRIODE DE REPRODUCTION DANS L’ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT	11
1.1 INTRODUCTION	11
1.2 MÉTHODES.....	14
1.2.1 Aire d’étude	14
1.2.2 Acquisition des données	18
1.2.3 Analyses statistiques	21
1.3 RÉSULTATS	28
1.3.1 Modèle prédictif de l’abondance des poissons, estimée à l’aide des données observées lors du relevé hydroacoustique	28
1.3.2 Prédications spatiales de la biomasse relative des poissons, selon les modèles prédictifs de l’abondance des poissons.....	39

1.4	DISCUSSION	48
1.4.1	Modèle prédictif de l'abondance des poissons, estimé à l'aide des données observées lors du relevé hydroacoustique	48
1.4.2	Prédictions spatiales de la biomasse relative des poissons, selon le modèle prédictif de l'abondance des poissons	50
1.5	CONCLUSION	53
	CONCLUSION GÉNÉRALE	55
	ANNEXES	57
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	63

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : Représentation de l'estuaire maritime et du golfe du Saint-Laurent divisée en régions océaniques et la bathymétrie, modifiée d'après Galbraith *et al.* (2016). ÎB : île Bonaventure ; ● : colonie de fous de Bassan de l'île Bonaventure. Le panneau inférieur montre le détail de la bathymétrie de 0 à 100 m. 16
- Figure 2 : À gauche, climatologie des températures moyennes à la surface de la mer entre 1985 et 2010 pour la semaine du 8 au 14 août, qui représente en moyenne la semaine la plus chaude de l'année (gracieuseté de Peter Galbraith, Pêches et Océans Canada, MPO). À droite, profils verticaux moyens de la température des eaux du golfe du Saint-Laurent habituellement observée en mars et août. CIF : couche intermédiaire froide (figure modifiée d'après Galbraith *et al.*, 2016). 17
- Figure 3 : Performance du modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM) selon les valeurs d'abondance prédites par le modèle et les valeurs observées (sous forme logarithmique) des poissons sans vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) à une profondeur de 10 à 40 m dans l'estuaire marin et le golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013. La mesure NASC représente une biomasse relative par unité de surface. Les variables explicatives du modèle pour les poissons AVN sont : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction longitude-latitude et l'année. Les variables explicatives du modèle pour les poissons SVN sont les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. La ligne pointillée représente l'adéquation parfaite des prévisions et des observations. 29
- Figure 4 : Prédictions moyennes de la probabilité de présence (θ) et d'abondance NASC (μ , représente une biomasse relative par unité de surface) des poissons sans vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) pour une profondeur de 10 à 40 m dans l'estuaire marin et le golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013, selon différentes variables explicatives d'un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). Les variables du modèle pour les poissons AVN étaient : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction longitude-latitude et l'année. Les variables du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. Les ombrages gris et bleu correspondent à un intervalle de confiance de 95 %. 35
- Figure 5 : Prédictions moyennes de la probabilité de présence (θ) et d'abondance NASC (μ , représente une biomasse relative par unité de surface) des poissons sans

vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) pour une profondeur de 10 à 40 m dans l'estuaire marin et le golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013, selon l'interaction de la latitude-longitude d'un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). Les variables explicatives du modèle pour les poissons AVN étaient : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction longitude-latitude et l'année. Les variables explicatives du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. La coordonnée 0,0 représente le centre de la zone d'étude..... 37

Figure 6 : Prédictions moyennes de la probabilité de présence (θ) et d'abondance NASC (μ , représente une biomasse relative par unité de surface) des poissons sans vessie natatoire (SVN) pour une profondeur de 10 à 40 m dans l'estuaire marin et le golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013, selon la variable de la prédiction des mesures NASC des poissons avec une vessie natatoire (AVN) d'un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). Les variables explicatives du modèle étaient : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction longitude-latitude, l'année et la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. Les ombrages gris correspondent à un intervalle de confiance de 95 % 38

Figure 7 : Cartographie du pourcentage de la variation spatiale, $\Delta V\%$, des prédictions de la biomasse relative moyenne, NASC, des poissons sans vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) à une profondeur de la colonne d'eau de 0 à 10 m dans l'estuaire marin et le golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013, selon un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). Les variables explicatives du modèle pour les poissons AVN étaient : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction de la longitude et de la latitude et l'année. Les variables explicatives du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction NASC des poissons AVN. Une résolution de 8 km² est utilisée. Les polygones rouges correspondent au quantile de 5 % des valeurs les plus élevées et les verts au quantile de 5 % des valeurs les plus faibles..... 41

Figure 8 : Cartographie des prédictions d'abondances relatives moyennes $\mu_{max}(\mu)$ des poissons sans vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) pour la couche du 0-10 m de profondeur de l'estuaire marin et du golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2008 à 2014, selon un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). μ représente une biomasse relative par unité de surface appelée NASC. Les variables explicatives du modèle pour les poissons AVN

étaient : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction de la longitude et de la latitude et l'année. Les variables explicatives du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. Une résolution de 8 km² est utilisée. Les polygones rouges correspondent au quantile de 5 % des valeurs les plus élevées.44

LISTE DES ANNEXES

- Annexe I : Suivi de la productivité de la colonie de fous de Bassan de l'île Bonaventure au cours des étés 2008 à 2014. *Succès de ponte* : nombre de nids avec pontes / nombre de nids suivis ; *Succès d'éclosion* : nombre d'œufs éclos / nombre de nids avec ponte ; *Succès à l'envol* : nombre de poussins atteignant l'âge du premier envol* / nombre d'œufs éclos ; *Productivité nette maximale* : nombre de poussins atteignant l'âge du premier envol / nombre de nids avec ponte (Bergeron et Seyer, 2012; Nadeau Fortin, 2012; Seyer, 2013; Maynard *et al.*, 2014; Seyer, 2014).57
- Annexe II : Exemples de la climatologie des températures de l'eau moyennes par intervalles de 2 m de profondeur de l'estuaire marin et du golfe du Saint-Laurent pour les mois d'août et septembre 2012 (à gauche) et 2013 (à droite).58
- Annexe III : Cartographie de la position des données acoustiques des poissons pour la couche du 10-40 m de profondeur de l'estuaire marin et du golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013 (en haut), 2012 (en bas, à gauche) et 2013 (en bas, à droite). Une grille de résolution de 8 km² est utilisée.61
- Annexe IV : Cartographie des prédictions d'abondance moyennes NASC (μ , représente une biomasse relative par unité de surface) des poissons sans vessie natatoire (SVN, à gauche) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN, à droite) pour la couche du 0-10 m de profondeur de l'estuaire marin et du golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013, selon un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). Les variables explicatives du modèle pour les poissons AVN étaient : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction longitude-latitude et l'année. Les variables explicatives du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. Une résolution de 8 km² est utilisée. Les polygones rouges correspondent au quantile de 5 % des valeurs les plus élevées.62

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

AVN	Avec vessie natatoire.
CIF	Couche intermédiaire froide.
COZIGAM	Modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro, « <i>constrained zero-inflated generalized additive model</i> ».
CTD	Appareil de mesure de la conductivité de l'eau, de la température de l'eau et de la profondeur, « <i>conductivity, temperature, depth</i> ».
dB	Décibel.
GAM	Modèle additif généralisé, « <i>generalized additive model</i> ».
GPS	Système de localisation mondial, « <i>global positioning system</i> ».
HCMC	Échantillonnage hamiltonien de Monte Carlo, « <i>hamiltonian Markov chain Monte Carlo</i> ».
ÎB	Île Bonaventure.
IC	Intervalle de confiance.
Î-P-E	Île-du-Prince-Édouard.
MPO	Pêches et Océans Canada.
NASC	Mesure de la biomasse relative d'organismes par unité de surface, « <i>nautical area scattering coefficient</i> » ($\text{m}^2\text{nmi}^{-2}$, aussi appelé S_A).
$\widehat{\text{NASC}}$	Prédiction du NASC.

Sv Mesure de la densité relative d'organismes (ou de l'intensité de la rétrodiffusion acoustique) par unité de volume (dB re 1 m⁻¹).

SVN Sans vessie natatoire.

LISTE DES SYMBOLES

- θ Probabilité que la mesure moyenne de la biomasse relative d'organismes par unité de surface, appelé NASC (« *nautical area scattering coefficient* », $\text{m}^2\text{nmi}^{-2}$), soit supérieure à zéro sous l'échelle logarithmique.
- $\hat{\theta}$ Probabilité prédite que la mesure moyenne de la biomasse relative d'organismes par unité de surface, appelé NASC (« *nautical area scattering coefficient* », $\text{m}^2\text{nmi}^{-2}$), soit supérieure à zéro sous l'échelle logarithmique.
- μ Moyenne de la mesure de la biomasse relative d'organismes par unité de surface, appelée NASC (« *nautical area scattering coefficient* », $\text{m}^2\text{nmi}^{-2}$), sous l'échelle logarithmique.
- $\hat{\mu}$ Moyenne de la mesure prédite de la biomasse relative d'organismes par unité de surface, appelée NASC (« *nautical area scattering coefficient* », $\text{m}^2\text{nmi}^{-2}$), sous l'échelle logarithmique.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Répartition hétérogène des ressources alimentaires en milieu marin

Les organismes sont tous soumis à une contrainte inéluctable, celle d'acquérir des ressources alimentaires qu'ils transforment en énergie ou en éléments constitutifs pour assurer leurs fonctions vitales. L'hétérogénéité spatio-temporelle dans la répartition des ressources alimentaires constitue alors une contrainte environnementale majeure (Takahashi *et al.*, 1984). Dans les écosystèmes marins, divers processus physiques, chimiques et biologiques génèrent des changements rapides des conditions environnementales (Takahashi *et al.*, 1984; Guinet *et al.*, 2001; Nel *et al.*, 2001). La température de la mer, les courants, les flux de nutriments et la turbidité affectent fortement la production de phytoplancton et la boucle microbienne, et donc l'ensemble de la chaîne trophique marine (Takahashi *et al.*, 1984; Townsend *et al.*, 2008; Brown *et al.*, 2010). En conséquence, les ressources marines se distribuent de manière hétérogène et la disponibilité des proies pour les prédateurs varie considérablement dans le temps et l'espace (Ashmole, 1971; Guinet *et al.*, 2001; Nel *et al.*, 2001; Boyd *et al.*, 2006).

Les contraintes imposées par l'environnement marin sur la recherche de nourriture sont particulièrement fortes au cours de la période de reproduction pour les oiseaux marins puisqu'ils font la navette entre la colonie (sur terre) et les zones d'alimentation (en mer) pour répondre à leurs besoins nutritionnels ainsi qu'à ceux de leur progéniture (Ashmole, 1971; Weimerskirch, 2002). Répondre aux besoins alimentaires des poussins impose des efforts supplémentaires, qui augmentent de façon substantielle les besoins énergétiques des adultes (Orians et Pearson, 1979; Carlson et Moreno, 1985; Kacelnik et Cuthill, 1990; Weimerskirch, 2002; Shaffer *et al.*, 2003; Markones *et al.*, 2010). Les voyages alimentaires peuvent durer plusieurs heures à plusieurs jours et représentent dans certains cas des déplacements de centaines de kilomètres (Kooyman GL, 1999; Prince *et al.*, 1999; Boyd *et al.*, 2006). Par

exemple, les fous de Bassan (*Morus bassanus*) de la colonie de Bass Rock, en Écosse, doublent la distance parcourue pour atteindre les zones d'alimentation et se nourrissent à plus de 360 km de leur nid certaines années (Hamer *et al.*, 2007). L'aire d'alimentation est toutefois limitée par l'obligation de regagner le nid régulièrement, car les poussins nécessitent une alimentation à des intervalles réguliers (Orians et Pearson, 1979; Carlson et Moreno, 1985; Kacelnik et Cuthill, 1990; Weimerskirch, 2002; Shaffer *et al.*, 2003; Markones *et al.*, 2010). De même, la surveillance du nid est abandonnée si la propre survie d'un parent est menacée par la famine (Orians et Pearson, 1979; Weimerskirch, 2002). Le succès reproducteur repose donc en grande partie sur la capacité des oiseaux marins à identifier les zones rentables au sein d'une zone vaste de recherche de nourriture.

Pour faire face à une modification de la répartition de leurs proies, les oiseaux marins ont développé des stratégies comportementales permettant d'apporter des réponses immédiates et réversibles aux variations de l'environnement (Lescroël et Bost, 2005; Thayer et Sydeman, 2007). Les individus peuvent accroître leur aire d'alimentation (horizontalement et verticalement) afin de suivre la répartition de leurs proies naturelles (Boyd *et al.*, 2006; Hamer *et al.*, 2007). S'ils n'ont pas la capacité de se déplacer suffisamment pour atténuer les effets des changements environnementaux, ils peuvent modifier leur régime alimentaire et exploiter de façon opportuniste des proies de rechange (Baird, 1990; Boyd *et al.*, 2006). Une limitation des ressources peut aussi provoquer une augmentation de l'activité de recherche de nourriture et une réduction du temps de repos au site de reproduction (Hamer *et al.*, 2007). Cependant, ces stratégies ne peuvent pas toujours permettre aux individus de compenser des changements dans la répartition et l'abondance des proies. Cela peut se produire lorsque les proies de remplacement (déchets de la pêche, par exemple) possèdent une valeur nutritive insuffisante, si la proie habituelle est située au-delà de la portée maximale de la recherche de nourriture d'une espèce (répartition verticale et horizontale) ou lors de perturbations anthropiques telles que les changements climatiques (Batchelor et Ross, 1984; Pichegru *et al.*, 2007; Grémillet *et al.*, 2008). Les adultes peuvent alors connaître des difficultés à nourrir leurs jeunes et leur propre survie peut être affectée.

L'influence de la température de l'eau sur la répartition des ressources alimentaires des oiseaux marins

La température exerce un contrôle majeur sur la répartition et l'activité des organismes marins. Les variations de la température de l'eau ont donc des conséquences importantes sur les ressources des oiseaux marins. Chez certaines espèces de poissons, les mouvements migratoires, les périodes de reproduction, le taux de fécondité et le taux de survie des larves s'avèrent modifiés par l'augmentation ou la diminution des températures de l'eau (Rijnsdorp *et al.*, 2009). De légers changements dans le régime thermique des mers peuvent aussi induire des bouleversements dans les répartitions spatio-temporelles (horizontales et verticales) des proies, comme une modification des aires de répartition (extension, réduction, extinction locale) ainsi qu'une variation de l'abondance des populations (Rijnsdorp *et al.*, 2009; Astthorsson *et al.*, 2012).

En effet, des anomalies de température de l'eau de surface retardent fortement la migration côtière pour le frai du capelan (*Mallotus villosus* ; Nakashima, 1994). Également, Nye *et al.* (2009) ont confirmé l'hypothèse que les changements océanographiques associés au changement climatique ont provoqué une modification de la distribution spatiale des poissons marins de l'écosystème au nord-est du plateau continental des États-Unis. Ils ont analysé la profondeur moyenne du centre de la biomasse de 36 stocks de poissons ainsi que la température moyenne lors de la présence de cette biomasse entre 1968 à 2007. Plusieurs stocks ont montré un déplacement vers le nord, la plupart avec une augmentation simultanée de la profondeur de leur centre de biomasse, et quelques-uns avec une expansion concomitante de leur aire de répartition au nord. Nye *et al.* (2009) concluent que l'augmentation de la température de l'eau a été le facteur le plus important associé aux changements du centre moyen de la biomasse chez 24 stocks de poissons.

Selon l'étude de Baird (1990), le régime alimentaire de deux espèces d'oiseaux de mer a radicalement changé entre 1977 et 1978 en ce qui a trait au nombre, à l'espèce et à la fréquence d'occurrence de leurs proies. L'échantillonnage des populations de poissons a révélé une stratification et une diminution des stocks en 1978 des proies principales de la

mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*) et du goéland à ailes grises (*Larus glaucescens*). La variation dans les stocks de poissons s'expliquait en outre par les températures de la mer plus basses en 1978. L'effet du changement de la disponibilité des proies a été démontré par la réduction du nombre de goélands à ailes grises et par la diminution de la taille des couvées des mouettes tridactyles en 1978. Une réduction du succès reproducteur de 1977 à 1978 (jusqu'à 90 %) a été observée chez les deux espèces d'oiseaux. Les résultats de cette étude suggèrent qu'il y a une relation entre la température de l'eau, la disponibilité des poissons et leur succès reproducteur dans les colonies du détroit de Sitkalidak (Alaska). De plus, il semble que les changements du succès reproducteur des oiseaux marins peuvent être utilisés comme un indicateur du changement de l'abondance et de la répartition des proies ainsi qu'indicateur dans la modification des conditions océaniques dans la zone immédiate des colonies. Un changement de la température des eaux peut ainsi avoir un effet indirect important sur le succès de reproduction et l'état des populations des oiseaux marins en modifiant la répartition ou l'abondance de leurs proies.

L'estimation de la répartition de la ressource alimentaire des oiseaux marins

L'évaluation de l'état des stocks de poissons est cruciale, tant sur le plan de la conservation et de la santé de l'écosystème marin que sur celui de la pérennité des pêches commerciales durables. Par contre, l'évaluation des populations de poissons pélagiques est généralement difficile, car leur répartition est hautement dynamique dans le temps et l'espace (Takahashi *et al.*, 1984; Boyd *et al.*, 2006). L'un des défis que relèvent ceux œuvrant dans le secteur de l'évaluation des populations de poissons réside également dans la quantité et la qualité des données disponibles. Les données proviennent de diverses sources, dont des débarquements aux ports, des pêcheurs (commerciaux et récréatifs) et des relevés des navires de recherche scientifique. Ces relevés sont généralement effectués à l'aide d'engins de pêche traditionnels, tels que les hameçons, les chaluts et les casiers, qui nécessitent beaucoup de main-d'œuvre et de temps (Diner et Marchand, 2004). Ces techniques ne permettent également pas la quantification précise des poissons pélagiques, comme le maquereau.

Après un demi-siècle d'expansion et de progrès techniques rapides, l'acoustique sous-marine n'a cessé de prendre une importance de plus en plus grande dans la recherche halieutique et peut maintenant fournir une évaluation des stocks de poissons complémentaire ou supérieure aux méthodes traditionnelles (Lurton, 1998; Diner et Marchand, 2004). En effet, bien que le chalut s'avère un outil efficace pour l'échantillonnage des communautés de poissons, les espèces pélagiques, celles de rivage ou encore les espèces très peu abondantes peuvent être absentes des captures (Diner et Marchand, 2004). De même, les prises commerciales et de loisirs ne sont malheureusement pas toujours répertoriées ou bien le volume mentionné ne reflète pas la réalité (Diner et Marchand, 2004). La méthode acoustique est, quant à elle, en mesure de répertorier les poissons de toute la colonne d'eau, près des rivages, ainsi que les espèces peu abondantes (Lurton, 1998; Diner et Marchand, 2004). Cette méthode non destructive pour le poisson protège également les espèces en péril en évitant toutes prises accidentelles. L'hydroacoustique présente l'avantage d'être rapide à mettre en œuvre. L'échosondeur peut fonctionner jour et nuit et les données sont automatiquement enregistrées et sauvegardées, ce qui en fait une technique d'acquisition quasiment en temps réel (Stequert et Gerloto, 1983).

La technique hydroacoustique consiste à utiliser un échosondeur qui émet des signaux acoustiques dans la colonne d'eau (Lurton, 1998; Diner et Marchand, 2004). Quand le signal rencontre un obstacle, comme un poisson ou le fond, une partie du son est réfléchi et l'écho est renvoyé à la source. La profondeur de l'objet est déterminée par la différence de temps entre l'émission et la réception du signal. Une représentation du relief du fond et des obstacles rencontrés est enregistrée suite à plusieurs impulsions. Des caractéristiques morphologiques, énergétiques et bathymétriques propres aux différents bancs de poissons permettent de connaître la répartition et l'abondance des poissons pélagiques (Lurton, 1998; Diner et Marchand, 2004). Le système hydroacoustique permet donc la détection, la localisation spatio-temporelle, et l'évaluation de la biomasse des poissons. En fonction des signaux acoustiques consignés et de paramètres associés à la structure et au comportement des bancs de poissons, il est également possible de faire une identification à l'espèce (Lurton, 1998; Diner et Marchand, 2004).

L'impact de la température de l'eau sur le maquereau bleu (*Scomber scombrus*)

Le maquereau, principale proie du fou en période de reproduction, est un poisson pélagique (Beare et Read, 2002) migrateur (Radlinski *et al.*, 2013) fréquentant les eaux de l'Atlantique Nord et vivant en bancs (Sette, 1943; Sette, 1950; Anderson, 1975). Il est reconnu comme étant un poisson d'eau chaude. Selon des études en laboratoire, les températures sélectionnées par le maquereau se situent entre 7 et 16 °C (Olla *et al.*, 1975; Olla *et al.*, 1976; Overholtz et Anderson, 1976). Des observations de terrain suggèrent également que cette espèce tolère mal les eaux dont la température s'avère inférieure à 5-6 °C ou supérieure à 15-16 °C (Overholtz et Anderson, 1976; Studholme *et al.*, 1999). Selon des relevés au chalut de fond du *Northeast Fisheries Science Center* (NEFSC, 2006), les maquereaux adultes ont été trouvés en été à plus de 65 % à des températures allant de 10 °C à 14 °C. Comme d'autres espèces de poissons, le maquereau est ainsi sensible au climat et aux variations de la température de l'eau (Radlinski *et al.*, 2013). Ces variations sont généralement compensées par un changement de répartition permettant à l'espèce de demeurer à l'intérieur de ses préférences thermiques (Mountain et Murawski, 1992; Reid *et al.*, 1997; Overholtz *et al.*, 2011).

Une partie de la population de maquereaux effectue une migration printanière côtière vers le nord, afin de se reproduire dans le sud du golfe du Saint-Laurent de juin à août (Sette, 1950; Berrien, 1978; Anderson et Paciorowski, 1980). Le maquereau effectue cette migration le long d'une isotherme de la surface de la mer de 7 °C (Sette, 1950; Bigelow et Schroeder, 1953; Jackman et Stevens, 1955; Ware et Lambert, 1985). Toutefois, cette isotherme de 7 °C n'est pas une barrière thermique très limitative à la migration vers le nord selon D'Amours et Castonguay (1992), car ils ont constaté la présence de maquereaux dans le détroit de Cabot à 2,8 °C. Selon différentes études, la ponte commence par contre lorsque la température de l'eau atteint environ 7-8 °C, avec un pic de production d'œufs à des températures entre 9 et 14 °C (Berrien, 1982; Bigelow et Schroeder, 2002).

La répartition verticale du maquereau semble aussi influencée par sa préférence thermique de la température de l'eau (Sette, 1950; Castonguay *et al.*, 1992; Grégoire, 2006).

Le maquereau se retrouve habituellement dans les couches supérieures de la colonne d'eau (NOAA, 2012). Selon Bigelow et Schroeder (1953), le maquereau se situe à moins de 55 m de la surface à l'été et à l'automne. Castonguay *et al.* (1992) ont déterminé que la présence du maquereau s'avère plus importante entre 15 et 35 m de profondeur dans le nord du golfe du Saint-Laurent. En ce qui a trait au sud du golfe, Grégoire (2006) ainsi que Pêches et Océans Canada (2013) affirment que cette espèce se distribue principalement dans les premiers 10 à 15 m de la colonne d'eau, car ses préférences thermiques ne lui permettent pas de descendre en dessous de la thermocline (zone de transition thermique rapide entre les eaux superficielles et les eaux profondes, se situant entre 10 et 50 m de profondeur lors de leur étude).

L'impact de la température de l'eau sur le fou de Bassan (*Morus bassanus*)

Pendant la saison de reproduction, les fous de Bassan doivent nourrir leur unique poussin à de courts intervalles et en assurer la garde lorsqu'un des membres du couple part en mer pour se nourrir (Nelson, 2010). Ils sont en mesure de moduler leur effort de recherche alimentaire et parcourir des centaines de kilomètres de leur site de reproduction ainsi que se nourrir d'un large éventail d'espèces et de taille de proies différentes (Hamer *et al.*, 2007). Ils se nourrissent principalement de poissons pélagiques, tels que le capelan, le lançon d'Amérique (*Ammodytes americanus*), le hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*), le maquereau bleu (*Scomber scombrus*) ou de calmars. Les poissons pélagiques riches en lipides et en densité d'énergie, comme le maquereau, sont toutefois les principaux constituants du régime alimentaire du fou en période de reproduction (Montevecchi *et al.*, 1984; Nelson, 2010). Bien que variant d'année en année, le maquereau a toujours été l'espèce la plus souvent consommée par les fous de l'île Bonaventure (49 à 91 %), suivie par le hareng de l'Atlantique (6 à 44 %; Garthe *et al.*, 2014). Le fou de Bassan utilise principalement le vol battu, un mode de vol énergétiquement coûteux qui résulte en une dépense énergétique élevée au cours des voyages en mer entre le site de reproduction et les zones d'alimentation (Birt-Friesen *et al.*, 1989). Son mode d'alimentation requiert aussi des dépenses énergétiques

importantes (Birt-Friesen *et al.*, 1989). Lorsqu'il rencontre un banc de poissons, il entame un vol circulaire à une dizaine de mètres au-dessus de la surface et plonge dans l'eau, le plus souvent à la verticale. Une fois sous la surface, il peut nager activement avec ses ailes et ses pattes et atteindre une profondeur supérieure à 20 m, bien que la plupart des plongées se limitent aux premiers cinq mètres (Garthe *et al.*, 2000). Cela le limite aux poissons situés dans le haut de la zone pélagique.

Malgré les coûts énergétiques élevés durant la période d'élevage du jeune, la mobilité et le régime alimentaire assez large des fous de Bassan leur permettent d'amortir les variabilités environnementales et faire face aux variations naturelles interannuelles de la disponibilité des proies (Hamer *et al.*, 2007). Par exemple, à la suite d'une perturbation des températures de surface en 1991, les fous de Bassan de l'île de Funk (Terre-Neuve) se sont nourris de capelans, typiques des eaux froides, en remplacement des grands poissons pélagiques d'eaux chaudes qui composaient leur régime alimentaire dans les années 1970-1980 (Montevecchi, 2007). Néanmoins, en considérant les projections sur les changements climatiques et l'impact sur les proies du fou de Bassan (Pichegru *et al.*, 2007), les populations de fous pourraient subir les effets d'une diminution de leurs ressources près des colonies (modification de la répartition spatiale horizontale des proies) ainsi que dans la colonne d'eau (modification de la répartition verticale des proies). Tout comme chez le fou du Cap (*Morus capensis*), dont le succès reproducteur s'est effondré à la suite d'un déplacement des proies hors de leur rayon d'action et d'une compétition avec les pêcheries (Pichegru *et al.*, 2007). Il est ainsi important de comprendre comment la température peut affecter la dynamique prédateur – proie (fou de Bassan - poisson) pour comprendre les possibles effets des changements climatiques sur la population du fou de Bassan.

Problématique et objectifs de l'étude

Au Québec, le fou de Bassan se disperse en trois colonies situées dans le golfe du Saint-Laurent, soit aux rochers aux Oiseaux (Îles-de-la-Madeleine), à l'île d'Anticosti et à l'île

Bonaventure (Gaston *et al.*, 2009; Rail *et al.*, 2013). La colonie de l'île Bonaventure s'avère la plus grande colonie du continent américain avec 51 725 couples en 2012 et 58 344 couples en 2013 (Chardine *et al.*, 2013; Rail *et al.*, 2013). Cette colonie est cependant seconde en importance dans le monde depuis 2014, comprenant alors 54 034 couples, comparativement à 75 259 sur Bass Rock, en Écosse (Murray *et al.*, 2014). La colonie de l'île Bonaventure a en effet connu un taux de reproduction catastrophique à l'été 2012. Une mortalité massive des jeunes a été observée, résultant en une productivité nette (pourcentage d'oisillons prêts à voler par rapport au nombre total d'œufs) de seulement 2,7 % (Bergeron et Seyer, 2012). Contrairement à leur comportement habituel, les adultes laissaient leur progéniture seule au nid, rendant les poussins vulnérables à la famine, à la prédation et aux conditions météorologiques extrêmes (Hamer *et al.*, 1991; Roberts et Hatch, 1993; Wanless *et al.*, 2005; Hamer *et al.*, 2007; Montevecchi *et al.*, 2013). Une mortalité d'adultes, causée par un manque de nourriture (inanition), a aussi été remarquée à plusieurs endroits dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (Montevecchi *et al.*, 2013).

À l'été 2012, les températures de l'eau de surface du Saint-Laurent ont connu une élévation importante de 2 à 4 °C de plus que la moyenne des dernières années (Galbraith *et al.*, 2013; Montevecchi *et al.*, 2013). Puisque le maquereau, proie principale du fou en période de nourrissage des jeunes, a tendance à migrer vers les eaux plus froides du nord et à nager plus en profondeur pour fuir les températures de l'eau supérieures à 15-16 °C (Montevecchi et Myers, 1997), les eaux chaudes enregistrées dans le sud du golfe au cours de la saison de reproduction 2012 pourraient avoir dépassé les limites thermiques de l'espèce et ainsi modifier sa répartition. Par conséquent, les fous ont peut-être dû se déplacer dans des zones plus éloignées qu'à l'habitude et consacrer davantage de temps à la recherche de nourriture par rapport aux autres années afin de trouver les proies nécessaires à leur survie et au nourrissage de leur progéniture, alors qu'une partie des proies étaient devenues inaccessibles. Les changements thermiques ont très probablement eu un impact important sur le taux de reproduction du fou de Bassan. Il est ainsi important d'identifier directement l'existence des liens entre le principal vecteur d'influence sur la répartition des maquereaux, la température de l'eau et leurs effets de cascade sur la reproduction du fou de Bassan.

L'utilisation de l'hydroacoustique pour déterminer l'abondance et la répartition des poissons, de façon concomitante avec des données de température de l'eau dans le golfe et l'estuaire du Saint-Laurent, procure aujourd'hui une occasion unique de tester directement la relation maquereau – température.

L'objectif de cette étude est de mieux comprendre la relation entre la température de l'eau et les proies du fou de Bassan, à la période de nourrissage des jeunes (en août et septembre) dans l'estuaire marin et le golfe du Saint-Laurent. Cette relation est basée sur l'influence de la température de l'eau sur la répartition de la principale proie des fous à cette période, le maquereau bleu. Dû à la température de l'eau, un déplacement horizontal de cette proie peut créer un bouleversement de la répartition et du succès de reproduction chez le prédateur. Afin d'atteindre cet objectif, les sous-objectifs suivants ont été réalisés ;

- (1) créer un modèle spatial prédictif de l'abondance et de la répartition des poissons à l'aide de données hydroacoustiques et de températures de l'eau du Saint-Laurent, à l'intérieur des profondeurs exploitées par le fou de Bassan ;
- (2) comparer annuellement les prédictions spatiales de l'abondance des poissons obtenues pour 2008 à 2014, où le succès de reproduction du fou de Bassan est connu, afin de déterminer l'habitat préférentiel du maquereau et sa variation spatiale dans le temps en fonction de la température de l'eau.

CHAPITRE 1

MODÉLISATION DE L'HABITAT POTENTIEL DES PROIES DU FOU DE BASSAN (*MORUS BASSANUS*) EN PÉRIODE DE REPRODUCTION DANS L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT

1.1 INTRODUCTION

L'hétérogénéité spatio-temporelle dans la répartition des ressources constitue une contrainte environnementale majeure pour les organismes vivants. Les contraintes imposées par l'environnement marin sur la recherche de nourriture sont particulièrement fortes au cours de la période de reproduction pour les oiseaux marins, puisqu'ils font la navette entre la colonie (sur terre) et les zones d'alimentation (en mer) pour répondre à leur besoin nutritionnel, mais aussi celui de leur progéniture (Weimerskirch, 2002; Nelson, 2010). L'aire d'alimentation est ainsi limitée par l'obligation de regagner le nid régulièrement (Weimerskirch, 2002). Le succès reproducteur repose donc en grande partie sur la capacité des oiseaux marins à identifier les sites les plus avantageux au sein d'une vaste zone de recherche de nourriture.

Les variations de la température de l'eau contrôlent souvent la structure des écosystèmes marins en modifiant l'abondance et les répartitions spatio-temporelles des proies (extension, réduction, extinction locale; (Rijnsdorp *et al.*, 2009; Astthorsson *et al.*, 2012). Par exemple, des anomalies de température de l'eau de surface retardent fortement la migration côtière pour le frai du capelan (Nakashima, 1994). Nye *et al.* (2009) ont démontré qu'une modification à la hausse de la température de l'eau moyenne a provoqué un changement dans la distribution spatiale chez 24 espèces de poissons marins au nord-est du plateau continental des États-Unis entre 1968 et 2007. Ces espèces ont montré un déplacement vers le nord de leur centre de biomasse et la plupart avec une augmentation

simultanée de la profondeur. Les résultats de l'étude de Baird (1990) suggèrent également qu'il y a une relation entre la température de l'eau, la disponibilité des poissons et le succès reproducteur de la mouette tridactyle et du goéland à ailes grises dans les colonies du détroit de Sitkalidak, en Alaska. Le régime alimentaire de ces deux espèces d'oiseaux de mer a changé entre 1977 et 1978, lors d'un refroidissement des eaux en 1978. L'échantillonnage des populations de poissons a révélé une stratification et une diminution des proies principales des oiseaux. Le changement de la disponibilité des proies a provoqué une réduction importante du succès reproducteur de 1977 à 1978 chez la mouette tridactyle et le goéland à ailes grises.

À la période de nourrissage des poussins, le régime alimentaire du fou de Bassan se constitue de poissons pélagiques riches en lipides et en densité d'énergie comme le maquereau bleu (Montevecchi *et al.*, 1984; Nelson, 2010). Tout comme d'autres espèces de poissons, le maquereau est sensible aux variations de la température de l'eau (Radlinski *et al.*, 2013). Ces variations sont compensées par un changement de répartition permettant à l'espèce de demeurer à l'intérieur de ses préférences thermiques (Sette, 1950; Castonguay *et al.*, 1992; Mountain et Murawski, 1992; Reid *et al.*, 1997; Grégoire, 2006; Overholtz *et al.*, 2011). Celles-ci se situent entre 7 et 16 °C selon différentes études (Olla *et al.*, 1975; Olla *et al.*, 1976; Overholtz et Anderson, 1976; Studholme *et al.*, 1999).

À l'été 2012, les températures de l'eau de surface dans le Saint-Laurent ont connu une hausse importante de 2 à 4 °C de plus que la moyenne des dernières années (Galbraith *et al.*, 2013; Montevecchi *et al.*, 2013). Or, la colonie de fous de Bassan de l'île Bonaventure, située au Québec, a connu une mortalité massive exceptionnelle des jeunes à l'été 2012, résultant en une productivité nette (ou succès reproducteur, exprimé en pourcentage d'oisillons prêts à voler par rapport au nombre total d'œufs) de seulement 2,7 % par rapport à une moyenne annuelle de 36 % entre 2008 et 2011 (annexe I). Puisque le maquereau, proie principale du fou en période de nourrissage des jeunes, migre vers les eaux plus froides du nord et nage plus en profondeur pour fuir les températures de l'eau supérieures à 16 °C (Montevecchi et Myers, 1997), les eaux chaudes enregistrées dans le sud du golfe au cours de la saison de

reproduction de 2012 pourraient avoir dépassé les tolérances thermiques de l'espèce et ainsi modifier sa répartition.

Plusieurs études ont investigué les liens entre la température de l'eau et le maquereau (Overholtz et Anderson, 1976; D'Amours et Castonguay, 1992; Murawski, 1993). L'hypothèse de la relation indirecte entre la température de l'eau et la productivité du fou de Bassan a été avancée plusieurs fois suite à l'évènement extraordinaire de 2012 à la colonie de l'île Bonaventure (Franci *et al.*, 2015; Montevecchi *et al.*, 2013), mais elle n'a encore jamais été étudiée directement. L'évaluation des populations des proies du fou de Bassan est généralement difficile puisque la répartition des populations de poissons pélagiques est hautement dynamique dans le temps et l'espace (Takahashi *et al.*, 1984; Boyd *et al.*, 2006). On doit également tenir compte de la quantité et de la qualité variables des données disponibles provenant de diverses sources (débarquements aux ports, pêcheurs, relevés des navires de recherche scientifique) et récoltées de différentes façons (hameçons, chaluts, casiers, Diner et Marchand, 2004). L'avènement de l'utilisation de l'hydroacoustique pour déterminer l'abondance et la répartition des poissons, utilisé de façon concomitante avec les données sur la température de l'eau du Saint-Laurent, procure aujourd'hui une occasion unique de tester directement la relation proie – température. Cette méthode acoustique peut répertorier les poissons de toute la colonne d'eau, s'avère non destructive pour les espèces en péril et présente l'avantage d'être rapide à mettre en œuvre (Stequert et Gerloto, 1983; Lurton, 1998; Diner et Marchand, 2004). Quand un signal acoustique émis dans la colonne d'eau rencontre un obstacle, il est réfléchi à la source et suite à plusieurs impulsions, une représentation du fond et des poissons rencontrés est enregistrée. Les caractéristiques morphologiques, énergétiques et bathymétriques propres aux différents bancs de poissons permettent alors de connaître la répartition et l'abondance des poissons pélagiques (Lurton, 1998; Diner et Marchand, 2004).

L'objectif général de cette étude est de déterminer la nature de la relation entre la température de l'eau du système du Saint-Laurent et les proies du fou de Bassan à la période de nourrissage des poussins. Pour ce faire (1), un modèle spatial prédictif, basé sur les

températures de l'eau et des données hydroacoustiques de poissons récoltées en 2012 et 2013, sera créé afin de déterminer la répartition des proies du fou, dont le maquereau, dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent, à l'intérieur des profondeurs exploitées par le fou de Bassan. En second lieu (2), les prédictions spatiales des poissons seront comparées entre sept années (2008 à 2014) afin de discerner l'habitat préférentiel des poissons dans le Saint-Laurent et sa variation spatiale dans le temps, en fonction de la température de l'eau.

1.2 MÉTHODES

1.2.1 Aire d'étude

Située sur la côte est du Canada et bordant le Québec ainsi que les quatre provinces atlantiques (Nouveau-Brunswick, Île-du-Prince-Édouard, Nouvelle-Écosse et Terre-Neuve-et-Labrador), la zone d'étude couvrait l'estuaire maritime et le golfe du Saint-Laurent (figure 1). L'estuaire maritime débute à la hauteur de Tadoussac et s'écoule sur près de 250 km, avant de s'élargir à la hauteur de Pointe-des-Monts pour devenir le golfe du Saint-Laurent (Koutitonsky et Budgen, 1991). Celui-ci est une mer intérieure semi-fermée reliée à l'Atlantique Nord-Ouest par les détroits de Cabot au sud-est et de Belle Isle au nord-est (Koutitonsky et Budgen, 1991; Dufour et Ouellet, 2007; Dufour *et al.*, 2010). Le Saint-Laurent couvre une superficie de plus de 240 000 km² (Dufour et Ouellet, 2007; Dufour *et al.*, 2010). Sa morphologie est caractérisée par des chenaux profonds de plus de 250 m entaillés dans des zones peu profondes, pour une profondeur moyenne de 152 m (Trites et Walton, 1975; Dickie et Trites, 1983).

Pendant l'été, la colonne d'eau de l'estuaire et du golfe se sépare en trois couches distinctes : la couche d'eau profonde, la couche intermédiaire froide (CIF) et la couche de surface (Koutitonsky et Budgen, 1991; Galbraith *et al.*, 2016). La couche d'eau profonde se situe à plus de 150 m de profondeur et sa température moyenne varie de 4 à 7,5 °C selon les années. La CIF, située entre 30 et 150 m de profondeur, est généralement caractérisée par

une température inférieure à 1 °C. Flottant sur les deux autres couches d'eau, la couche de surface atteint 30 mètres d'épaisseur et d'importantes différences spatiales de température sont observées (Dufour et Ouellet, 2007; Dufour *et al.*, 2010). Les températures à la surface atteignent des valeurs maximales vers la mi-août, avec une moyenne de 16 °C dans le golfe et de 11 °C dans l'estuaire maritime. (figure 2, Dufour *et al.*, 2010).

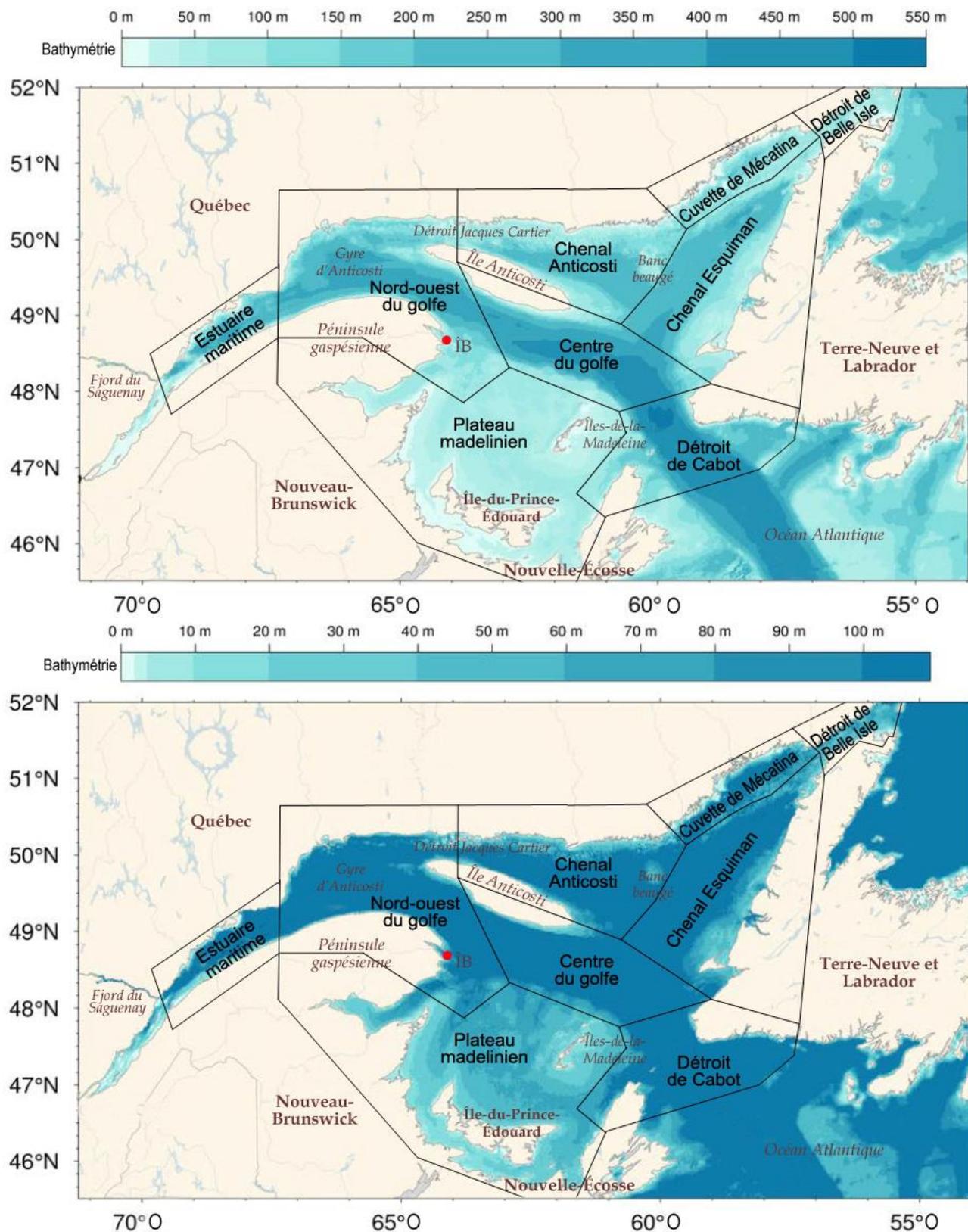


Figure 1 : Représentation de l'estuaire maritime et du golfe du Saint-Laurent divisée en régions océaniques et la bathymétrie, modifiée d'après Galbraith *et al.* (2016). IB : île Bonaventure ; ● : colonie de fous de Bassan de l'île Bonaventure. Le panneau inférieur montre le détail de la bathymétrie de 0 à 100 m.

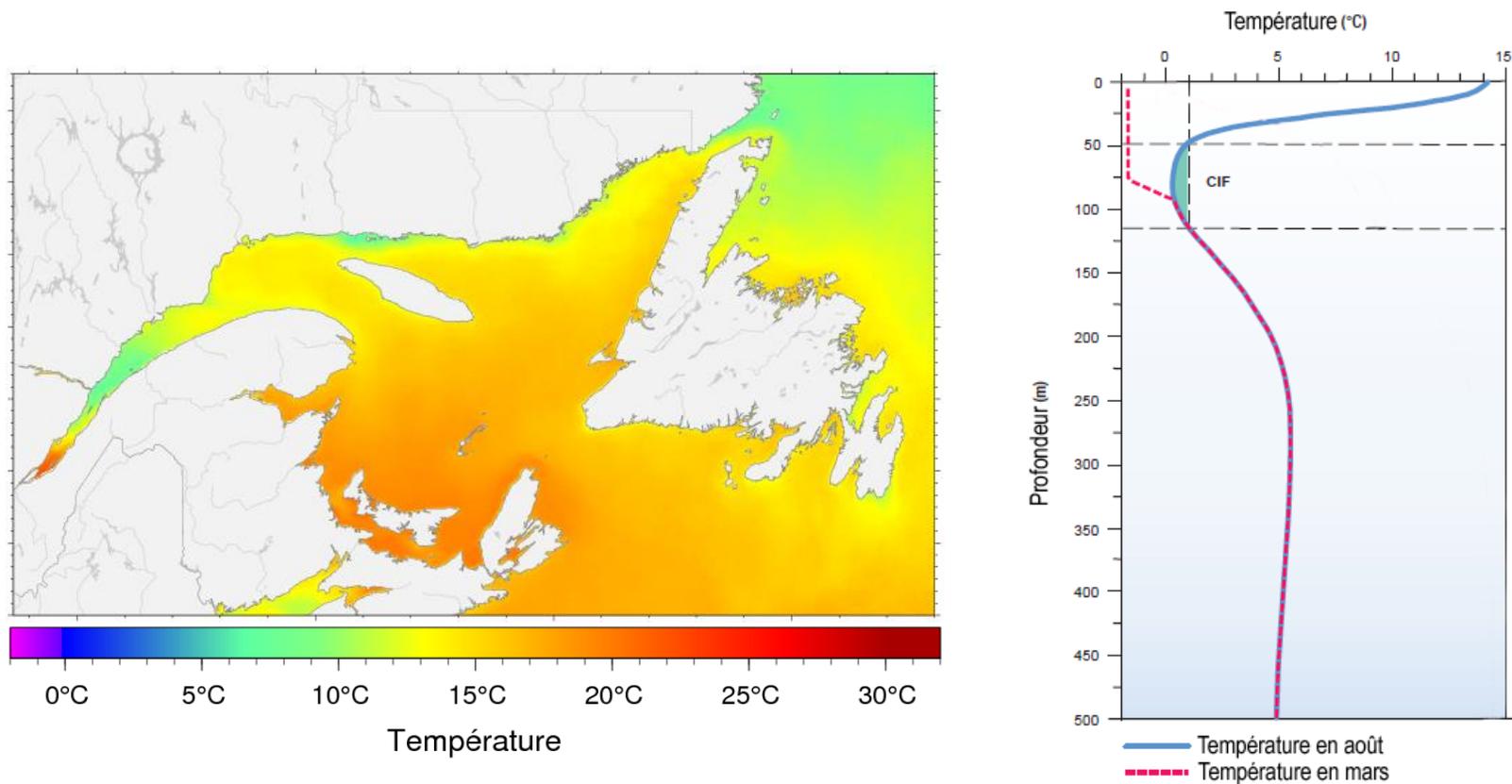


Figure 2 : À gauche, climatologie des températures moyennes à la surface de la mer entre 1985 et 2010 pour la semaine du 8 au 14 août, qui représente en moyenne la semaine la plus chaude de l'année (gracieuseté de Peter Galbraith, Pêches et Océans Canada, MPO). À droite, profils verticaux moyens de la température des eaux du golfe du Saint-Laurent habituellement observée en mars et août. CIF : couche intermédiaire froide (figure modifiée d'après Galbraith *et al.*, 2016).

1.2.2 Acquisition des données

Des données de températures et d'acoustiques ont été recueillies dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent lors des missions annuelles au chalut de fond pour l'évaluation de l'abondance et de la répartition des poissons de fond et de la crevette nordique. Organisés par des scientifiques de Pêches et Océans Canada (MPO) de l'Institut Maurice-Lamontagne (Mont-Joli, QC) et du Centre des pêches du Golfe (Moncton, NB), ces relevés ont été effectués à bord du navire de recherche NGCC *Teleost*, un chalutier de 63 m. Le plan d'échantillonnage de la mission utilisé était un échantillonnage aléatoire stratifié de stations de pêche selon des strates de profondeur prédéterminées selon une mission au chalut de fond standard du MPO (pour les détails voir Gagnon, 1991). Les données utilisées dans cette étude ont été collectées dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent du 2 au 31 août 2012, ainsi que majoritairement dans le sud du golfe du 5 au 26 septembre 2012 et du 4 au 27 septembre 2013.

Température de l'eau

Les données de températures de l'eau du Saint-Laurent utilisées pour cette étude provenaient de profils verticaux de la température-salinité mesurés par un CTD (appareil de mesure de température, profondeur et conductivité) lors des missions annuelles multidisciplinaires du MPO mentionnées ci-haut. Tous les profils de température disponibles d'une année donnée ont d'abord été mis en cellules à 1 m d'intervalles de profondeur. Un schéma d'interpolation spatiale a ensuite été utilisé pour chaque couche de 1 m de profondeur afin d'estimer la température sur une grille de résolution de 2 km couvrant l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent pour chaque année. Les températures ont également été transformées afin de tenir compte de l'aspect temporel de la récolte des données (pour les détails voir Galbraith *et al.*, 2015).

Répartition des poissons

Les données hydroacoustiques ont été enregistrées de façon autonome, 24h/jour, par un échosondeur Simrad EK60 opérant à quatre fréquences (38, 70, 120 et 200 kHz). Cet instrument permet de dériver un indice proportionnel à la biomasse par unité de surface ou de volume. Le système hydroacoustique a été étalonné avant la mission à l'aide d'une cible dont les propriétés acoustiques étaient connues (Simonds et MacLennan, 2005). La cible utilisée était une sphère de Tungstène Carbide (6 % de liant de cobalt) de 38,1 mm de diamètre. L'échosondeur était installé à bord du *Teleost* à 6 m sous la surface de l'eau. La position du navire a été déterminée à partir du système de localisation mondial (GPS : *Global Positioning System*) et les données ont été recueillies à intervalle d'une seconde. Les données acoustiques d'intérêt ont été recueillies principalement entre les stations d'échantillonnage par le chalut. La couverture acoustique résultante ressemblait à un patron pseudo-aléatoire spatialement corrélé, fournissant une couverture essentiellement uniforme du Saint-Laurent (annexe III, McQuinn *et al.*, 2015).

Les données acoustiques ont été prétraitées par une série de procédures automatisées et manuelles afin de soustraire les signaux non biologiques, comme décrit par McQuinn *et al.* (2013). Des observateurs expérimentés ont analysé chaque échogramme pour identifier et éliminer les éléments enregistrés attribuables à des phénomènes physiques tels que le bruit des navires, les bulles de surface et les panaches de méthane, de manière à ne laisser seulement que la rétrodiffusion biologique. La détection automatique du fond de l'échosondeur a également été vérifiée et ajustée si nécessaire. Les valeurs acoustiques ont seulement été considérées à partir de 10 m sous la surface de l'eau par le fait de la profondeur de l'installation, de la réverbération et du bruit causé par les vagues en surface.

Dans les descriptions suivantes, les définitions et les symboles de MacLennan (2002) ont été utilisés. Les valeurs S_v obtenues représentaient l'intensité de la rétrodiffusion acoustique par unité de volume (ou la sommation des rétrodiffusions de l'ensemble des cibles dans un volume échantillonné) mis à l'échelle de 1 m^3 (dB re 1 m^{-1}). S_v représentait donc une mesure de la densité relative des organismes. Les valeurs S_v de chaque canal de fréquence

ont été intégrées dans des cellules de 2 x 25 m (vertical x horizontal) et comparées de manière cohérente pour la classification des espèces. La méthode des « différences de décibel (dB) » (Madureira *et al.*, 1993a; Madureira *et al.*, 1993b; Brierley *et al.*, 1998) a été utilisée pour la classification des bancs de poissons possédant une vessie natatoire, tels que le hareng et le capelan. Cette méthode utilise la différence de l'amplitude du signal S_v en dB entre 120 et 38 kHz :

$$\Delta S_{v,120-38} = S_{v,120} - S_{v,38} \quad (1)$$

pour faire la distinction entre le zooplancton (principalement du krill) et les poissons. Les valeurs de $S_{v,120-38}$ supérieures et inférieures à 5 dB ont été classifiées respectivement comme « plancton » et « poisson ».

Comme le maquereau ne dispose pas de vessie natatoire, cela a permis de le distinguer des poissons possédant une vessie natatoire. Korneliussen (2010) a conçu une méthode basée sur des modèles physiques (Gorska *et al.*, 2005; Gorska *et al.*, 2007) et des mesures empiriques (Korneliussen et Ona, 2004) permettant de classer à l'espèce le maquereau de l'Atlantique en utilisant l'acoustique. Il a montré que la moyenne de la fréquence relative des données acoustiques multifréquences variait peu entre 38 et 120 kHz, mais augmentait par palier jusqu'à 200 kHz. Cette hausse pouvait être de 4 dB ou plus. Ce critère de catégorisation a été appliqué aux données acoustiques de la présente étude afin de classer les bancs de maquereaux et a été considéré suffisant pour inclure les plus importantes concentrations de maquereaux dans les analyses. Cette méthode n'était toutefois pas en mesure de séparer systématiquement le maquereau des bancs de lançons, une autre espèce de poissons sans vessie natatoire. Cependant, bien que le lançon possède une gamme de températures préférentielles plutôt similaire au maquereau, il se différencie de ce dernier en étant considéré comme une espèce côtière recherchant les substrats sablonneux favorables à l'enfouissement (Bigelow et Schroeder, 1953; Richards, 1965; Winters, 1970; Meyer *et al.*, 1979; Nelson et Ross, 1991), alors que l'échantillonnage a été effectué au large de la côte à cause du tirant d'eau du bateau. Dans un autre ordre d'idées, le fou de Bassan est un prédateur opportuniste. Un gros banc de lançons en surface enregistré par l'acoustique a très bien pu servir de proie

au fou de Bassan en l'absence de maquereau. Par conséquent, il a été considéré que les classes de poissons « avec une vessie natatoire » (AVN) et de poissons « sans vessie natatoire » (SVN) étaient suffisantes pour cette étude. C'est pourquoi les analyses subséquentes n'ont fait état que des poissons AVN et des poissons SVN.

En milieu maritime et par convention (MacLennan, 2002), les données d'intégration sont exprimées par le « *nautical area scattering coefficient* » (NASC, $\text{m}^2\text{nmi}^{-2}$, aussi appelé S_A). Les données acoustiques ont ainsi été converties sur l'échelle NASC en les multipliant par $4\pi \times (1852)^2$. Si les valeurs S_v étaient des mesures de densité relative par unité de volume, une fois transformées en NASC, ces valeurs devenaient plutôt une biomasse (poids total de poissons) relative par unité de surface.

1.2.3 Analyses statistiques

Le modèle théorique de base

La méthode d'observation en hydroacoustique (échointégration) produit des échantillons corrélés entre eux à cause de l'échantillonnage en ligne (transects) et de l'agrégation naturelle des poissons en banc. La biomasse de poissons est en effet souvent caractérisée par des structures d'agrégation imbriquées dans des habitats favorables à l'espèce, produisant ainsi des répartitions irrégulières caractérisées par des zones ponctuelles de grande abondance et par une forte proportion de zéro (Quiroz *et al.*, 2015).

Afin de tenir compte de la structure de la dépendance spatiale des données et de considérer l'abondance de zéro observée (absence de poissons dans une cellule donnée lors du relevé acoustique), une méthode à barrière (« *hurdle method* ») a été sélectionnée pour cette étude. L'approche à barrière déclare les zéros comme étant vrais (Potts et Elith, 2006). Elle suppose donc qu'il n'y a qu'un seul processus par lequel un zéro peut être produit, et que ce processus est distinct de celui qui régit les données non nulles. La structure générale du modèle est ainsi conditionnée sur l'observation. Il y a une probabilité d'observer la

biomasse de poissons ou non. Si des poissons sont observés, la densité de poissons est expliquée à l'aide d'un modèle. Les approches les plus utilisées comptent sur les modèles additifs généralisés (GAM) où la moyenne des observations est la somme des fonctions lissées non paramétriques des composantes covariées (Liu *et al.*, 2010). Ces modèles sont particulièrement utiles lorsque la relation entre les données observées et les variables explicatives ne devrait pas être linéaire (Hastie et Tibshirani, 1990; Woods, 2006). Un modèle de base tel qu'un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM, « *constrained zero-inflated generalized additive models* ») tente d'expliquer le processus des zéros en établissant une relation explicite entre les présences et les absences (Liu *et al.*, 2010);

$$\hat{Y}_i \sim \begin{cases} 0 & \text{avec une probabilité } 1 - p \\ g_u(u_i) & \text{avec une probabilité } p \end{cases} \quad (2)$$

$$\hat{\mu}_i = \beta 0_i + s_1(t_{1i}) + s_2(t_{2i}) + \dots + s_m(t_{mi}) \quad (3)$$

où g_u est une distribution qui explique les observations.

L'approche COZIGAM permet aussi de tenir compte de la non saturation de l'habitat, et ainsi l'absence de poisson n'est pas un indicateur de la qualité de l'habitat. Cette approche repose sur le concept que les paramètres qui gouvernent l'abondance gouvernent également le processus de présence-absence. Dans sa forme la plus simple, un COZIGAM utilise une seule contrainte de proportionnalité pour lier les deux processus. Par exemple ;

$$\text{logit}(\theta_i) = \alpha_{0_i} + \delta \mu_i \quad (4)$$

Cette contrainte proportionnelle peut être généralisée en supposant que la constante de proportionnalité est spécifique à chaque composant additif. Cette approche est flexible et permet d'identifier les paramètres qui influencent l'abondance, et non la présence des poissons, ou vice-versa.

Le modèle créé pour cette étude, selon les observations récoltées

Les données de température et de densité acoustique ont été agrégées dans une même grille de résolution spatiale de 8 km² couvrant l'estuaire marin et le golfe du Saint-Laurent. Les cellules de 8x8 km représentaient ainsi l'unité d'échantillonnage. La résolution de la grille a été considérée comme suffisamment fine pour capturer la structure spatiale des différentes variables. Les valeurs acoustiques (intégrées par cellule de 2 x 25 m) ont été sommées pour chaque cellule de la grille, tout en conservant l'intervalle minimal de 2 m le long de la colonne d'eau. Au centroïde de chaque cellule, une valeur moyenne interpolée de la température a été établie sur toute la colonne d'eau par le même intervalle de 2 m que pour les données acoustiques. La profondeur maximale de l'eau utilisée, traitée comme valeur de fond, était fixée à 40 mètres dans les cas où une donnée (acoustique ou de température) était associée à une plus grande profondeur. Cette profondeur était considérée comme pertinente, car le fou de Bassan plonge rarement à des profondeurs de plus de 20 m (Garthe *et al.*, 2000; Garthe *et al.*, 2007a) et elle permettait de capter les patrons de répartition des poissons trop profonds pour le fou. Cette profondeur incluait la thermocline et le début de la CIF où se situe généralement le maquereau (François Grégoire, communication personnelle, 2015). Les cellules sans données acoustiques ou de température n'étaient pas incluses dans les analyses. Ainsi, 17 824 cellules de la grille étaient disponibles pour 2012 et 14 720 cellules pour 2013. Devant l'impossibilité d'accéder à des ordinateurs assez puissants, 75 % (plutôt que 100 %) des cellules de chaque année ont été tirées au hasard afin de créer le modèle statistique de la biomasse relative de poissons.

Modélisation de l'abondance des poissons AVN (avec une vessie natatoire) récoltée lors du relevé hydroacoustique

Puisque les données hydroacoustiques étaient caractérisées par de nombreuses petites valeurs et par quelques grandes valeurs, provoquant une distribution asymétrique à gauche, les mesures NASC des poissons AVN ont été modélisées à l'aide d'une distribution

lognormale avec zéro en surnombre. Spécifiquement, le modèle pour l'observation de la valeur NASC dans la cellule i à la profondeur j de la grille de 8x8 km était :

$$\widehat{\text{NASC}}|x_{i,j} \sim \begin{cases} 0 & \text{avec probabilité } 1-\hat{\theta}_{Vessie} \\ \text{lognormal}(\mu_{Vessie_{i,j}}, \tau^2_{Vessie}) & \text{avec probabilité } \hat{\theta}_{Vessie} \end{cases} \quad (5)$$

où $\hat{\theta}_{Vessie}$ représentait la probabilité prédite que la mesure NASC soit supérieure à zéro, $\mu_{Vessie_{i,j}}$ était la réponse moyenne du NASC sur l'échelle logarithmique et τ^2_{Vessie} était le paramètre d'échelle qui servait à contrôler la variance des variables.

Lorsque la mesure prédite de la biomasse relative ($\widehat{\text{NASC}}$) était supérieure à zéro, la réponse moyenne sur l'échelle logarithmique de la mesure NASC pour les poissons AVN (dans une cellule i à une profondeur j) était égale à :

$$\hat{\mu}_{Vessie_{i,j}} = \beta_{0_{i,j}} + \beta_1 \text{Année} + s(\text{Température}_{i,j}) + s(\text{Bathymétrie}_i) + \quad (6) \\ s(\text{Distance de la côte}_i) + s(\text{Longitude}_i, \text{Latitude}_i)$$

où $\beta_{0_{i,j}}$ représentait l'intercepte (ordonnée à l'origine) pour la cellule i à la profondeur j , β_1 représentait l'effet de l'année et la notation générique $s(\cdot)$ dénotait une fonction de lissage estimée par le modèle. Afin de déterminer la réponse moyenne de la mesure NASC, tout en contrôlant la variation spatiale de l'environnement statique, les variables suivantes ont été incluses dans le modèle prédictif (équation 6) ; la bathymétrie (de 10 à 40 m), la distance de la côte et l'interaction entre la longitude et la latitude. Puisque ces variables influençaient potentiellement la température observée, leur ajout permettait une meilleure prédiction de la valeur NASC et de diminuer la variance. Les variables représentant la température de l'eau et l'effet de l'année étaient les seules qui variaient dans le modèle prédictif des poissons AVN. Les autres variables du modèle demeuraient stables dans le temps.

L'ordonnée à l'origine de l'équation 6 ($\beta_{0_{i,j}}$) a été modélisé à l'aide d'une distribution multivariée normale pour tenir compte de l'autocorrélation probable entre les mesures NASC aux différentes profondeurs à l'intérieur d'une cellule. De ce fait, l'observation à une

profondeur j était susceptible d'être davantage en corrélation avec les observations aux profondeurs $j-1$ et $j + 1$ qu'avec les observations aux autres profondeurs.

$$\beta_{0_{i,j}} \sim \text{Multivariée normale}(0, \Sigma) \quad (7)$$

$$\Sigma = \sigma^2 \mathbf{P} \quad (8)$$

où Σ représentait la matrice de variance-covariance. Dans notre modèle, la matrice de variance-covariance était décomposée en un paramètre de variance ($\sigma^2_{\text{profondeur}}$) qui contrôlait la variabilité de l'intercepte à l'origine dans la zone d'étude ainsi qu'une matrice de covariance (\mathbf{P}) qui contrôlait le degré d'autocorrélation dans la colonne d'eau. La matrice de covariance a été évaluée à l'aide d'une fonction de corrélation gaussienne où le degré d'autocorrélation entre les cellules (Φ) décroissait en fonction du carré de la distance entre les observations ($\mathbf{P} = e^{-\Phi|distance^2|}$).

Modélisation de l'abondance des poissons SVN (sans vessie natatoire) récoltée lors du relevé hydroacoustique

Une approche similaire a été utilisée pour analyser la répartition de la biomasse relative des poissons SVN. Les valeurs prédites de la réponse moyenne sur l'échelle logarithmique de la mesure NASC des poissons AVN ($\hat{\mu}_{\text{vessie}}$) ont toutefois été intégrées dans les prédictions de la réponse moyenne sur l'échelle logarithmique des poissons SVN, afin de tenir compte de leurs possibles effets sur les poissons SVN. L'équation 6 a donc été modifiée comme suit :

$$\hat{\mu}_{\text{sans vessie}_{i,j}} = \beta_{0_{i,j}} + \beta_1 \text{Année} + \beta_2 \hat{\mu}_{\text{vessie}_{i,j}} + s(\text{Température}_{i,j}) + \quad (9)$$

$$s(\text{Bathymétrie}_i) + s(\text{Distance de la côte}_i) + s(\text{Longitude}_i, \text{Latitude}_i)$$

Modélisation de la présence-absence des poissons (AVN et SVN) lors du relevé hydroacoustique

L'équation 4 a été modifiée afin d'établir le modèle de présence-absence pour les poissons AVN :

$$\begin{aligned} \text{logit}(\hat{\Theta}_{Vessie_{i,j}}) = & \hspace{15em} (10) \\ & \alpha_{0_{i,j}} + \alpha_1 \text{Année} + \delta_1 s(\text{Température}_{i,j}) + \delta_2 s(\text{Bathymétrie}_i) \\ & + \delta_3 s(\text{Distance de la côte}_i) + \delta_4 s(\text{Longitude}_i, \text{Latitude}_i) \end{aligned}$$

La même procédure a été utilisée pour les données de poissons SVN afin de gérer la présence-absence des poissons et la surabondance des zéros.

Les modèles pour analyser la répartition spatiale des deux classes de poissons ont été évalués en même temps dans un cadre hiérarchique. En conséquence, la répartition spatiale de l'abondance des poissons SVN était conditionnée sur l'abondance des poissons AVN. L'information, et par extension l'incertitude, contenue dans chaque jeu de données se déplaçait librement entre les deux modèles et ces derniers étaient donc codépendants. L'approche utilisée supposait implicitement que les facteurs expliquant la biomasse des poissons dans les profondeurs de 10 à 40 m étaient similaires à ceux observés dans la zone 0-10 m de la colonne d'eau. Puisque la zone 0-10 m représente la bande de profondeur la plus importante pour la recherche de nourriture par le fou, une valeur NASC moyenne a été estimée pour chaque cellule de chaque année entre 0 et 10 m de profondeur en se basant sur les observations recueillies à une profondeur entre 10 et 40 m.

Le modèle de biomasse relative des poissons a été estimé dans un cadre bayésien à l'aide d'une stratégie d'échantillonnage hamiltonienne de Monte-Carlo (HMCMC) dans le langage de modélisation Stan (Hoffman et Gelman, 2014). Le modèle a utilisé une chaîne qui a fonctionné pour 750 itérations, avec les 250 premiers échantillons considérés comme une période d'adaptation et rejetés. L'analyse des données et le traitement des résultats ont

été réalisés à l'aide du logiciel R (R development core team, 2015) via la librairie rstan (Stan Development Team, 2013). La convergence a été contrôlée à l'aide du facteur de réduction à échelle divisée (Gelman *et al.*, 2013). La performance des modèles spatiaux prédictifs des poissons AVN et SVN en 2012 et 2013 (équations 6 et 9) a été évaluée en traçant les valeurs prédites en fonction des valeurs observées des poissons. Les sommes des résidus de Pearson au carré ont aussi été utilisées pour évaluer l'ajustement des modèles par l'intermédiaire de contrôles prédictifs postérieurs ($P = 0,538$; Kéry, 2010; Kéry et Schaub, 2011). Une fois le modèle établi, seulement les valeurs NASC prédites ont été utilisées pour faire les prédictions de la biomasse relative des poissons AVN et SVN, afin d'éviter le bruit des données observées de 2012 et 2013.

Il est important de préciser que les prédictions représentaient un potentiel d'habitat ainsi qu'une biomasse « relative » du poisson et non pas de « réelles » abondances de poissons. Nous prédisions donc quelle était la biomasse théorique des poissons si la cellule était occupée (présence de poissons). Pour cette raison, seulement les valeurs NASC des années 2012 et 2013 ont été comparées quantitativement entre elles, alors que les prédictions obtenues pour les autres années (sans relevés acoustiques) ont été transformées en valeurs absolues afin de les comparer qualitativement.

Afin de comparer les prédictions de la biomasse relative moyenne (NASC) de 2012 et 2013 (annexe IV), la variation moyenne d'abondance de poissons de chaque cellule entre ces deux années a été établie. Cette variation dans l'espace a été obtenue en soustrayant la valeur de la biomasse relative de 2012 à celle de 2013 pour chaque cellule et en divisant par la suite la valeur obtenue par la biomasse relative de 2012. Les prédictions des valeurs NASC des différentes années (2008 à 2014) ont été établies en utilisant les valeurs de 2012 comme références. Ainsi, les prédictions de la biomasse relative moyenne des poissons pour les années sans relevé hydroacoustique ont été réalisées en produisant des prédictions pour 2012 (où les valeurs NASC sont connues), mais en utilisant les données de température de l'année en cause. Le terme « qualité d'habitat » devient alors plus adéquat que « biomasse », car les données hydroacoustiques, et par le fait même les valeurs NASC, de ces années sont absentes.

Les prédictions obtenues ont été divisées par la valeur maximale (années confondues) afin d'obtenir une abondance relative comparable entre les années.

1.3 RÉSULTATS

1.3.1 Modèle prédictif de l'abondance des poissons, estimée à l'aide des données observées lors du relevé hydroacoustique

Suite à l'évaluation de la performance des modèles spatiaux prédictifs des poissons AVN et SVN en 2012 et 2013, aucune preuve d'un manque d'ajustement du modèle n'a été constatée. Pour les deux classes de poissons (AVN et SVN), les fortes valeurs prédites se retrouvaient toutefois un peu plus fréquemment en dessous de la ligne pointillée (représentant un modèle « parfait » où les prédictions correspondaient aux observations, figure 3). Les mesures prédites NASC élevées avaient ainsi tendance à être sous-estimées par le modèle. La présence d'une surestimation des faibles valeurs a aussi été remarquée. Un patron légèrement sigmoïdale semblait ainsi être présent. Toutefois, pour les données de poissons AVN et SVN, la distribution des résidus était symétrique et fortement regroupée autour de zéro, indiquant que les modèles performaient bien dans l'ensemble.

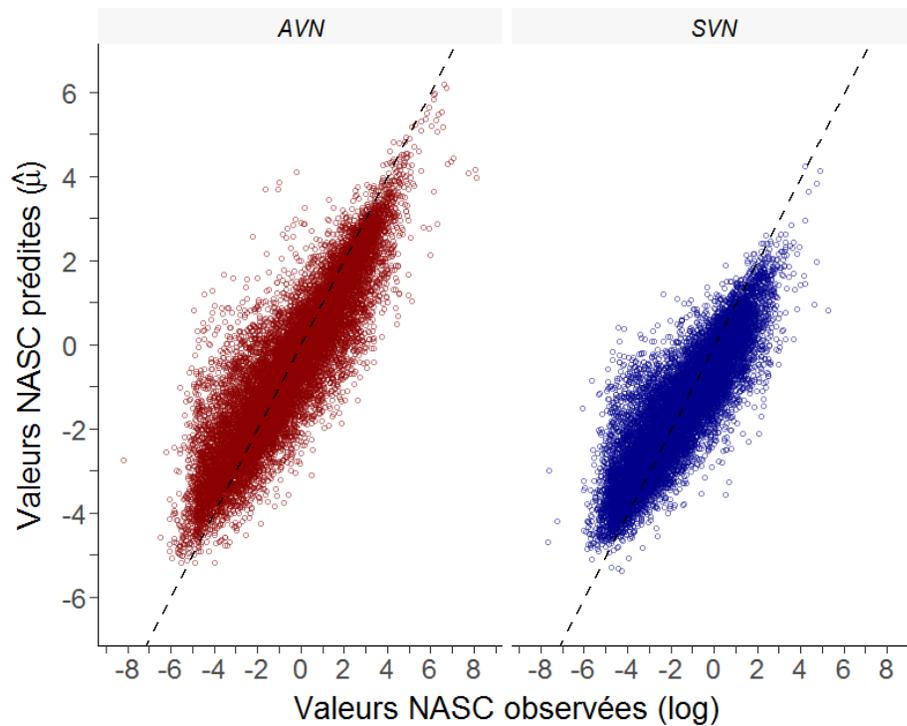


Figure 3 : Performance du modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM) selon les valeurs d'abondance prédites par le modèle et les valeurs observées (sous forme logarithmique) des poissons sans vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) à une profondeur de 10 à 40 m dans l'estuaire marin et le golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013. La mesure NASC représente une biomasse relative par unité de surface. Les variables explicatives du modèle pour les poissons AVN sont : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction longitude-latitude et l'année. Les variables explicatives du modèle pour les poissons SVN sont les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. La ligne pointillée représente l'adéquation parfaite des prévisions et des observations.

Influence de la variable *température* dans le modèle prédictif de l'abondance des poissons AVN et SVN

Le modèle prédictif de la présence/absence des poissons AVN et SVN en fonction de la température démontrait une augmentation rapide de la probabilité de présence des poissons à mesure que la température augmentait jusqu'à environ 7 °C (figure 4a). Par la suite, la relation pour les poissons SVN se stabilisait avec un plateau et un maximum de leur présence de 0,8607. Cinq très fortes valeurs contribuaient à la formation de ce plateau. Pour sa part, la probabilité de présence des poissons AVN était stable à 0,9800 jusqu'à ce que la température atteigne 14 °C et diminuait par la suite. La moyenne de la présence pour les poissons AVN était de 0,8335 (intervalle de confiance à 95 % [IC 95 %] = 0,1841 – 0,9866) et celle des poissons SVN était de 0,6597 (IC 95 % = 0,0673 – 0,8607).

Avec une moyenne de 0,2227 NASC (IC 95 % = 0,0198 – 0,4315), la température de l'eau jouait un rôle positif marginal dans l'abondance des poissons SVN lorsqu'ils étaient présents (figure 4a). Les valeurs augmentaient légèrement avec l'augmentation de la température. Par contre, ce patron était certainement influencé par quatre valeurs extrêmes de biomasse relative moyenne de poissons SVN à haute température en 2013. Au contraire, la biomasse relative moyenne des poissons AVN était fortement influencée par la température. La prédiction de l'abondance moyenne des poissons AVN augmentait rapidement avec la température jusqu'à atteindre un maximum de 3,4760 NASC près de 12 °C, pour ensuite diminuer brusquement jusqu'en dessous de 0,5000 NASC. La moyenne des poissons AVN de 1,2040 NASC (IC 95 % = 0,0658 – 3,4760) était cinq fois plus élevée que celle des poissons SVN et le maximum NASC atteint était de huit fois supérieur.

Influence de la variable *bathymétrie* dans le modèle prédictif de l'abondance des poissons

Il y avait une grande stabilité dans la probabilité de présence des poissons AVN face à la bathymétrie du Saint-Laurent (figure 4b). La moyenne de la variable réponse des poissons

AVN était de 0,9503 NASC pour un faible intervalle de confiance de 95 % de 0,9261 à 0,9695 dans tout le continuum du profil bathymétrique. La bathymétrie avait un effet très marginal sur la probabilité de présence des poissons SVN, à cause du grand intervalle de confiance de cette variable. La moyenne de la probabilité de présence des poissons SVN était de 0,7503 NASC (IC 95 % = 0,5774 – 0,9660).

La relation entre la bathymétrie et la probabilité d'abondance moyenne (prédiction NASC) des poissons AVN présentait une tendance à un optimum de 1,75 NASC à une bathymétrie de 200 m (figure 4b). La relation était toutefois très incertaine à plus de 300 m par un manque d'observations dans les régions aussi profondes. La moyenne de la prédiction de la biomasse relative des poissons AVN était de 1,2860 NASC (IC 95 % = 0,5687 – 3,7470). La bathymétrie ne s'avérait pas un facteur important pour la prédiction de la biomasse des poissons SVN avec une moyenne (0,2703 NASC) et une variance (IC 95 % = 0,1743 et 0,8420) plutôt faibles.

Influence de la variable *distance de la côte* dans le modèle prédictif de l'abondance des poissons

Que ce soit pour la présence ou l'abondance des poissons AVN et SVN, la relation entre la variable réponse et la distance de la côte s'est avéré linéaire avec une pente près de zéro (figure 4c). La présence des poissons SVN était caractérisée par une moyenne de 0,7499 NASC (IC 95 % = 0,5603 – 0,9070) et celle des poissons AVN était de 0,9495 (IC 95 % = 0,9175– 0,9704). La prédiction d'abondance moyenne pour les poissons SVN était de 0,2628 NASC (IC 95 % = 0,1839 – 0,4190), alors que celle des poissons AVN était trois fois plus élevée avec une moyenne de 1,5230 NASC (IC 95 % = 0,9232 – 2,6070). Toutefois, dans tous les cas, la variation de la prédiction de la présence et de l'abondance des poissons était très faible avec une pente nulle ou un intervalle de confiance très grand.

Influence de la variable *année* dans le modèle prédictif de l'abondance des poissons

Un effet de l'année était présent pour l'abondance et la présence prédites des poissons AVN et SVN, puisqu'aucun intervalle de confiance ne contient la valeur zéro. Pour la probabilité de présence prédite des poissons SVN, la variance était faible entre les années (figure 4d). La moyenne de la probabilité de présence de ces poissons était de 0,7391 NASC (IC 95 % = 0,6364 – 0,8203) pour 2012 et de 0,7755 NASC (IC 95 % = 0,6492 – 0,8493) pour 2013. Ceci représentait une augmentation moyenne de la présence des poissons SVN de 4,83 % (IC 95 % = 2,50 % – 8,07 %) de 2012 à 2013. Bien que la variance intra-année de la présence des poissons AVN ne fût pas considérable (faible intervalle de confiance), une dissemblance plus marquée était présente entre les années. Avec une moyenne de 0,9510 NASC (IC 95 % = 0,9186 – 0,9746) en 2012 et de 0,8530 NASC (IC 95 % = 0,7705 – 0,9130) en 2013, une diminution moyenne de la présence des poissons AVN de 10,32 % (IC 95 % = -13,45 % – -7,33 %) était observée.

Comparativement à la probabilité de la présence, la taille de l'effet de l'année était plus grande pour l'abondance des deux classes de poissons (figure 4d). Chez la population des poissons SVN, une diminution prédite par cellules de 27,07 % (IC 95 % = -31,77 % – -21,88 %) était présente en 2013 par rapport à 2012. L'abondance moyenne des poissons SVN en 2012 était de 0,2543 NASC (IC 95 % = 0,1935 – 0,3396) et de 0,1853 NASC (IC 95 % = 0,1381 – 0,2503) en 2013. Pour une même année, la moyenne des prédictions de la biomasse relative des poissons AVN était de quatre (2012) à cinq (2013) fois plus importante que celles des poissons SVN. Une dissimilitude existait également entre les années pour les poissons AVN. La moyenne des prédictions de biomasse relative prédite des poissons AVN était deux fois plus importante en 2012 (moyenne = 1,425 NASC ; IC 95 % = 1,0280 – 2,1250) par rapport à 2013 (moyenne = 0,6975 NASC ; IC 95 % = 0,4767 – 1,0540). Les poissons AVN s'avéraient ainsi plus affectés par l'année que les SVN avec une diminution moyenne par cellule de la biomasse relative de 51,05 % (IC 95 % = -51,05 % – -47,79 %).

Influence de la variable *interaction longitude-latitude* dans le modèle prédictif de l'abondance des poissons

La probabilité de présence des poissons SVN semblait être affectée principalement par la longitude (figure 5). En effet, la probabilité de présence des poissons SVN a atteint son maximum à l'ouest et à l'est de la zone d'étude, alors qu'on remarquait une diminution de la probabilité au centre du golfe Saint-Laurent. La moyenne de cette probabilité était de 0,7254 (IC 95 % = 0,5588 – 0,9699). Contrairement aux poissons SVN, la probabilité de présence des poissons AVN semblait forte dans l'ensemble du golfe Saint-Laurent, mais rencontrait une baisse importante aux extrêmes sud-ouest et sud-est. Ceci se reflétait par la moyenne de la probabilité de présence plutôt élevée (0,8787 NASC) et la grande variabilité (IC 95 % = $0,0013 \times 10^{-3}$ – 0,9994) de la variable réponse.

En ce qui a trait à l'abondance des poissons selon l'interaction de la longitude et de la latitude, un grand écart de densité existait entre les deux classes de poissons SVN et AVN (figure 5). En effet, la moyenne de l'abondance prédite des poissons AVN (1,7280 NASC) était cinq fois plus élevée que celle des poissons SVN (0,2925 NASC). De même, l'intervalle de confiance des poissons AVN (IC 95 % = $0,0068 \times 10^{-2}$ – 20,8800) était près de vingt fois plus important que celui des poissons SVN (IC 95 % = 0,1038 – 1,0920). La variation de la biomasse relative dans l'espace était toutefois sensiblement identique pour les deux groupes de poissons. Le modèle prédisait que les poissons SVN atteignaient leur plus forte biomasse à l'extrême nord-ouest et au sud-est de la zone d'étude, tandis qu'il s'agissait de l'extrême nord-ouest et nord-est pour les poissons AVN. Il y avait cependant une incertitude considérable pour la relation entre les prédictions d'abondance de poissons et de l'interaction longitude-latitude par la présence de grands intervalles de confiance.

Influence de la variable *relation entre les poissons AVN et SVN* dans le modèle prédictif de l'abondance des poissons

La présence des poissons SVN a augmenté avec la présence des poissons AVN de façon presque linéaire pour un facteur près de 1 : 1 (figure 6). La moyenne prédite de la présence des poissons SVN était de 0,7234 NASC (IC 95 % = 0, 3348 – 0, 9348). Selon le modèle prédictif, la biomasse relative moyenne des poissons SVN augmentait également avec celle des poissons AVN, mais selon une relation plutôt exponentielle. La moyenne prédite de la biomasse relative des poissons SVN était de 0,6424 NASC (IC 95 % = 0, 0160 – 4,2030).

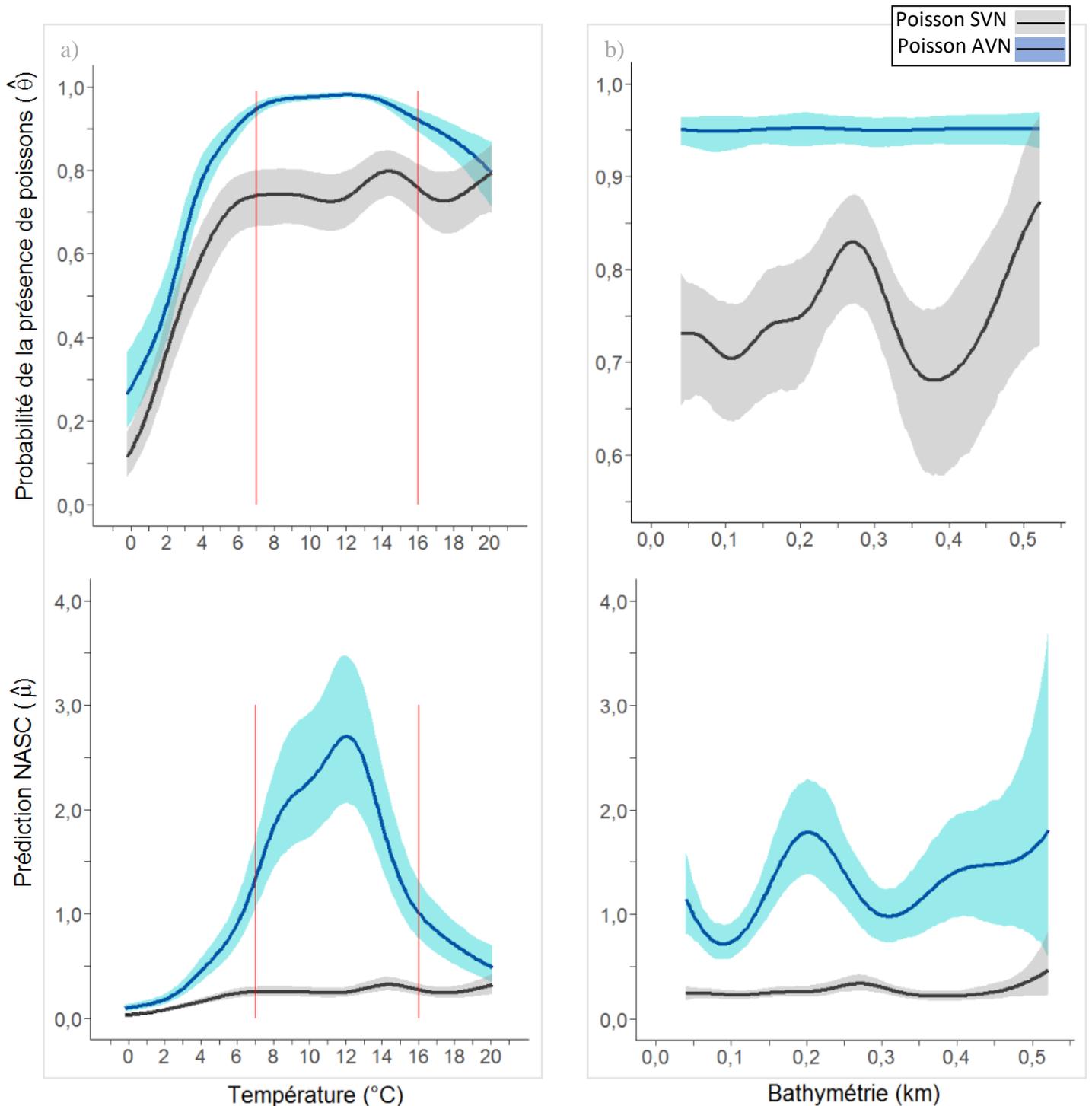


Figure 4 : Prédictions moyennes de la probabilité de présence ($\hat{\theta}$) et d'abondance NASC ($\hat{\mu}$, représente une biomasse relative par unité de surface) des poissons sans vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) pour une profondeur de 10 à 40 m dans l'estuaire marin et le golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013 selon différentes variables explicatives d'un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). Les variables du modèle pour les poissons AVN étaient : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction longitude-latitude et l'année. Les variables du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. Les ombrages gris et bleu correspondent à un intervalle de confiance de 95 %.

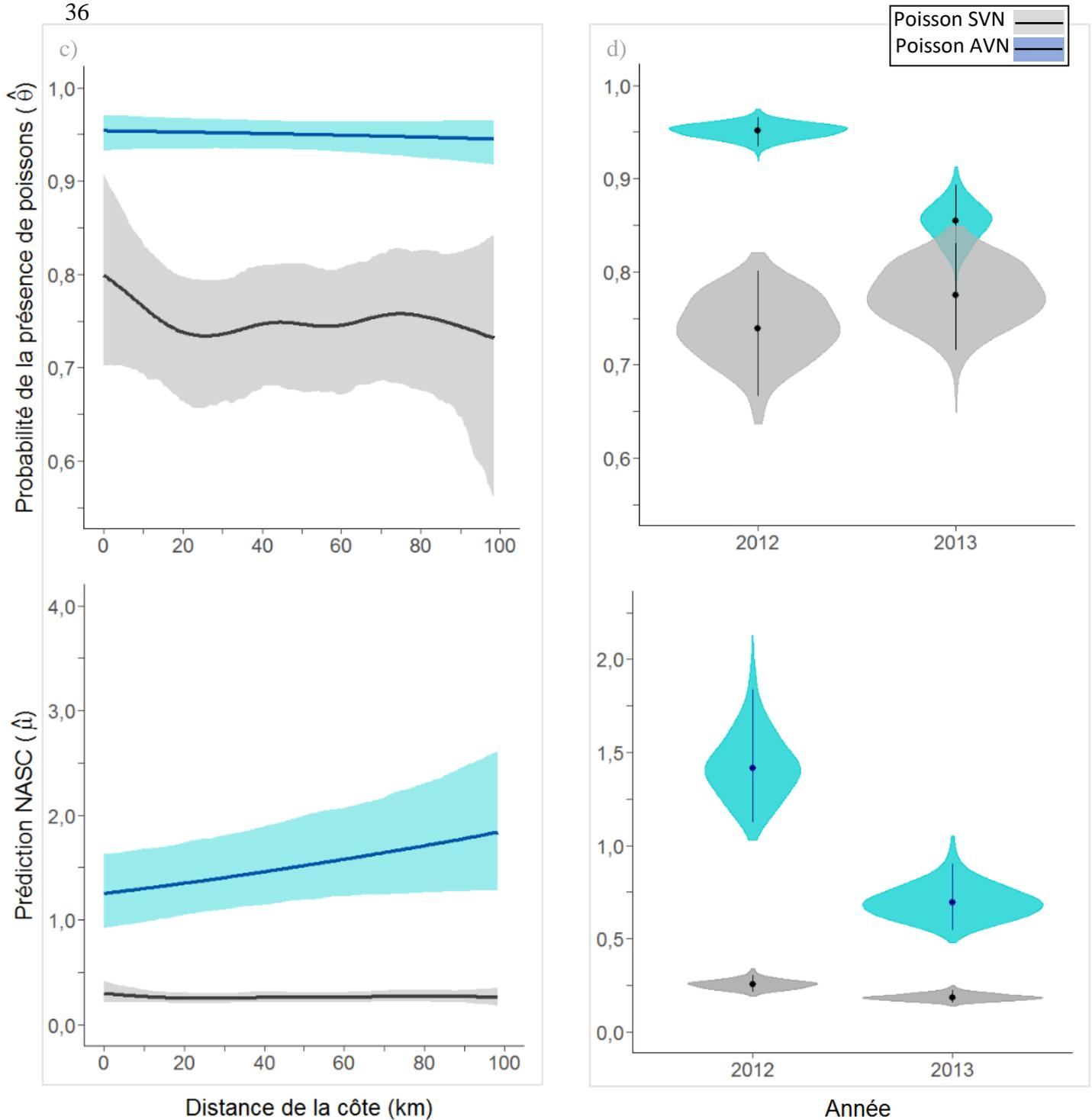


Figure 4 (suite) : Prédictions moyennes de la probabilité de présence ($\hat{\theta}$) et d'abondance NASC ($\hat{\mu}$, représente une biomasse relative par unité de surface) des poissons sans vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) pour une profondeur de 10 à 40 m dans l'estuaire marin et le golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013 selon différentes variables explicatives d'un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). Les variables du modèle pour les poissons AVN étaient : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction longitude-latitude et l'année. Les variables du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. Les ombrages gris et bleu correspondent à un intervalle de confiance de 95 %.

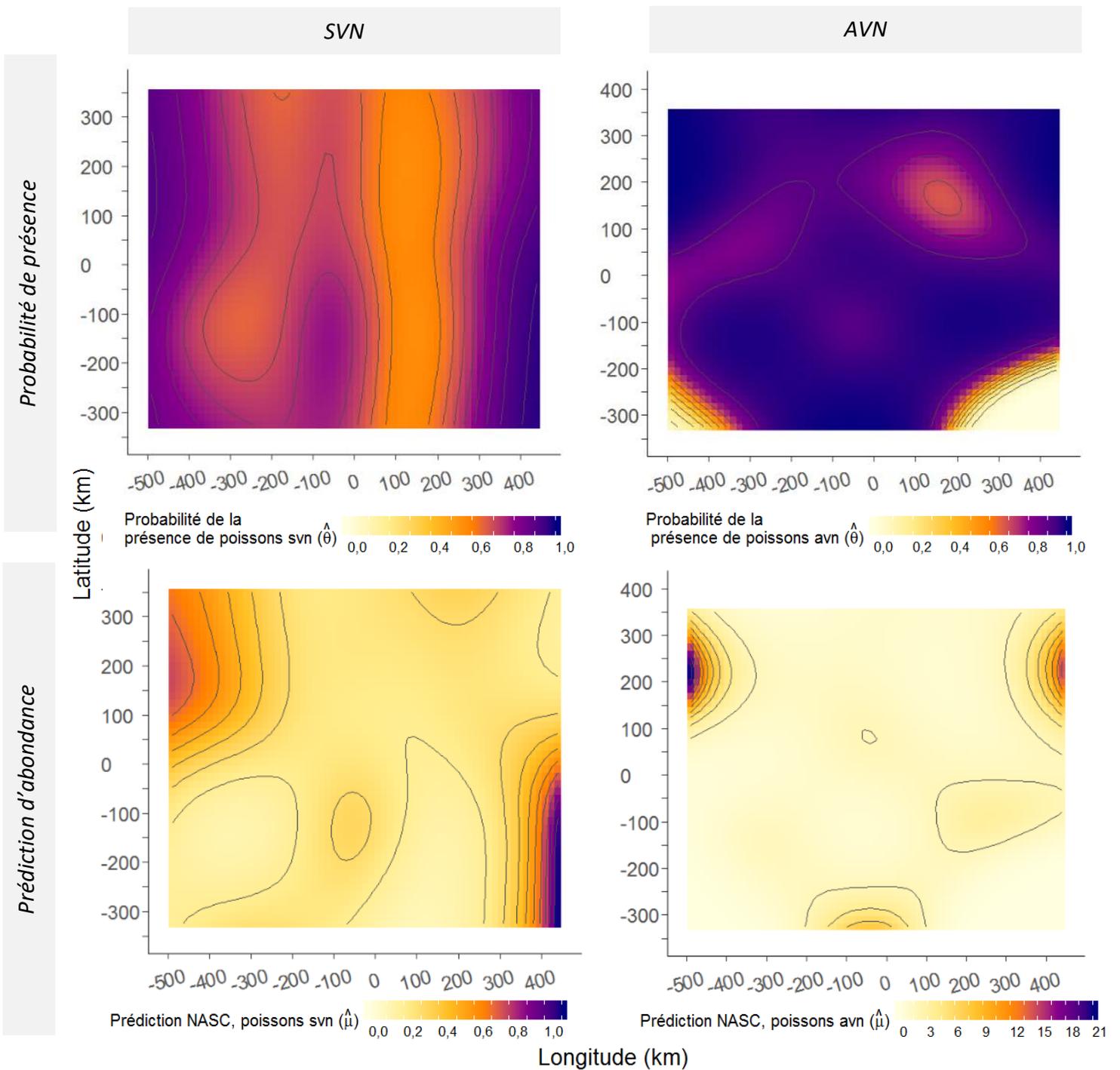


Figure 4 : Prédiction moyenne de la probabilité de présence ($\hat{\theta}$) et d'abondance NASC ($\hat{\mu}$, représente une biomasse relative par unité de surface) des poissons sans vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) pour une profondeur de 10 à 40 m dans l'estuaire marin et le golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013, selon l'interaction de la latitude-longitude d'un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). Les variables explicatives du modèle pour les poissons AVN étaient : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction longitude-latitude et l'année. Les variables explicatives du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. La coordonnée 0,0 représente le centre de la zone d'étude.

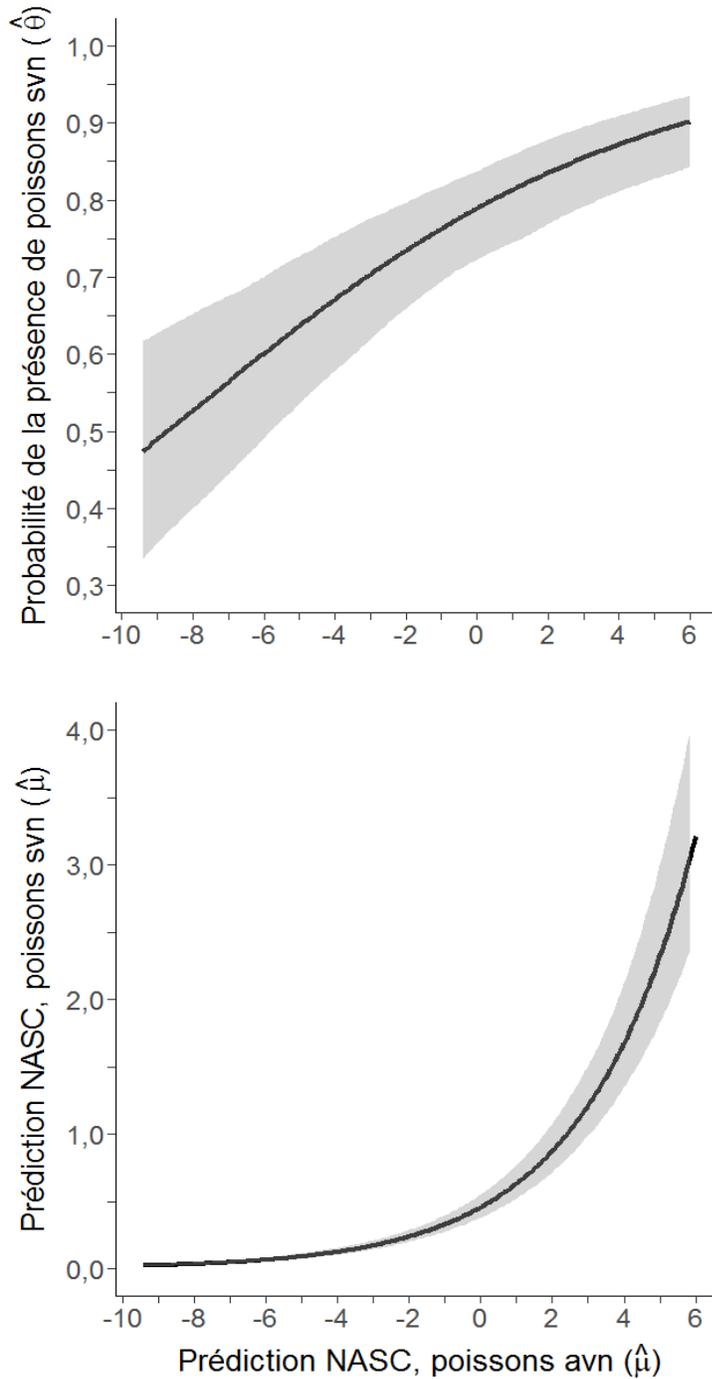


Figure 5 : Prédictions moyennes de la probabilité de présence ($\hat{\theta}$) et d'abondance NASC ($\hat{\mu}$, représente une biomasse relative par unité de surface) des poissons sans vessie natatoire (SVN) pour une profondeur de 10 à 40 m dans l'estuaire marin et le golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013, selon la variable de la prédiction des mesures NASC des poissons avec une vessie natatoire (AVN) d'un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). Les variables explicatives du modèle étaient : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction longitude-latitude, l'année et la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. Les ombrages gris correspondent à un intervalle de confiance de 95 %.

1.3.2 Prédictions spatiales de la biomasse relative des poissons, selon les modèles prédictifs de l'abondance des poissons

Variation spatiale annuelle des prédictions NASC des poissons entre 2012 et 2013

La variation moyenne dans l'espace de l'abondance des poissons SVN de 2012 à 2013 était de 40,42 % (figure 7). Une augmentation maximale de l'abondance prédite de 568,40 % se concentrait sur une grande superficie du plateau madelinien. Ainsi, cette zone renfermait davantage de poissons en 2013 qu'en 2012. Quelques cellules à l'embouchure du fjord du Saguenay se caractérisaient également par des prédictions largement plus élevées en 2013 qu'en 2012, de même qu'au niveau du chenal Esquiman. La diminution maximale de la biomasse relative des poissons SVN de 2013 par rapport à 2012 était en moyenne de 98,01 %. Les zones de diminution d'abondance (moins de poissons en 2013 qu'en 2012) se situaient principalement près des côtes. Elles se retrouvaient au niveau de l'estuaire, tout autour de l'île d'Anticosti, de la cuvette de Mécatina, ainsi qu'au sud de l'Î-P-E et au sud-ouest de Terre-Neuve.

La variation moyenne dans l'espace de l'abondance des poissons AVN de 2012 à 2013 était de 52,87 % (figure 7). Les zones d'augmentation des prédictions NASC des poissons SVN différaient davantage des poissons AVN. Les augmentations de biomasse relative prédite des poissons AVN en 2013 se situaient de façon généralisée dans l'ensemble du golfe du Saint-Laurent. Des zones d'augmentations d'abondance de poissons s'avéraient encore plus importantes au centre du golfe, dont un maximum de 371,04 % plus élevé en 2013 qu'en 2012, entre la pointe sud-est de l'île d'Anticosti et de la pointe nord-est des Îles-de-la-Madeleine. Le centre du golfe était donc marqué par une plus forte concentration de poissons en 2013. Les zones de diminution d'abondance de 2013 par rapport à 2012 se situaient, comme pour les poissons SVN, principalement le long des côtes, mais couvraient une superficie plus petite. On a remarqué une diminution de la biomasse relative prédite le long des côtes de l'estuaire, de la Côte-Nord au niveau de l'île d'Anticosti et de la cuvette de Mécatina, ainsi que dans la région au sud de l'Île-du-Prince-Édouard (Î-P-E) et au sud-ouest de Terre-Neuve. Ces deux dernières régions n'ont toutefois pas été bien couvertes par

l'échantillonnage acoustique en bateau (annexe 3), augmentant le risque d'erreur. Une diminution maximale de l'abondance des poissons AVN jusqu'à 95,10 % a été notée à certains endroits. L'abondance des poissons était donc presque absente à ces endroits en 2013 par rapport à 2012 (figure 7).

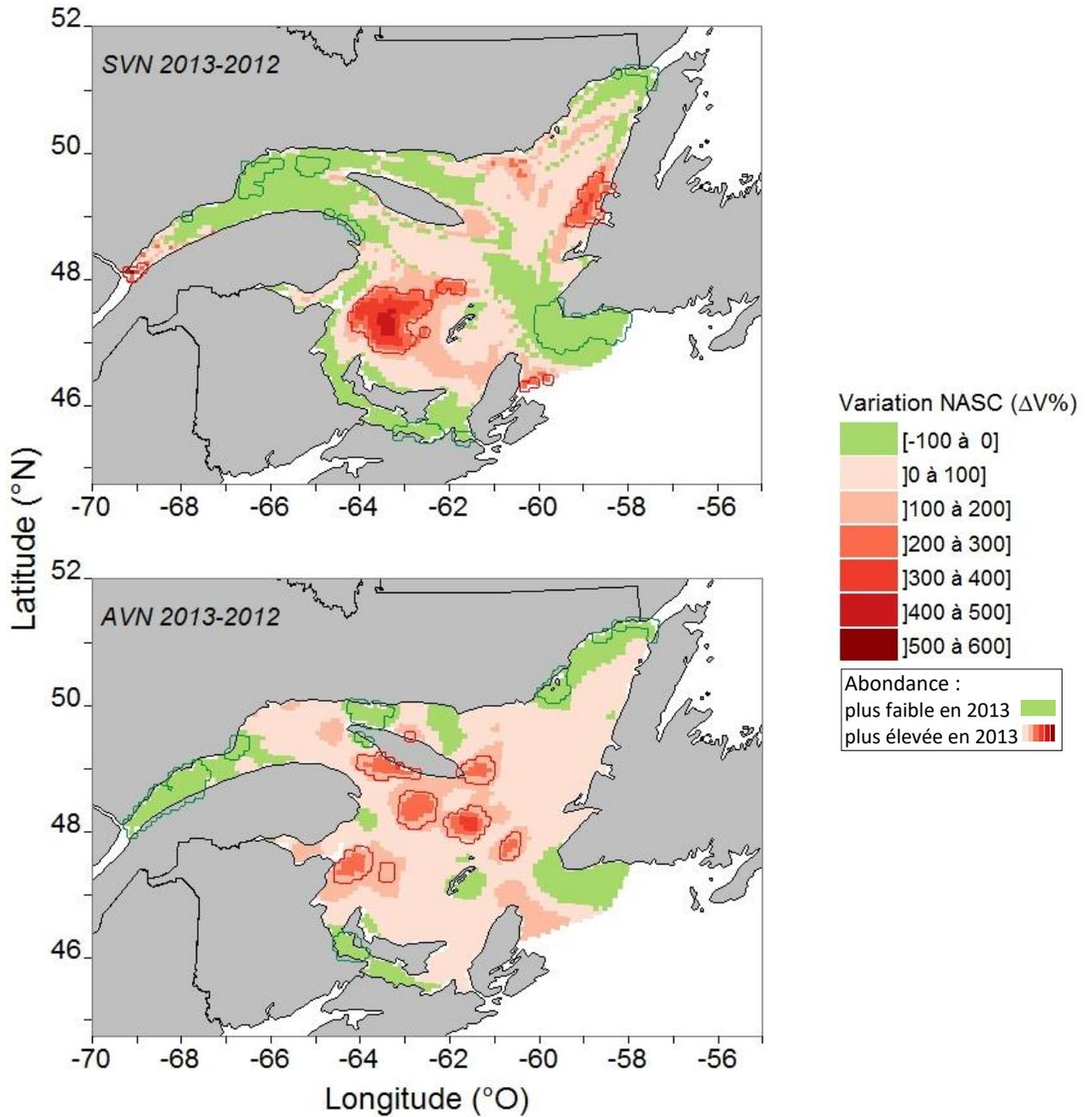


Figure 6 : Cartographie du pourcentage de la variation spatiale, $\Delta V\%$, des prédictions de la biomasse relative moyenne, NASC, des poissons sans vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) à une profondeur de la colonne d'eau de 0 à 10 m dans l'estuaire marin et le golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013, selon un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). Les variables explicatives du modèle pour les poissons AVN étaient : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction de la longitude et de la latitude et l'année. Les variables explicatives du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction NASC des poissons AVN. Une résolution de 8 km^2 est utilisée. Les polygones rouges correspondent au quantile de 5 % des valeurs les plus élevées et les verts au quantile de 5 % des valeurs les plus faibles.

Variation spatiale annuelle de l'abondance relative des poissons de 2008 à 2014

On a remarqué une variation spatiale de la prédiction de la qualité de l'habitat, et par le fait même de l'abondance relative moyenne prédite, des poissons de 2008 à 2014. Pour chaque année, la prédiction moyenne de la qualité de l'habitat des poissons AVN s'avérait de 1,5 (pour 2012, figure 8) à 2,4 fois (pour 2013, figure 8) plus élevée que celle des poissons SVN. En effet, parmi toutes les années étudiées, la moyenne prédite d'abondance relative des poissons SVN ne dépassait pas 0,0821. La moyenne des poissons AVN s'est cependant révélée également faible avec des valeurs allant de 0,1261 (pour 2012) à 0,1818 (pour 2011). Mis à part les années 2008 et 2014, où les maximums d'abondance relative des poissons SVN étaient de deux à dix fois plus élevés que les autres années et similaires à ceux des poissons AVN, les maximums les plus élevés étaient atteints chez les poissons AVN. La variation d'abondance relative intra-année était davantage marquée pour les poissons AVN dus à l'écart généralement important entre les valeurs minimales et maximales.

Selon les prédictions du modèle, on a remarqué certaines zones du Saint-Laurent où l'abondance relative des poissons AVN s'avérait toujours supérieure à la moyenne (figure 8). Il s'agissait des eaux près des côtes de la pointe gaspésienne, du Nouveau-Brunswick et de l'Î-P-É ainsi qu'au niveau du centre du golfe. Chez les poissons SVN, on observait chaque année les valeurs d'abondance relative les plus élevées dans une zone particulière ; l'estuaire. Le détroit de Belle Isle représentait aussi une zone récurrente de grande abondance de poissons AVN et SVN, si on faisait abstraction des années où les données étaient manquantes. Au contraire, les eaux près de l'île d'Anticosti présentaient une qualité d'habitat très variable au fil des ans. Chez les poissons SVN, on observait les valeurs d'abondance relative les plus élevées du Saint-Laurent environ une année sur trois, soit 2008, 2011 et 2014. Pour les poissons AVN, 2012 était la seule année où ne se retrouvaient pas les plus fortes valeurs de prédictions dans les eaux près de l'île.

En 2009, 2010 et 2013, les valeurs d'abondance des poissons SVN et leur répartition se ressemblaient fortement. Ces trois années se caractérisaient par une abondance relative faible des poissons SVN pour l'ensemble du Saint-Laurent, avec les moyennes et les

maximums les plus petits de toutes les années. Seules les cellules se situant dans l'estuaire dépassaient une valeur d'abondance relative de 0,1. En ce qui a trait aux autres années (2008, 2011, 2012 et 2014) chez les poissons SVN, les valeurs d'abondance relative ne dépassaient pas 0,1 pour la majorité du Saint-Laurent. Cependant, des zones de fortes abondances existaient à quelques endroits, comme dans l'estuaire, au nord-ouest du golfe et dans le détroit de Belle Isle.

L'année 2012 se démarquait des autres années par une plus faible abondance relative moyenne des poissons AVN, particulièrement au centre et au nord-est du golfe (figure 8). Les valeurs prédites d'abondance relative des poissons SVN étaient également moins élevées par rapport aux autres années au sud du golfe, alors qu'elles s'avéraient considérablement supérieures dans l'estuaire et dans le détroit de Belle Isle. La moyenne et la médiane des valeurs d'abondance relative rencontrée en 2012 étaient les plus faibles parmi toutes les années.

L'année 2014, chez les poissons SVN, se caractérisait par une abondance faible inférieure à 0,1 généralisée dans le Saint-Laurent ainsi que plusieurs petites zones d'abondance relative élevée parsemées ici et là. Ces zones se situaient près des côtes un peu partout dans le Saint-Laurent, mais particulièrement dans la portion nord, soit dans l'estuaire, autour de l'île d'Anticosti et vers le détroit de Belle Isle. Ainsi, un très grand écart de 0,9999 séparait les valeurs minimales et maximales. L'abondance relative des poissons AVN se caractérisait également par une distribution étendue de valeurs se situant entre le minimum et la moyenne, entrecoupée par de petites superficies d'abondance élevée jusqu'à un maximum de 1,00. Ces zones d'abondance s'observaient aux mêmes endroits que pour les poissons SVN, à l'exception de l'estuaire où on ne retrouvait pas de valeurs très élevées pour les poissons AVN.

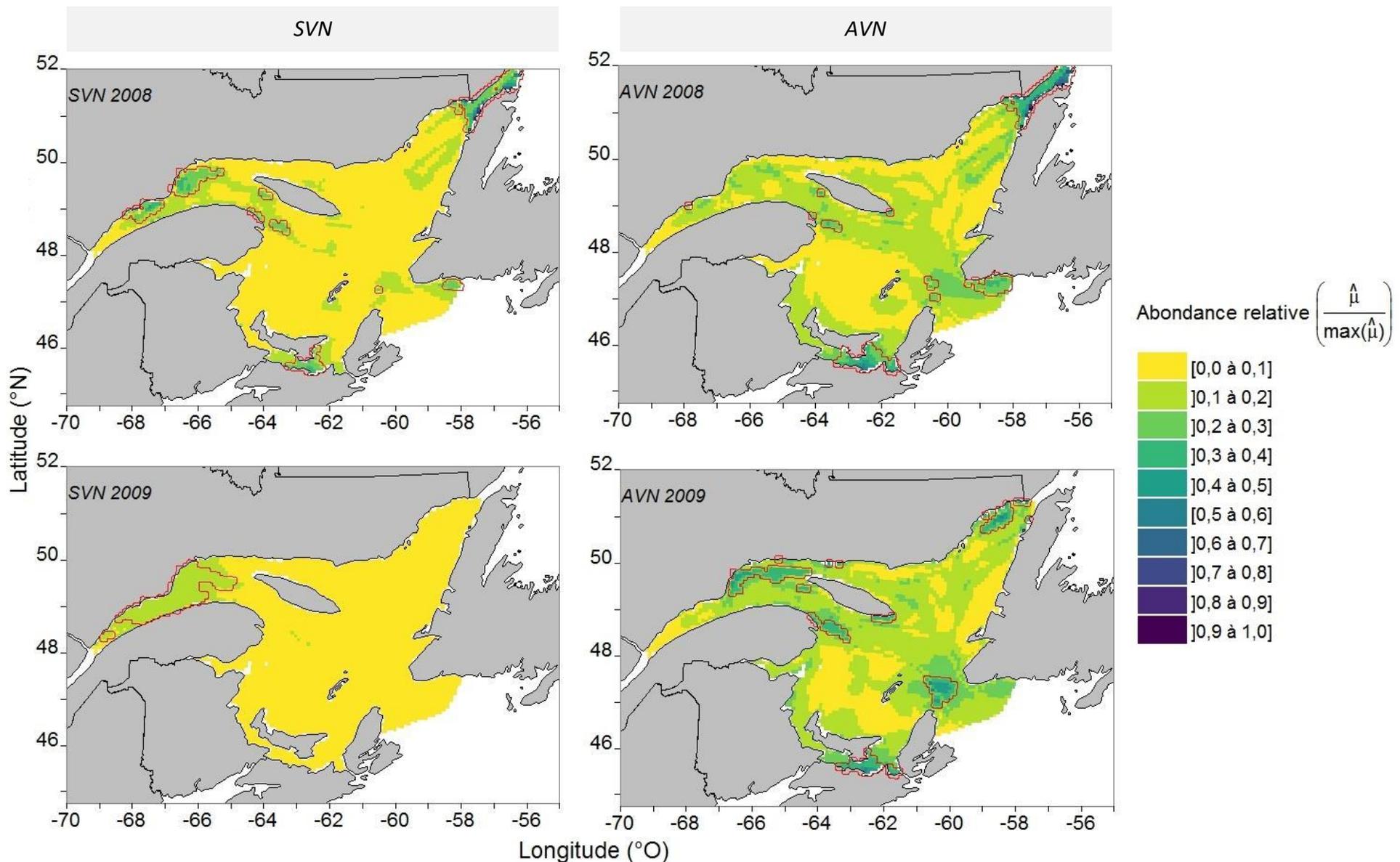


Figure 8 : Cartographie des prédictions d'abondances relatives moyennes $\left(\frac{\hat{\mu}}{\max(\hat{\mu})} \right)$ des poissons sans vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) pour la couche du 0-10 m de profondeur de l'estuaire marin et du golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2008 à 2014, selon un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). $\hat{\mu}$ représente une biomasse relative par unité de surface appelée NASC. Les variables explicatives du modèle pour les poissons AVN étaient: la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction de la longitude et de la latitude et l'année. Les variables explicatives du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. Une résolution de 8 km² est utilisée. Les polygones rouges correspondent au quantile de 5 % des valeurs les plus élevées.

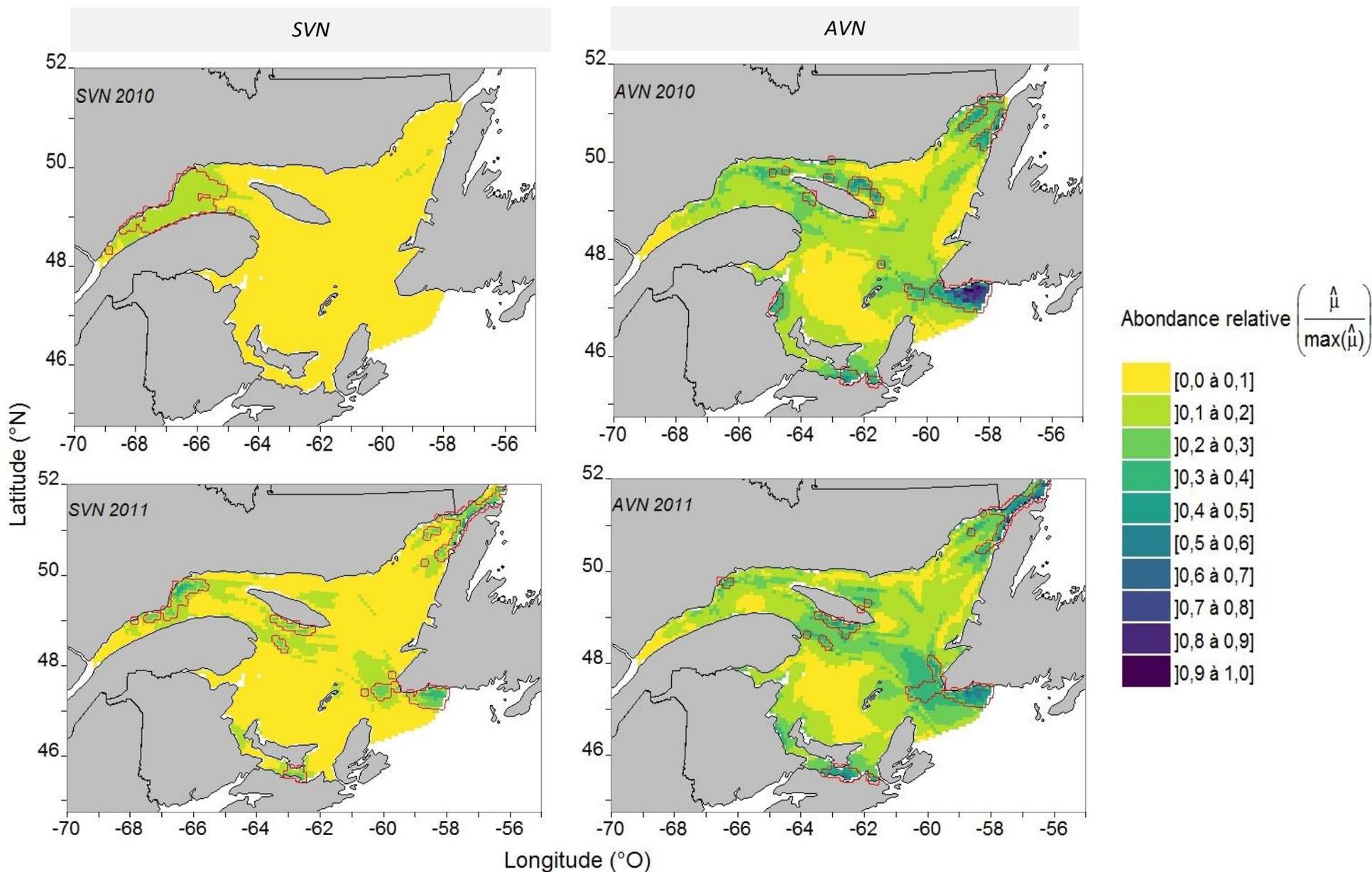


Figure 8 (suite) : Cartographie des prédictions d'abondances relatives moyennes $\left(\frac{\hat{\mu}}{\max(\hat{\mu})}\right)$ des poissons sans vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) pour la couche du 0-10 m de profondeur de l'estuaire marin et du golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2008 à 2014, selon un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). $\hat{\mu}$ représente une biomasse relative par unité de surface appelée NASC. Les variables explicatives du modèle pour les poissons AVN étaient: la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction de la longitude et de la latitude et l'année. Les variables explicatives du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. Une résolution de 8 km² est utilisée. Les polygones rouges correspondent au quantile de 5 % des valeurs les plus élevées.

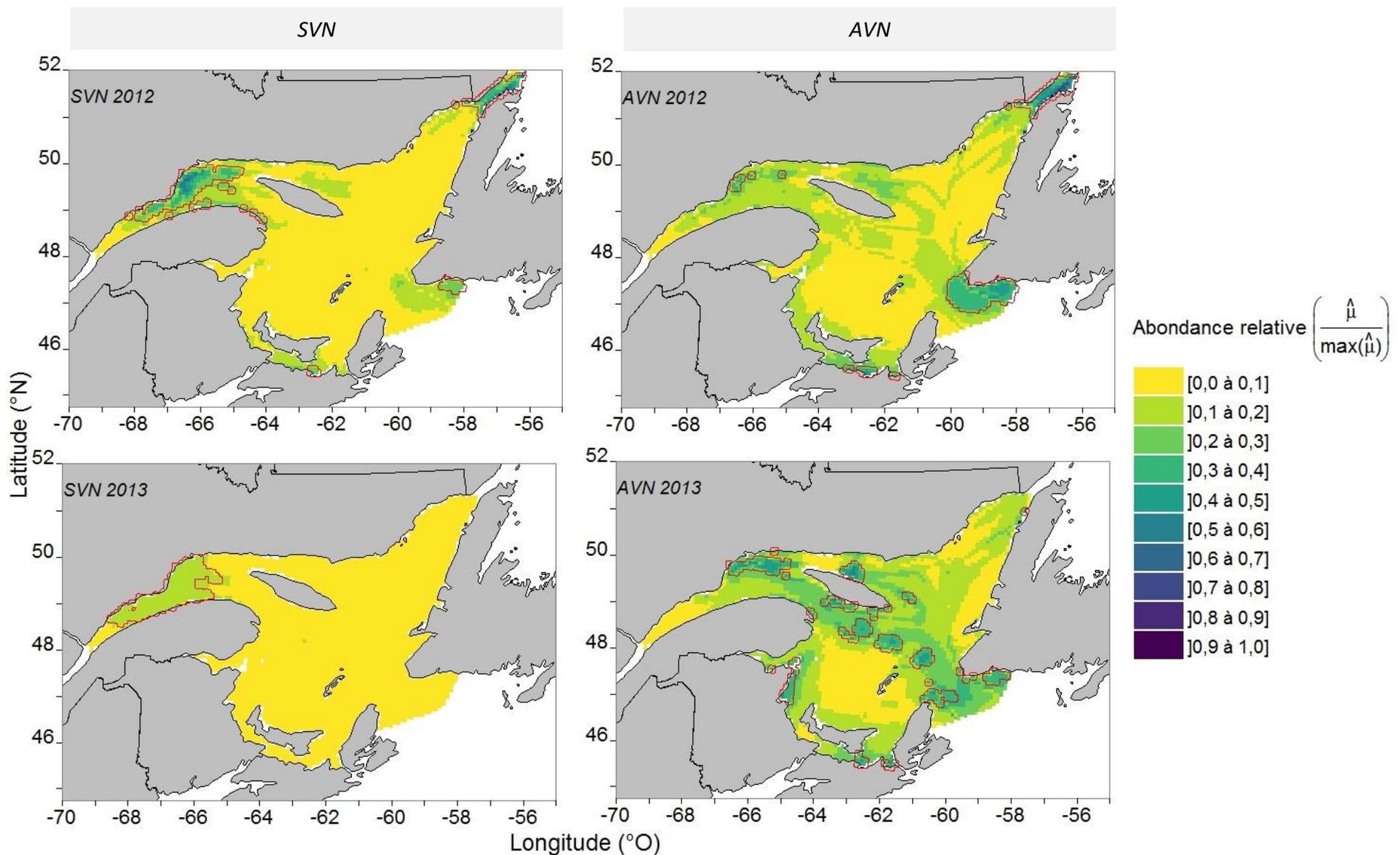


Figure 8 (suite) : Cartographie des prédictions d'abondances relatives moyennes $\left(\frac{\hat{\mu}}{\max(\hat{\mu})}\right)$ des poissons sans vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) pour la couche de 0-10 m de profondeur de l'estuaire marin et du golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2008 à 2014, selon un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). $\hat{\mu}$ représente une biomasse relative par unité de surface appelée NASC. Les variables explicatives du modèle pour les poissons AVN étaient: la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction de la longitude et de la latitude et l'année. Les variables explicatives du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. Une résolution de 8 km² est utilisée. Les polygones rouges correspondent au quantile de 5 % des valeurs les plus élevées.

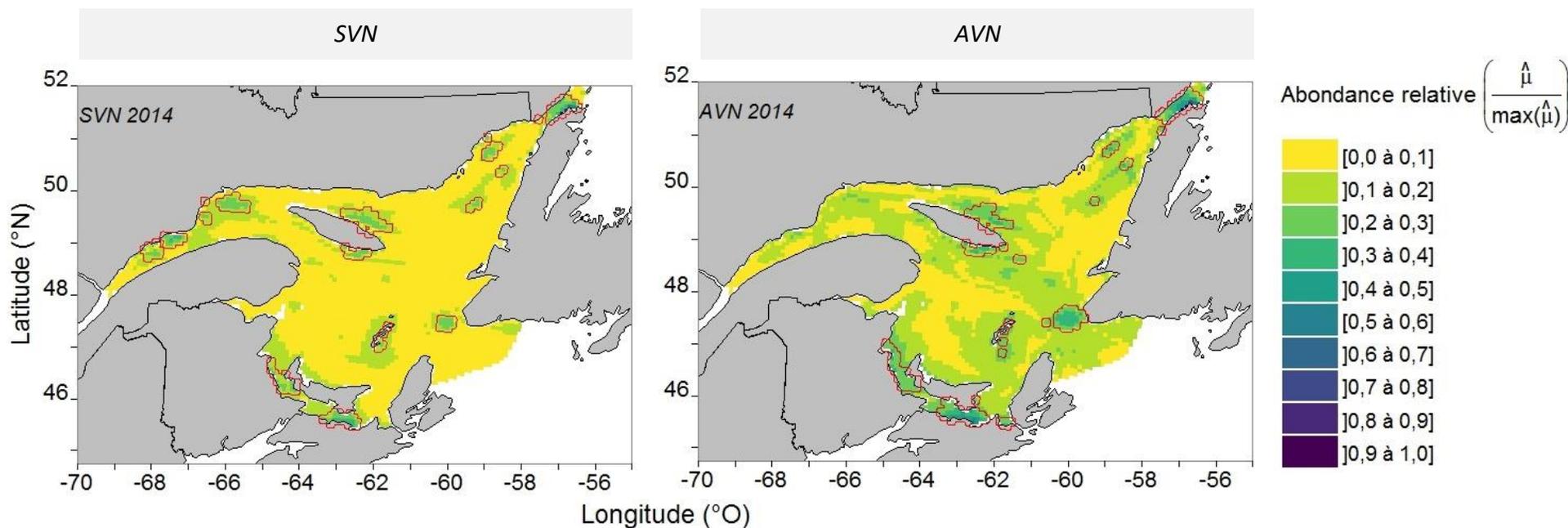


Figure 8 (suite) : Cartographie des prédictions d'abondances relatives moyennes $\left(\frac{\hat{\mu}}{\max(\hat{\mu})}\right)$ des poissons sans vessie natatoire (SVN) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN) pour la couche du 0-10 m de profondeur de l'estuaire marin et du golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2008 à 2014, selon un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). $\hat{\mu}$ représente une biomasse relative par unité de surface appelée NASC. Les variables explicatives du modèle pour les poissons AVN étaient: la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction de la longitude et de la latitude et l'année. Les variables explicatives du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. Une résolution de 8 km² est utilisée. Les polygones rouges correspondent au quantile de 5 % des valeurs les plus élevées.

1.4 DISCUSSION

Cette étude visait à déterminer le lien entre la température de l'eau du Saint-Laurent et les proies du fou de Bassan. Des modèles spatiaux prédictifs, basés sur les températures de l'eau et des données hydroacoustiques, ont été créés afin de déterminer la répartition des poissons SVN et AVN dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent, à l'intérieur des profondeurs exploitées par le fou de Bassan. À partir de ces modèles, des prédictions spatiales de la répartition et de l'abondance des poissons ont été créées pour différentes années et comparées entre elles afin de discerner l'habitat préférentiel des poissons dans le Saint-Laurent et sa variation spatiale dans le temps, en fonction de la température de l'eau.

La modélisation utilisée ici n'est pas faite dans un but unique de comprendre la biologie des poissons du Saint-Laurent, mais plutôt pour obtenir une estimation moyenne d'abondance par cellule la plus fiable et la plus près de la réalité possible. Ainsi, chaque paramètre (température, bathymétrie, année...), certain plus que d'autres, aide à obtenir cette prédiction.

1.4.1 Modèle prédictif de l'abondance des poissons, estimé à l'aide des données observées lors du relevé hydroacoustique

Suite à la création d'un modèle spatial prédictif de la biomasse relative des poissons SVN, la biomasse relative moyenne des poissons AVN s'avère la variable explicative ayant la plus forte influence sur l'abondance des poissons SVN. En effet, plus l'abondance prédite des poissons AVN augmente, plus celle des poissons SVN augmente, et ceci de façon exponentielle. Ce résultat va plutôt à l'encontre de Langøy *et al.* (2012). En effet, les bancs de poissons SVN, tels que les maquereaux, sont généralement corrélés négativement dans l'espace avec les bancs de poissons AVN, comme le hareng (Langøy *et al.*, 2012). Le maquereau et le hareng ont été associés à différentes variables environnementales, à différentes masses d'eau et avaient habituellement un faible chevauchement de l'alimentation

dans l'étude de Langøy *et al.* (2012). Plusieurs cooccurrences ont tout de même eu lieu dans cette étude en présence de bonnes conditions pour la ressource alimentaire. De même, il se peut que dans la présente étude, pour un endroit donné, la nourriture ait été en quantité suffisante pour accueillir les deux groupes de poissons. Il faut également tenir compte que les groupements SVN et AVN comportent plusieurs espèces différentes aux besoins variés qui se chevauchent.

La température s'avère la variable ayant la plus grande incidence sur la prédiction de la biomasse relative moyenne des poissons AVN. L'optimum d'abondance de ceux-ci se situe clairement entre 9 et 13 °C. Ceci explique probablement pourquoi les poissons SVN sont si fortement associés aux poissons AVN. Si les poissons AVN n'étaient pas dans le modèle, il est plausible que la température devienne le premier facteur associé aux poissons SVN. Liée aux changements de température, tels que décrits ci-dessous, l'interaction latitude-longitude est aussi un facteur influençant la biomasse relative moyenne prédite des poissons AVN et SVN. On remarque effectivement une abondance supérieure au nord chez les poissons. Murawski (1993) a en effet démontré que la répartition de plusieurs espèces de poissons est influencée par la température de l'eau dans la région du nord-ouest de l'océan Atlantique. Selon lui, les espèces migratrices, comme le hareng de l'Atlantique et le maquereau bleu, montrent une grande variabilité dans leur répartition latitudinale moyenne et maximale saisonnière, indiquant qu'ils sont sensibles au réchauffement des eaux de leur habitat. Nye *et al.* (2009) sont arrivés à la même conclusion. Ils ont détecté des changements statistiquement significatifs associés au réchauffement de l'eau dans la répartition spatiale pour la majorité des stocks de poissons (AVN et SVN) qu'ils ont examinés sur le plateau continental au nord-est des États-Unis, démontrant ainsi que les espèces modifient leur répartition pour rester au sein d'une gamme de température préférentielle. Sous l'effet d'une association entre le maquereau et des eaux chaudes de surface, Castonguay *et al.* (1992) affirme également que le maquereau régule sa répartition horizontale pour rester dans une certaine, probablement optimale, gamme de températures près de la surface. Murawski (1993) a constaté que le maquereau de l'Atlantique était parmi les espèces les plus sensibles au réchauffement des eaux. Selon ses résultats, pour chaque augmentation de 1 °C de la

température moyenne de l'eau, cette espèce se déplace de 0,5 à 0,8 degré de latitude vers le nord. Le modèle de la présente étude ne démontre cependant pas une relation aussi forte entre l'abondance des poissons SVN et la température. Les valeurs d'abondance demeurent faibles. Bien que le patron attendu en dessous de 7 °C soit présent, on n'observe pas celui entre la température et l'abondance des poissons SVN dans la gamme des températures élevées. Ainsi, on ne remarque pas l'optimum d'abondance des maquereaux entre 7 et 16 °C tel qu'attendu selon Olla *et al.* (1975) et Overholtz et Anderson (1976). Il est par contre important de noter qu'à l'intérieur de la relation entre les poissons SVN et la température, les prédictions de haute abondance à haute température sont principalement tirées par quatre valeurs extrêmes en 2013.

1.4.2 Prédictions spatiales de la biomasse relative des poissons, selon le modèle prédictif de l'abondance des poissons

L'approche utilisée dans cette étude a permis de faire des prédictions de la biomasse relative des poissons pour l'ensemble du St-Laurent dans la zone de profondeur 0-10 m, basés sur ce qui a été observé à une profondeur de 10 à 40 m dans la colonne d'eau. On remarque une variation spatiale de la prédiction de la qualité de l'habitat de 2008 à 2014, et par le fait même de l'abondance relative moyenne prédite des poissons.

L'année 2012 se démarque des autres années par une abondance relative moyenne des poissons AVN plus faible. C'est également à l'été 2012 que l'on rencontre les moyennes de température de l'eau les plus élevées entre 1873 et 2013 pour l'ensemble du Saint-Laurent, avec une élévation au-dessus de la normale de 4 °C en août (Galbraith *et al.*, 2013; Galbraith *et al.*, 2014). Ceci va dans le même sens que la conclusion de plusieurs auteurs selon laquelle les maquereaux se déplacent au nord à mesure que les températures de l'eau augmentent (Murawski, 1993; Nye *et al.*, 2009; Radlinski *et al.*, 2013). Suite à l'évaluation des stocks, le MPO (2014) affirme également que la population de maquereaux a connu un creux historique

en 2012. C'est ce que tend à démontrer également notre modèle prédictif de la biomasse des poissons.

La répartition des plus fortes abondances de poissons AVN en 2013 (figure 7) concorde avec les zones de températures de surface de l'eau en août et septembre 2013 considérées normales ou plus froides que la normale selon la moyenne rencontrée entre 1985 et 2010 (Galbraith *et al.*, 2014). Il semble ainsi que 2013 a été une bien « meilleure » année que 2012 pour l'abondance des poissons AVN pour près de l'ensemble du Saint-Laurent. L'optimum de température de l'eau de 9 à 13 °C pour les poissons AVN obtenue dans cette étude couvre effectivement une surface bien plus importante en 2013 qu'en 2012 (Galbraith *et al.*, 2014).

La répartition spatiale des poissons SVN et AVN en 2014 se démarque également par une abondance relative moyenne prédite très faible pour l'ensemble du Saint-Laurent, avec quelques petites zones isolées de très forte abondance. Il se peut que la répartition de ces petites zones de forte abondance dispersée dans le Saint-Laurent soit le reflet de la moyenne des températures du mois d'août et septembre 2014. En effet, avec une moyenne de 17,8 °C, la température de l'eau du Saint-Laurent près de la surface en août 2014 détient un record de chaleur de plus de 2,5 °C au-dessus de la climatologie normale moyennée de 1985 à 2014, battant le record d'août 2012 qui était supérieur à la normale de 2,0 °C (Galbraith *et al.*, 2015). La moyenne de septembre était toutefois très près de la normale (Galbraith *et al.*, 2015). L'été 2014 se caractérise également par la présence de différentes zones plus chaudes et plus froides que la normale (Galbraith *et al.*, 2015). La répartition des poissons SVN pour les autres années est plus uniforme avec une moyenne d'abondance relative plus faible, mais mieux répartie dans le Saint-Laurent. La température moyenne de la zone d'étude est également plus uniforme et autour de la normale.

La productivité quasi nulle des fous de Bassan de l'île Bonaventure à l'été 2012 concorde plutôt bien avec les prédictions de la répartition spatiale des poissons énoncées dans cette étude. En effet, on remarque que l'année 2012 présente une qualité d'habitat et une abondance moyenne pour les poissons SVN et AVN plus faible que les autres années. Nos résultats suggèrent donc que les proies alternatives (poissons AVN) des fous de Bassan

étaient en plus faible abondance par rapport aux autres années. De plus, particulièrement pour les poissons SVN, les zones de plus forte abondance de poissons se retrouvent loin de la colonie, dans l'estuaire et le détroit de Belle Isle (figure 8). Cette répartition des poissons a certainement contraint le fou de Bassan à modifier son comportement alimentaire en choisissant des zones de pêches plus éloignées pour suivre les proies (Pettex, 2011) ou comme le fou du Cap, à se rabattre sur des espèces de poissons moins riches en énergie nécessaire aux poussins (Navarro-Cañas, 2010). Roberts et Hatch (1993) ont montré que les mauvaises conditions d'alimentation peuvent entraîner des épisodes d'alimentation étendus chez les mouettes tridactyles (*Rissa tridactyla*), augmentant ainsi le temps où les poussins sont laissés sans surveillance et exposés à la prédation. Cette situation a également été observée chez le fou de Bassan de la mer du Nord, en Europe (Hamer *et al.*, 2007), ainsi que chez d'autres espèces d'oiseaux de mer, par exemple le grand labbe (*Catharacta skua*; Hamer *et al.*, 1991), et le guillemot marmette (*Uria aalge*, Wanless *et al.*, 2005). Des voyages pour la recherche de nourriture anormalement longs et des poussins à l'abandon ont en effet été signalés en août 2012 à la colonie de fous de Bassan de l'île Bonaventure, au moment où les températures de l'eau de surface étaient anormalement chaudes (Montevecchi *et al.*, 2013). Par conséquent, sous l'effet d'une variation de la température de l'eau près de la surface, une modification de la répartition et de l'abondance des poissons peut compromettre le succès de reproduction des fous, spécialement dans un contexte de réchauffement climatique, puisque le comportement alimentaire et l'effort consacré au cours de la saison de reproduction sont étroitement associés à la répartition des proies (Ropert-Coudert *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2005; Harding *et al.*, 2007).

Limitation de l'étude

Afin de prévenir tout biais, une analyse de comparaison aurait pu être effectuée sur les données hydroacoustiques pour vérifier s'il y avait ou non une différence jour-nuit de la densité des poissons. En effet, plusieurs espèces de poissons (par exemple le capelan, le lançon et le maquereau) connaissent une migration verticale journalière afin de suivre le

plancton, leur nourriture, dans la colonne d'eau (Darbyson *et al.*, 2003; Langøy *et al.*, 2012). De plus, les données acoustiques ont été recueillies 24h/jour alors que le fou ne se nourrit que le jour. Malheureusement, aucune distinction jour-nuit par les logiciels utilisés n'est possible au moment de la production de ce mémoire. Aussi, suite aux limites de l'interprétation du signal hydroacoustique lors de l'étude, les espèces de poissons ont été classées en deux grandes catégories (poissons AVN et SVN). Une validation par engin de pêche a été réalisée pour plusieurs missions et années par le MPO afin d'établir le signal hydroacoustique des poissons SVN et AVN. Par contre, aucune validation des données hydroacoustiques recueillies en 2012 et 2013 n'a été effectuée. Il n'est pas impossible que les prédictions de répartition de l'étude aient été biaisées par la présence de plusieurs espèces par catégorie, puisque chaque espèce possède ses propres besoins. Étant un prédateur opportuniste, le fou peut cependant très bien se nourrir de toutes ces espèces. À cause du tirant d'eau du bateau utilisé, la couverture du Saint-Laurent lors de l'échantillonnage demeure incomplète. Ainsi, certaines zones, comme près des côtes, participent à l'incertitude du modèle.

Malgré ces inconvénients, les modèles spatiaux prédictifs de la répartition des poissons créés pour cette étude n'ont démontré aucun manque d'ajustement suite à l'évaluation de leurs performances. Les résultats de la présente étude sont conséquents avec une influence négative de la température de l'eau sur le succès de reproduction des fous de l'île Bonaventure, puisqu'une augmentation observée de la température de l'eau influence grandement la répartition et l'abondance des proies de cet oiseau.

1.5 CONCLUSION

Afin de mieux comprendre l'extraordinaire taux de mortalité des jeunes fous de Bassan de l'île Bonaventure à l'été 2012, cette étude a investigué la relation entre la température de l'eau du système du Saint-Laurent et les proies du fou de Bassan à la période de nourrissage des jeunes. Bien que la relation indirecte entre la température de l'eau et la productivité des

fous ait été avancée plus d'une fois, elle n'avait encore jamais été étudiée directement. L'avancement dans le domaine de l'hydroacoustique a permis de tester directement la relation poisson – température. Ainsi, un modèle spatial prédictif de l'abondance et de la répartition des poissons dans le Saint-Laurent a été créé à l'aide de données hydroacoustiques et de températures de l'eau, à l'intérieur des profondeurs exploitées par le fou de Bassan. Selon cette étude, la variation de la température de l'eau influence la répartition et l'abondance des poissons. Spécialement dans un contexte de réchauffement climatique, la température de l'eau peut compromettre le succès de reproduction des fous de l'île Bonaventure puisque le comportement alimentaire et l'effort consacré au cours de la saison de reproduction sont étroitement associés à la répartition des proies. Ceci peut avoir un impact non négligeable sur la taille de la population de fous de Bassan si le phénomène devient la norme.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Un modèle spatial COZIGAM prédictif de l'abondance et de la répartition des poissons AVN et SVN a été conçu à l'aide de données hydroacoustiques et de la température de l'eau du Saint-Laurent, à l'intérieur des profondeurs utilisées par le fou. Une comparaison des prédictions a été effectuée pour différentes années afin de déterminer l'habitat préférentiel des poissons et sa variation dans le temps et l'espace en fonction de la température de l'eau. La variable du modèle ayant le plus fort impact sur les poissons AVN s'avère la température de l'eau, avec un maximum d'abondance à près de 12 °C. La biomasse relative des poissons AVN a une influence positive sur l'abondance des poissons SVN. L'interaction de la longitude-latitude, liée à la variable de la température de l'eau, affecte également l'abondance des poissons SVN et AVN. La répartition des deux groupes se modifie au travers des années. L'abondance relative moyenne des poissons AVN a connu un creux en 2012. Par contre, les abondances des poissons SVN les plus fortes se retrouvent systématiquement dans l'estuaire, particulièrement en 2012.

À partir du modèle spatial de cette étude et de la tendance au réchauffement de l'eau à long terme, on peut s'attendre à un déplacement de l'aire de répartition des poissons, car des zones d'habitat auparavant non disponibles en raison de températures trop basses deviendront disponibles, alors que certaines zones ne présenteront plus les caractéristiques d'un habitat de qualité à cause de températures trop élevées (Astthorsson *et al.*, 2012). Un changement de la température des eaux peut ainsi avoir un effet indirect sur le succès de reproduction du fou de Bassan en modifiant la répartition et l'abondance de ses proies. Par conséquent, spécialement dans un contexte de réchauffement climatique, la température de l'eau peut compromettre le succès de reproduction des fous de l'île Bonaventure puisque le comportement alimentaire et l'effort consacré au cours de la saison de reproduction sont

étroitement associés à la répartition des poissons (Ropert-Coudert *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2005; Harding *et al.*, 2007).

Approche future

Avec l'accumulation conjointe de données hydroacoustiques et de températures de l'eau par les missions annuelles du MPO, la couverture spatiale des données augmentera et l'incertitude du modèle diminuera d'année en année. Le modèle spatial prédictif de la biomasse relative des poissons deviendra de plus en plus précis et cernera davantage de quelle façon les variables influencent l'abondance et la répartition des poissons d'une année à l'autre dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. En continuant d'utiliser conjointement les futurs relevés annuels du MPO et les relevées hydroacoustiques, il sera également possible de valider la reconnaissance hydroacoustique à l'espèce des proies du fou, plutôt que par les poissons SVN et AVN. La précision de l'estimation de l'abondance pourra être améliorée lorsque les caractéristiques de diffusion acoustique des différentes espèces seront établies.

Les modifications de répartitions des poissons, pour compenser les variations de température de l'eau, provoquent inmanquablement des changements dans la dynamique prédateur-proie. À l'aide de la température de l'eau et des données hydroacoustiques, l'identification de la répartition des proies nécessaires au fou en période de reproduction, comme le maquereau bleu, permettra d'établir les zones de haut potentiel de succès de reproduction du fou. Il sera déterminé dans quelle mesure la température peut être utilisé comme un outil prédictif de la productivité de la population de fous de Bassan de l'île Bonaventure. Les résultats permettront d'améliorer la surveillance du fou de Bassan en considérant les changements globaux et la relation existant entre la température, ses proies et lui-même.

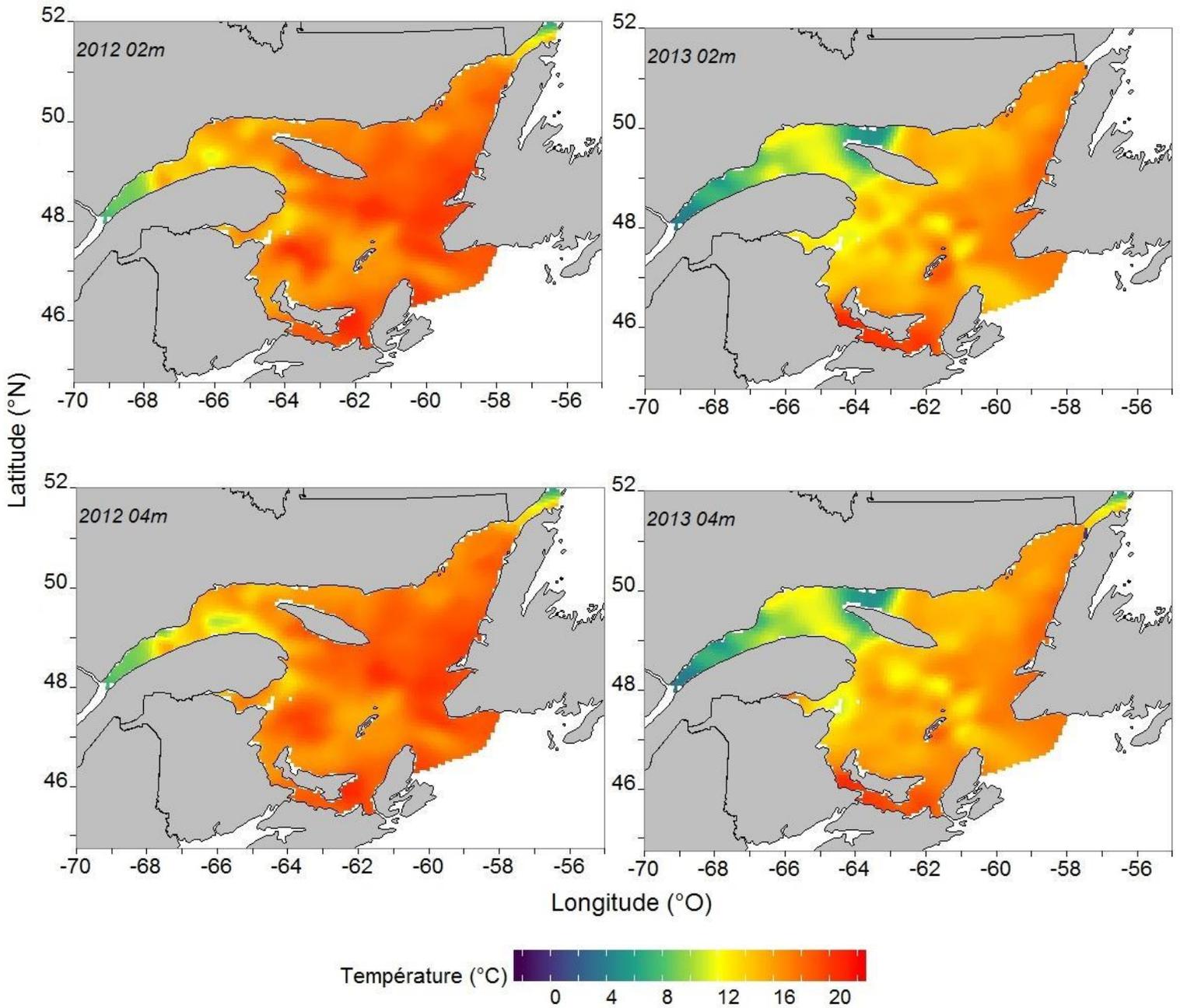
ANNEXES

Annexe I : Suivi de la productivité de la colonie de fous de Bassan de l'île Bonaventure au cours des étés 2008 à 2014. *Succès de ponte* : nombre de nids avec pontes / nombre de nids suivis ; *Succès d'éclosion* : nombre d'œufs éclos / nombre de nids avec ponte ; *Succès à l'envol* : nombre de poussins atteignant l'âge du premier envol* / nombre d'œufs éclos ; *Productivité nette maximale* : nombre de poussins atteignant l'âge du premier envol / nombre de nids avec ponte (Bergeron et Seyer, 2012; Nadeau Fortin, 2012; Seyer, 2013; Maynard *et al.*, 2014; Seyer, 2014).

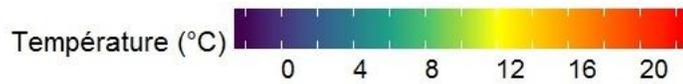
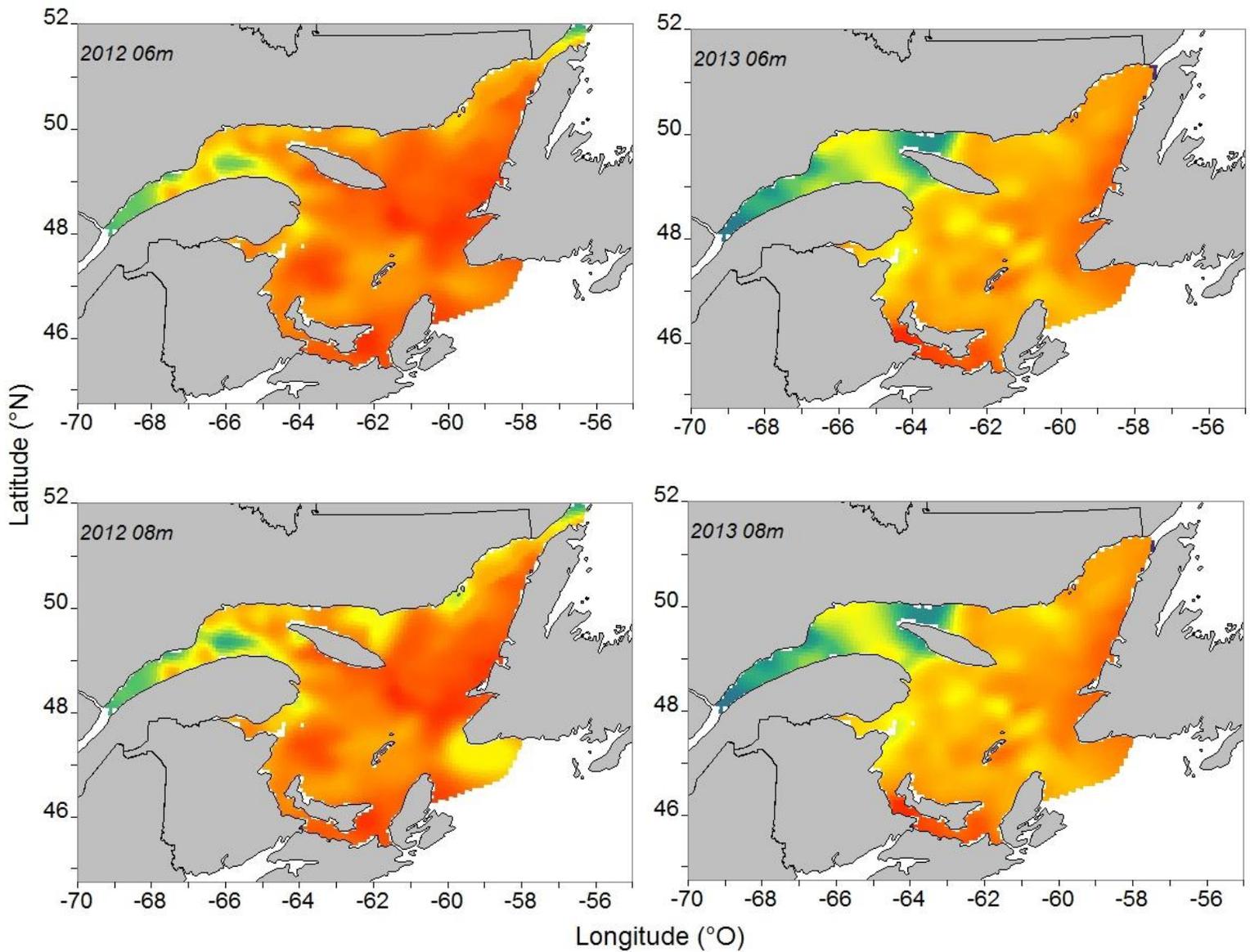
Année	Nombre de nids suivis	Succès de ponte (%)	Succès d'éclosion (%)	Succès à l'envol (%)	Productivité nette maximale (%)
2008	156	98,1	66,7	82,4	54,9
2009	146	91,8	52,2	55,7	29,1
2010	169	90,5	54,3	81,9	44,4
2011	175	79,4	42,5	35,6	15,1
2012	178	83,1	52,7	5,1	2,7
2013	179	87,5	75,2	37,4	28,1
2014	181	92,2	68,1	64,6	44,0

*en date de la dernière visite de chaque année.

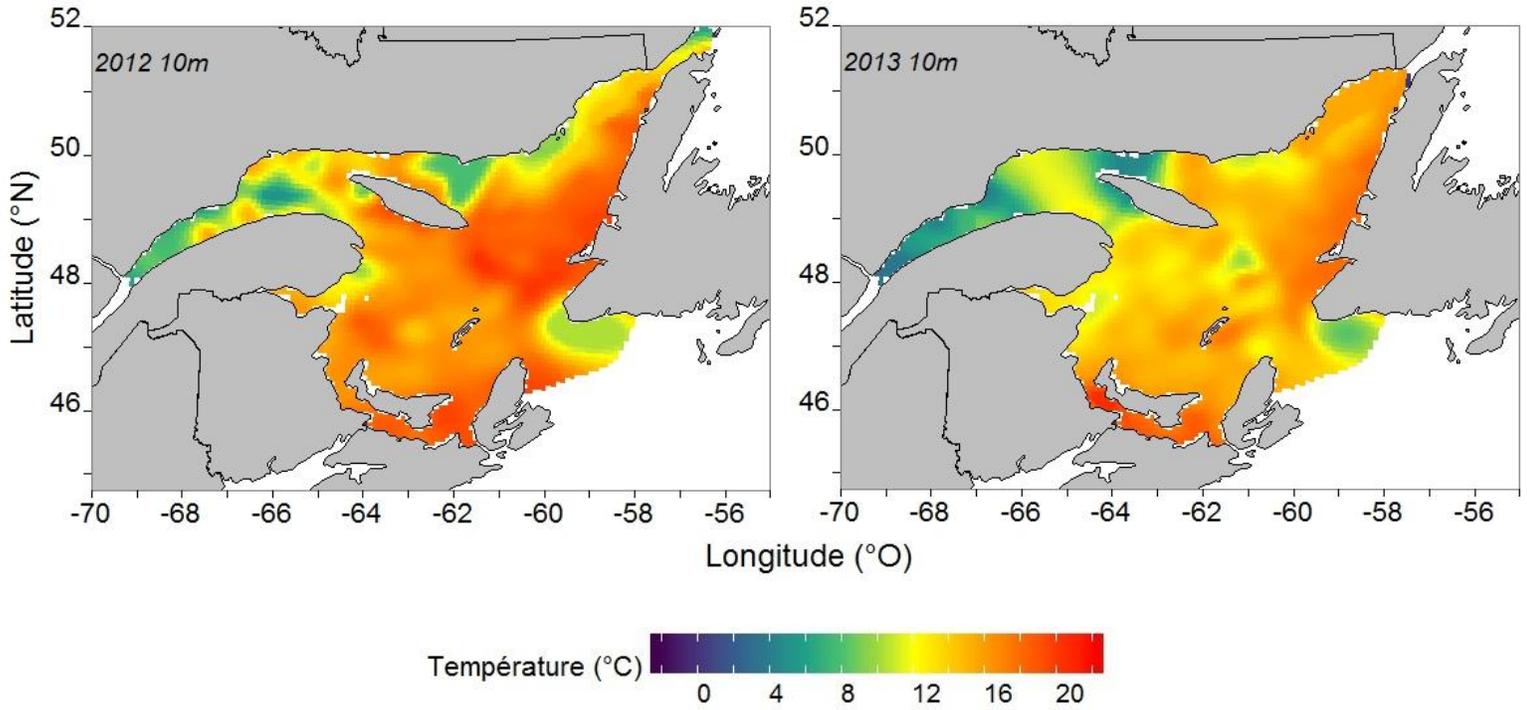
Annexe II : Exemples de la climatologie des températures de l'eau moyennes par intervalles de 2 m de profondeur de l'estuaire marin et du golfe du Saint-Laurent pour les mois d'août et septembre 2012 (à gauche) et 2013 (à droite).



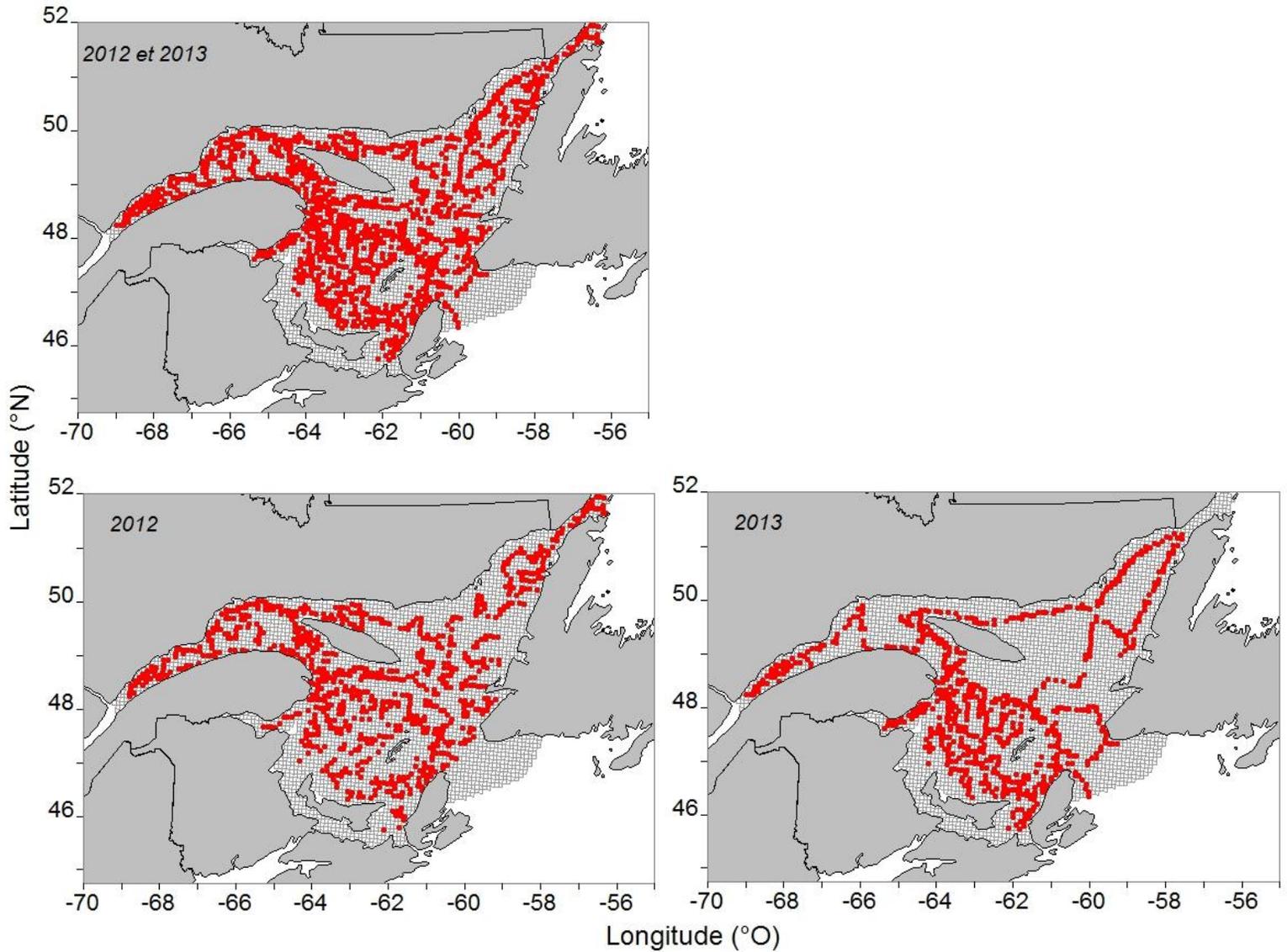
Annexe III (suite) : Exemples de la climatologie des températures de l'eau moyennes par intervalles de 2 m de profondeur de l'estuaire marin et du golfe du Saint-Laurent pour les mois d'août et septembre 2012 (à gauche) et 2013 (à droite).



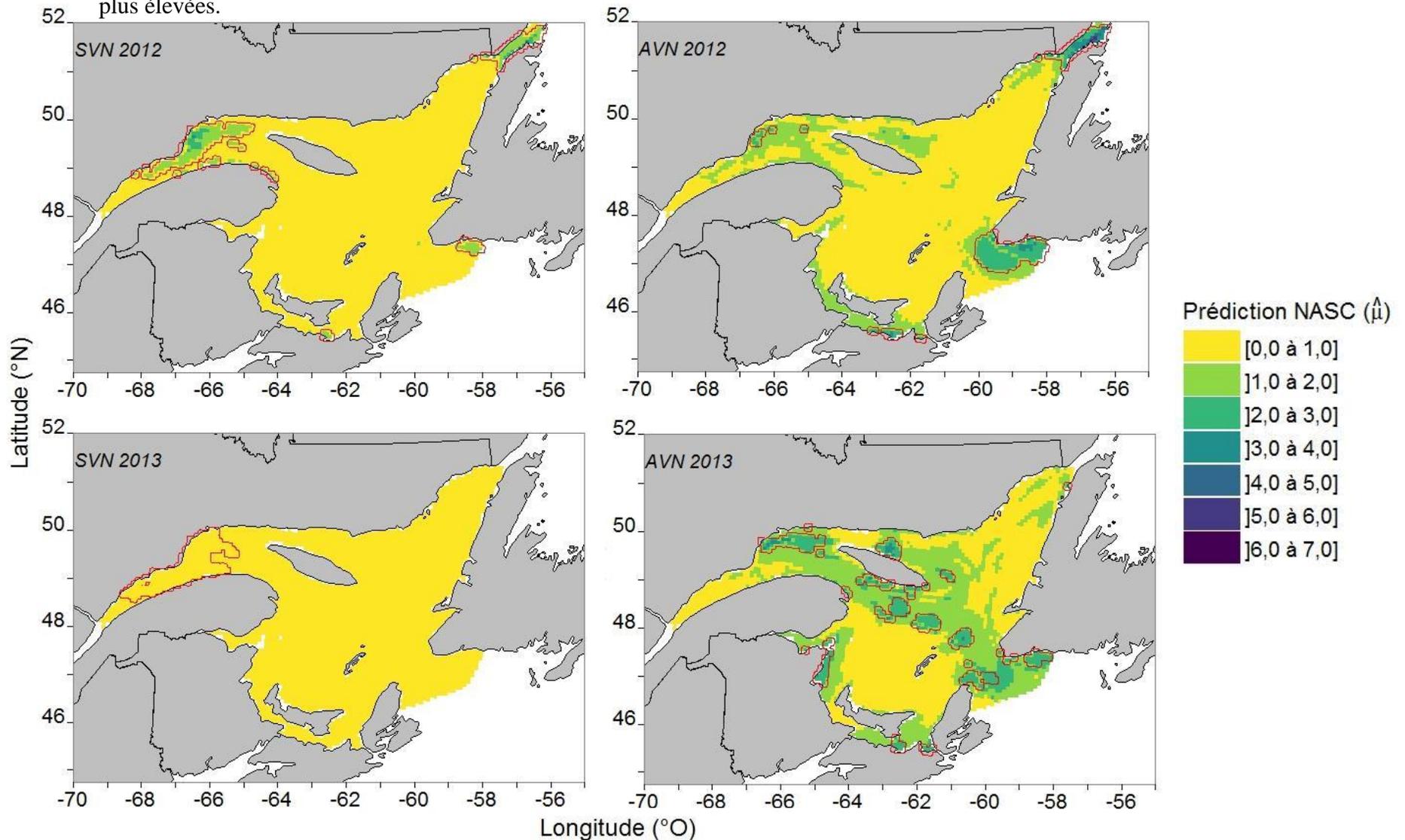
Annexe IV (suite) : Exemples de la climatologie des températures de l'eau moyennes par intervalles de 2 m de profondeur de l'estuaire marin et du golfe du Saint-Laurent pour les mois d'août et septembre 2012 (à gauche) et 2013 (à droite).



Annexe VII : Cartographie de la position des données acoustiques des poissons pour la couche du 10-40 m de profondeur de l'estuaire marin et du golfe du Saint-Laurent en août et septembre pour 2012 et 2013 (en haut), 2012 (en bas, à gauche) et 2013 (en bas, à droite). Une grille de résolution de 8 km² est utilisée.



Annexe VI : Cartographie des prédictions d'abondance moyennes NASC ($\hat{\mu}$, représente une biomasse relative par unité de surface) des poissons sans vessie natatoire (SVN, à gauche) et des poissons avec une vessie natatoire (AVN, à droite) pour la couche du 0-10 m de profondeur de l'estuaire marin et du golfe du Saint-Laurent en août et septembre 2012 et 2013, selon un modèle additif généralisé contraint avec surabondance de zéro (COZIGAM). Les variables explicatives du modèle pour les poissons AVN étaient : la température, la bathymétrie, la distance de la côte, l'interaction longitude-latitude et l'année. Les variables explicatives du modèle pour les poissons SVN étaient les mêmes, en plus de la prédiction des mesures NASC des poissons AVN. Une résolution de 8 km² est utilisée. Les polygones rouges correspondent au quantile de 5 % des valeurs les plus élevées.



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON, E.D., 1975. Measures of abundance of Atlantic mackerel off the northeastern coast of the United States. *Int. Comm. Northwest Atl. Fish. (ICNAF) Res. Bull.* **12**: 5-21.
- ANDERSON, E.D. et A.J. PACIORKOWSKI, 1980. A review of the Northwest Atlantic mackerel fishery. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer* **177**: 175-211.
- ASHMOLE, N.P., 1971. Seabird ecology and the marine environment. *Dans* D.S. Farner et J.R. King (éd.), *Avian Biology*, vol. 1, Academic Press, New York, p. 223-286.
- ASTTHORSSON, O.S., H. VALDIMARSSON, A. GUDMUNSDOTTIR et G.J. ÓSKARSSON, 2012. Climate-related variations in the occurrence and distribution of mackerel (*Scomber scombrus*) in Icelandic waters. *ICES J. Mar. Sci.* **697**: 1289-1297.
- BAIRD, P., 1990. Influence of abiotic factors and prey distribution on diet and reproductive success of three seabird species in Alaska. *Ornis Scandinavica* **21**: 224-235.
- BATCHELOR, A.L. et G.J.B. ROSS, 1984. The diet and implications of dietary change on Cape gannets on Bird Island, Algoa Bay. *Ostrich* **55**: 45-63.
- BEARE, D. et D.G. READ, 2002. Investigating spatio-temporal change in spawning activity by Atlantic mackerel between 1977 and 1998 using generalized additive models. *ICES J. Mar. Sci.* **59**(4): 711-724.
- BERGERON, M.-A. et Y. SEYER, 2012. Suivi de reproduction, taux de survie et déploiements d'appareils pour l'été 2012 sur la colonie de fous de Bassan (*Morus bassanus*) au parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 29 p.
- BERRIEN, P., 1978. Eggs and larvae of *Scomber scombrus* and *Scomber japonicus* in continental shelf waters between Massachusetts and Florida. *Fish. Bull. U.S.* **76**: 95-115.
- BERRIEN, P., 1982. Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*. *Dans* M.D. Grosslein et T.R. Azarovitz (éd.), *Fish distribution, MESA New York Bight atlas monograph*, Albany, New York, p. 99-102.
- BIGELOW, H.B. et W.C. SCHROEDER, 1953. Atlantic Mackerel, *Scomber scombrus* Linnaeus. *Dans* H.B. Bigelow et W.C. Schroeder (éd.), *Fishes of the Gulf of Maine*, 1^{re} éd., United States Government Printing Office, Washington, p. 317-333.
- BIGELOW, H.B. et W.C. SCHROEDER, 2002. Bigelow and Schroeder's *Fishes of the Gulf of Maine*. 3^e éd., Smithsonian Institution Press, Washington, 882 p.

- BIRT-FRIESEN, V.L., W.A. MONTEVECCHI, D.K. CAIRNS et S.A. MACKO, 1989. Activity-specific metabolic rates of free-living northern gannets and other seabirds. *Ecology* **70**(2): 357-367.
- BOYD, I., S. WANLESS et C.J. CAMPHUYSEN, 2006. Top predators in marine ecosystems: their role in monitoring and management. Cambridge University Press, New York, 378 p.
- BRIERLEY, A.S., P. WARD, J.L. WATKINS et C. GOSS, 1998. Acoustic discrimination of Southern Ocean zooplankton. *Deep-Sea Res. Part II-Top. Stud. Oceanogr.* **45**(7): 1155-1173.
- BROWN, C.J., E.A. FULTON, A.J. HOBDAV, R.J. MATEAR, H.P. POSSINGHAM, C. BULMAN, V. CHRISTENSEN, R.E. FORREST, P.C. GEHRKE, N.A. GRIBBLE, S.P. GRIFFITHS, H. LOZANO-MONTES, J.M. MARTIN, S. METCALF, T.A. OKEY, R. WATSON et A.J. RICHARDSON, 2010. Effects of climate-driven primary production change on marine food webs: implications for fisheries and conservation. *Global Change Biol.* **16**: 1194-1212.
- CARLSON, A. et L. MORENO, 1985. Central place foraging in wheatears (*Oenanthe oenanthe*): foraging itineraries when feeding nestlings. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **16**(4): 307-3016.
- CASTONGUAY, M., G.A. ROSE et W.C. LEGGETT, 1992. Onshore movements of atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in the northern gulf of St. Lawrence - Associations with wind-forced advections of warmed surface waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49**(11): 2232-2241.
- CHARDINE, J.W., J.-F. RAIL et S. WILHELM, 2013. Population dynamics of Northern Gannets in North America, 1984-2009. *J. Field Ornithol.* **84**(2): 187-192.
- D'AMOURS, D. et M. CASTONGUAY, 1992. Spring migration of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, in relation to water temperature through Cabot Strait (Gulf of St. Lawrence). *Environ. Biol. Fishes* **34**: 393-399.
- DARBYSON, E., D.P. SWAIN, D. CHABOT et M. CASTONGUAY, 2003. Diel variation in feeding rate and prey composition of herring and mackerel in the southern Gulf of St. Lawrence. *J. Fish Biol.* **63**: 1235-1257.
- DICKIE, L.M. et R.W. TRITES, 1983. The Gulf of St. Lawrence. Dans B.H. Ketchum (éd.), *Ecosystems of the World 26. Estuaries and Enclosed Seas.*, Elsevier, New York, p. 403-425.
- DINER, N. et P. MARCHAND, 2004. Acoustique et pêche maritime. Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer, IFREMER, Plouzané, France, 132 p.
- DUFOUR, R., H. BENOÎT, M. CASTONGUAY, J. CHASSÉ, L. DEVINE, P. GALBRAITH, M. HARVEY, P. LAROUCHE, S. LESSARD, B. PETRIE, L. SAVARD, C. SAVENKOFF, L. ST-AMAND et M. STARR, 2010. Rapport sur le statut et les tendances de l'écosystème: écozone de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent, MPO, Canada, **Doc. Res. 2010/030**, v + 187 p.
- DUFOUR, R. et P. OUELLET, 2007. Rapport d'aperçu et d'évaluation de l'écosystème marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent, MPO, Canada, **Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 2744F**, vii + 123 p.

- FRANCI, C.D., F. VÉZINA, F. GRÉGOIRE, J.-F. RAIL et J. VERREAULT, 2015. Nutritional stress in Northern gannets during an unprecedented low reproductive success year: can extreme sea surface temperature event and dietary change be the cause ? *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol.* **181**: 1-8.
- GAGNON, P., 1991. Optimisation des campagnes d'échantillonnage : les programmes REGROUPE et PARTS, **Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat.**, **1818**, iii + 20 p.
- GALBRAITH, P.S., J. CHASSÉ, C. CAVERHILL, P. NICOT, D. GILBERT, B. PETTIGREW, D. LEFAIVRE, D. BRICKMAN, L. DEVINE et C. LAFLEUR, 2016. Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2015, DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res., Ottawa, Canada, **Doc. 2016/056**, v + 90 p.
- GALBRAITH, P.S., J. CHASSÉ, D. GILBERT, P. LAROUCHE, C. CAVERHILL, D. LEFAIVRE, D. BRICKMAN, B. PETTIGREW, L. DEVINE et C. LAFLEUR, 2014. Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2013, MPO, Ottawa, Canada, **2014/062**, vi + 84 p.
- GALBRAITH, P.S., J. CHASSÉ, P. LAROUCHE, D. GILBERT, D. BRICKMAN, B. PETTIGREW, L. DEVINE et C. LAFLEUR, 2013. Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2012, DFO, Canada, **2013/026**, v + 89 p.
- GALBRAITH, P.S., J. CHASSÉ, P. NICOT, C. CAVERHILL, D. GILBERT, B. PETTIGREW, D. LEFAIVRE, D. BRICKMAN, L. DEVINE et C. LAFLEUR, 2015. Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2014, MPO, Ottawa, Canada, **Res. Doc. 2015/032**, v + 82 p.
- GARTHE, S., S. BENVENUTI et W.A. MONTEVECCHI, 2000. Pursuit plunging by northern gannets (*Sula bassana*) feeding on capelin (*Mallotus villosus*). *Proc. Biol. Sci.* **267**(1454): 1717-1722.
- GARTHE, S., N. GUSE, W.A. MONTEVECCHI, J.-F. RAIL et F. GRÉGOIRE, 2014. The daily catch: Flight altitude and diving behavior of northern gannets feeding on Atlantic mackerel. *J. Sea Res.* **85**: 456-462.
- GARTHE, S., W.A. MONTEVECCHI, G. CHAPDELAIN, J.-F. RAIL et A. HEDD, 2007. Contrasting foraging tactics by northern gannets (*Sula bassana*) breeding in different oceanographic domains with different prey fields. *Mar. Biol.* **151**(2): 687-694.
- GASTON, A.J., D.F. BERTRAM, A.W. BOYNE, J.W. CHARDINE, G. DAVOREN, A.W. DIAMOND, A. HEDD, W.A. MONTEVECCHI, J.M. HIPFNER, M.J.F. LEMON, M.L. MALLORY, J.-F. RAIL et G.J. ROBERTSON, 2009. Changes in Canadian seabird populations and ecology since 1970 in relation to changes in oceanography and food webs. *Environ. Rev.* **17**: 267-286.
- GELMAN, A., J.B. CARLIN, H.S. STERN, D.B. DUNSON, A. VEHTARI et D.B. RUBIN, 2013. Bayesian data analysis. 3^e éd., Chapman & Hall/CRC, New York, 675 p.
- GORSKA, N., R.J. KORNELIUSSEN et E. ONA, 2005. Acoustic backscattering by Atlantic mackerel as being representative of fish that lack a swimbladder: backscattering by individual fish. *ICES J. Mar. Sci.* **62**: 984-985.
- GORSKA, N., R.J. KORNELIUSSEN et E. ONA, 2007. Acoustic backscatter by schools of adult Atlantic mackerel. *ICES J. Mar. Sci.* **64**: 1145-1151.

- GRÉGOIRE, F., 2006. Distribution verticale des captures de maquereau bleu (*Scomber scombrus* L.) au chalut pélagique en relation avec la température de l'eau, MPO, Canada, **Doc. de rech. 2006/097**, 44 p.
- GRÉMILLET, D., L. PICHEGRU, G. KUNTZ, A.G. WOAKES, S. WILKINSON, R.J.M. CRAWFORD et P.G. RYAN, 2008. A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **275**: 1149-1156.
- GUINET, C., L. DUBROCA, M.A. LEA, S. GOLDSWORTHY, Y. CHEREL, G. DUHAMEL, F. BONADONNA et J.P. DONNAY, 2001. Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* in relation to oceanographic variables: a scale-dependent approach using geographic information systems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **219**: 251-264.
- HAMER, K.C., R.W. FURNESS et R.W.G. CALDOW, 1991. The effects of changes in food availability on the breeding ecology of great skuas (*Catharacta skua*) in Shetland. *J. Zool.* **223**: 175-188.
- HAMER, K.C., E.M. HUMPHREYS, S. GARTHE, J. HENNICKE, G. PETERS, D. GRÉMILLET, R.A. PHILLIPS, M.P. HARRIS et S. WANLESS, 2007. Annual variation in diets, feeding locations and foraging behaviour of gannets in the North Sea: flexibility, consistency and constraint. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **338**: 295-305.
- HARDING, A.M.A., J.F. PIATT, J.A. SCHMUTZ, M.T. SHULTZ, T.I. VAN PELT, A.B. KETTLE et S.G. SPECKMAN, 2007. Prey density and the behavioral flexibility of a marine predator: The common murre (*Uria aalge*). *Ecology* **88**(8): 2024-2033.
- HASTIE, T. et R. TIBSHIRANI, 1990. Generalised Additive Models. Chapman & Hall, Londres, 352 p.
- HOFFMAN, M.D. et A. GELMAN, 2014. The No-U-Turn sampler: Adaptively setting path lengths in hamiltonian Monte Carlo. *J. Mach. Learn. Res.* **15**: 1593-1623.
- JACKMAN, L.A.J. et A. STEVENS, 1955. Temperature and mackerel movements in the inshore waters of Torbay, Devonshire. *J. Cons. int. Explor. Mer.* **21**: 65-71.
- KACELNIK, A. et I. CUTHILL, 1990. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). II. Food allocation to chicks. *J. Anim. Ecol.* **59**(2): 655-674.
- KÉRY, M., 2010. Introduction to WinBUGS for ecologists: bayesian approach to regression, ANOVA, mixed models and related analyses. 1^{re} éd., Academic Press, Burlington, États-Unis, 320 p.
- KÉRY, M. et M. SCHAUB, 2011. Bayesian population analysis using WinBUGS: A hierarchical perspective. 1^{re} éd., Elsevier Science, États-Unis, 554 p.
- KOOYMAN GL, H.C., OLSSON O, ROBERTSON G, CROXALL JP, DAVIS LS 1999. Foraging patterns of polar penguins. Dans N.J. Adams et R.H. Slotow (éd.), Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress held in Durban, Birdlife South Africa, Johannesburg, p. 2021-2039.
- KORNELIUSSEN, R.J., 2010. The acoustic identification of Atlantic mackerel. *ICES J. Mar. Sci.* **67**: 1749-1758.
- KORNELIUSSEN, R.J. et E. ONA, 2004. Verified acoustic identification of Atlantic mackerel. *ICES CM2004/R:20*: 14.

- KOUTITONSKY, V.G. et G.L. BUDGEN, 1991. The physical oceanography of the Gulf of St. Lawrence: A review with emphasis on the synoptic variability of the motion, *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **113**, 57-90 p.
- LANGØY, H., L. NØTTESTAD, G. SKARET, C. BROMS et A. FERNÖ, 2012. Overlap in distribution and diets of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*), Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*) and blue whiting (*Micromesistius poutassou*) in the Norwegian Sea during late summer. *Mar. Biol. Res.* **8**(5-6): 442-460.
- LESCROËL, A. et C.A. BOST, 2005. Foraging under contrasted oceanographic conditions: the Gentoo penguin at Kerguelen Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **302**: 245-261.
- LIU, H., L. CIANNELLI, M.B. DECKER, C. LADD et K.-S. CHAN, 2010. Nonparametric threshold model of zero-inflated spatio-temporal data with application to shifts in jellyfish distribution. *JABES* **16**(2): 185-201.
- LURTON, X., 1998. Acoustique sous-marine, présentation et applications. Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer, IFREMER, Plouzané, France, 114 p.
- MACLENNAN, D., 2002. A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES J. Mar. Sci.* **59**(2): 365-369.
- MADUREIRA, L.S.P., I. EVERSON et E.J. MURPHY, 1993a. Interpretation of acoustic data at two frequencies to discriminate between antarctic krill (*Euphausia-superba dana*) and other scatterers. *J. Plankton Res.* **15**(7): 787-802.
- MADUREIRA, L.S.P., P. WARD et A. ATKINSON, 1993b. Differences in backscattering strength determined at 120 and 38 kHz for three species of Antarctic macrozooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **93**: 17-24.
- MARKONES, N., V. DIERSCHKE et S. GARTHE, 2010. Seasonal differences in at-sea activity of seabirds underline high energetic demands during the breeding period. *J. Ornithol.* **151**: 329-336.
- MAYNARD, L., S. WING et D. BOUILLET, 2014. Rapport de terrain 2014 - Suivi de la population de fous de Bassan (*Morus bassanus*) au parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé du 26 mai au 30 septembre 2014. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 25 p.
- MCQUINN, I.H., M. DION et J.-F. ST. PIERRE, 2013. The acoustic multifrequency classification of two sympatric euphausiid species (*Meganctiphanes norvegica* and *Thysanoessa raschii*), with empirical and SDWBA model validation. *ICES J. Mar. Sci.* **70**(3): 636-649.
- MCQUINN, I.H., S. PLOURDE, J.-F. ST. PIERRE et M. DION, 2015. Spatial and temporal variations in the abundance, distribution, and aggregation of krill (*Thysanoessa raschii* and *Meganctiphanes norvegica*) in the lower estuary and Gulf of St. Lawrence. *Prog. Oceanogr.* **131**: 159-176.
- MEYER, T.L., R.A. COOPER et R.W. LANGTON, 1979. Relative abundance, behavior, and food habits of the american sand lance, *Ammodytes americanus*, from the Gulf of Maine. *Fish. Bull.* **77**(1): 243-253.
- MONTEVECCHI, B., J. CHARDINE, J.-F. RAIL, S. GARTHE, D. PELLETIER, P. REGULAR, C. BURKE, A. HEDD, L. MCFARLANE TRANQUILLA et..., 2013. Extreme event in a changing ocean climate: warm-water perturbation of 2012

- influences breeding gannets and other marine animals in the northwest atlantic and gulf of St. Lawrence. Document inédit.
- MONTEVECCHI, W.A., 2007. Binary dietary responses of northern gannets *Sula bassana* indicate changing food web and oceanographic conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **352**: 213-220.
- MONTEVECCHI, W.A. et R.A. MYERS, 1997. Centurial and decadal oceanographic influences on changes in northern gannet populations and diets in the north-west Atlantic: implications for climate change. *ICES J. Mar. Sci.* **54**: 608-614.
- MONTEVECCHI, W.A., R.E. RICKLEFS, I.R. KIRKHAM et D. GABALDON, 1984. Growth energetics of nestling northern gannets (*Sula bassanus*). *The Auk* **101**(2): 334-341.
- MOUNTAIN, D.G. et S.A. MURAWSKI, 1992. Variation in the distribution of fish stocks on the northeast continental-shelf in relation to their environment, 1980-1989. Dans R.R. Dickson, P. Malkki, G. Radach, R. Saetre et M.P. Sissenwine (éd.), Hydrobiological Variability in the Ices Area, 1980-1989, p. 424-432.
- MPO, 2014. Évaluation du stock de maquereau bleu du nord-ouest de l'Atlantique (sous-régions 3 et 4) en 2013, *Avis sci.* **2014/030**, 17 p.
- MURAWSKI, S.A., 1993. Climate-change and marine fish distributions - forecasting from historical analogy. *Trans. Am. Fish. Soc.* **122**(5): 647-658.
- MURRAY, S., S. WANLESS et M. HARRIS, 2014. The Bass Rock – now the world's largest Northern Gannet colony. *Br. Birds* **107**: 765-769.
- NADEAU FORTIN, M.-A., 2012. Quatre ans de suivi des fous de Bassan (*Morus bassanus*) à l'Île Bonaventure. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 82 p.
- NAKASHIMA, B.S., 1994. The relationship between oceanographic conditions in the 1990s and changes in spawning in behaviour, growth and early life history of capelin (*Mallotus villosus*). *Scient. Coun. Studs NW Atlant. Fish. Orgn.* **24**: 55-68.
- NAVARRO-CAÑAS, R.A., 2010. Energy Budget and foraging behaviour of the Cape gannet *Morus capensis* during the breeding season. University of Cape Town, Cape Town, 204 p.
- NEFSC, 2006. Report of the 42nd northeast regional stock assessment workshop (42nd SAW) stock assessment report part A: Silver hake, Atlantic mackerel, and Northern short-fin squid, Massachusetts, **Doc. 06-09**, 608 p.
- NEL, D.C., J.R.E. LUTJEHARMS, E.A. PAKHOMOV, I.J. ANSORGE, P.G. RYAN et N.T.W. KLAGES, 2001. Exploitation of mesoscale oceanographic features by grey-headed albatross *Thalassarche chrysostoma* in the southern Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **217**: 15-26.
- NELSON, B., 2010. The gannet. T & AD Poyser, Londres, 368 p.
- NELSON, G.A. et M.R. ROSS, 1991. Biology and population changes of northern sandlance (*Ammodytes dubius*) from the Gulf of Maine to the middle Atlantic bight. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **11**: 11-27.
- NOAA, 2012. Deepwater Horizon: A preliminary bibliography of published research and expert commentary. 42 p.

- NYE, J.A., J.S. LINK, J.A. HARE et W.J. OVERHOLTZ, 2009. Changing spatial distribution of fish stocks in relation to climate and population size on the Northeast United States continental shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **393**: 111-129.
- OLLA, B.L., A.J. BEJDA et A.L. STUDHOLME, 1976. Swimming speeds of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, under laboratory conditions: relation to capture by trawling, Int. Comm. Northwest Atl. Fish. (ICNAF), **Res. Doc. 76/XII/143**, 6 p.
- OLLA, B.L., A.L. STUDHOLME, A.J. BEJDA, C. SAMET et A.D. MARTIN, 1975. The effect of temperature on the behaviour of marine fishes: a comparison among Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, bluefish, *Pomatomus saltatrix*, and tautog, *Tautoga onitis*. Dans I.A.E.A. (éd.), Combined effects of radioactive, chemical and thermal releases to the environment, International Atomic Energy Agency, Vienne, p. 299-308.
- ORIAN, G.H. et N.E. PEARSON, 1979. On the theory of centre place foraging. Dans D.J. Horn, R.D. Mitchell et G.R. Stairs (éd.), Analysis of Ecological Systems, Ohio State University, Columbus, p. 154-177.
- OVERHOLTZ, W.J. et E.D. ANDERSON, 1976. Relationship between mackerel catches, water temperature, and vessel velocity during USA spring bottom trawl surveys in SA 5-6. , **Res. Doc. 76/XIII/170**, 7 p.
- OVERHOLTZ, W.J., J.A. HARE et C.M. KEITH, 2011. Impacts of interannual environmental forcing and climate change on the distribution of Atlantic Mackerel on the U.S. northeast continental shelf. *Mar. Coast. Fish.* **3**(1): 219-232.
- PÊCHES ET OCÉANS CANADA, 2013. page consulté le 22 avril 2014. Mackerel: a tough fish to monitor, [En ligne], URL: <http://www.dfo-mpo.gc.ca/science/publications/article/2009/09-08-09-eng.html>
- PETTEX, E., 2011. Écologie alimentaire du fou de Bassan *Morus bassanus* en Atlantique Nord à des échelles spatio-temporelles multiples. Université Montpellier II, 182 p.
- PICHEGRU, L., P.G. RYAN, C.D. VAN DER LINGEN, J. COETZEE, Y. ROPERT-COUDERT et D. GRÉMILLET, 2007. Foraging behaviour and energetics of Cape gannets *Morus capensis* feeding on live prey and fishery discards in the Benguela upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **350**: 127-136.
- POTTS, J.M. et J. ELITH, 2006. Comparing species abundance models. *Ecol. Model.* **199**(2): 153-163.
- PRINCE, P.A., H. WEIMERSKIRCH, A.G. WOOD et J.P. CROXALL, 1999. Areas and scales of interactions between albatrosses and the marine environment: species, populations and sexes. Dans N.J. Adams et R.H. Slotow (éd.), Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress held in Durban, Birdlife South Africa, Johannesburg, p. 2001-2020.
- QUIROZ, Z.C., M.O. PRATES et H. RUE, 2015. A Bayesian approach to estimate the biomass of anchovies off the coast of Peru. *Biometrics* **71**(1): 208-217.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2015. R : A language and environment for statistical computing (Version 3.1.3) [En ligne]. URL: <http://www.R-project.org/>
- RADLINSKI, M.K., M.A. SUNDERMEYER, J.J. BISAGNI et S.X. CADRIN, 2013. Spatial and temporal distribution of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) along the northeast coast of the United States, 1985-1999. *ICES J. Mar. Sci.* **70**(6): 1151-1161.

- RAIL, J.-F., L. CHAMPOUX, R.A. LAVOIE et G. CHAPDELAIN, 2013. Suivi de la population et de la contamination du fou de Bassan au Québec, 1966-2009, Environnement Canada, Québec, **Série de rapp. tech. num. 528**, ix + 77 pages + annexes p.
- REID, D.G., W.R. TURRELL, M. WALSH et A. CORTEN, 1997. Cross-shelf processes north of Scotland in relation to the southerly migration of Western mackerel. *ICES J. Mar. Sci.* **54**(2): 168-178.
- RICHARDS, S.W., 1965. Description of the postlarvae of the sand lance (*Ammodytes*) from the east coast of North America. *J. Fish. Res. Bd. Canada* **22**(5): 1313-1317.
- RIJNSDORP, A.D., M.A. PECK, G.H. ENGELHARD, C. MOLLMANN et J.K. PINNEGAR, 2009. Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES J. Mar. Sci.* **66**(7): 1570-1583.
- ROBERTS, B.D. et S.A. HATCH, 1993. Behavioral ecology of black-legged kittiwakes during chick rearing in a failing colony. *Condor* **95**(2): 330-342.
- ROPERT-COUDERT, Y., D. GRÉMILLET, A. KATO, P.G. RYAN, Y. NAITO et Y. LE MAHO, 2004. A fine-scale time budget of Cape gannets provides insights into the foraging strategies of coastal seabirds. *Anim. Behav.* **67**(5): 985-992.
- SETTE, O.E., 1943. Biology of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) of North America. Part I: Early life history including growth, drift, and mortality of the egg and larval populations. *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.* **50**: 149-237.
- SETTE, O.E., 1950. Biology of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) of North America. Part II. Migrations and habits. *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.* **51**: 251-358.
- SEYER, Y., 2013. Rapport de terrain 2013 : Suivi de la population de fous de Bassan (*Morus bassanus*) au parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé du 27 mai au 1^{re} septembre 2013 Université du Québec à Rimouski, Rimouski 20 p.
- SEYER, Y., 2014. Est-ce que l'insuccès de la reproduction du fou de Bassan (*Morus bassanus*) est un moyen d'éviter l'inanition chez les adultes reproducteurs ? Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 39 p.
- SHAFFER, S.A., D.P. COSTA et H. WEIMERSKIRCH, 2003. Foraging effort in relation to the constraints of reproduction in free-ranging albatrosses. *Funct. Ecol.* **17**: 66-74.
- SIMONDS, J. et D. MACLENNAN, 2005. Fisheries acoustics: theory and practice. Blackwell Publishing, Oxford, xvii+437 p.
- STAN DEVELOPMENT TEAM, 2013. Stan: A C++ Library for Probability and Sampling (Version 1.3.0) [En ligne]. URL: <http://mc-stan.org/>
- STEUQUERT, B. et F. GERLOTO, 1983. Une méthode acoustique rapide d'évaluation des stocks de poissons pélagiques côtiers : l'échointégration. 8 p.
- STUDHOLME, A.L., D.B. PACKER, P.L. BERRIEN, D.L. JOHNSON, C.A. ZETLIN et W.W. MORSE, 1999. Essential fish habitat source document: Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, Life history and habitat characteristics. *NOAA Tech. Memo. NMFS-NE-141*.
- TAKAHASHI, M., B. HARGRAVE et T. PARSONS, 1984. Biological oceanographic processes. 3^e éd., Pergamon, New York, 344 p.

- THAYER, J.A. et W.J. SYDEMAN, 2007. Spatio-temporal variability in prey harvest and reproductive ecology of a piscivorous seabird, *Cerorhinca monocerata*, in an upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **329**: 253-265.
- TOWNSEND, C.R., M. BEGON et J.L. HARPER, 2008. Essentials of ecology. 3^e éd., Wiley-Blackwell, Oxford, 532 p.
- TRITES, R.W. et A. WALTON, 1975. A Canadian coastal sea – the Gulf of St. Lawrence. , Bedford Institute of Oceanography, Bedford. **Report Series BI-R-75-15**, 29 p.
- WANLESS, S., M.P. HARRIS, P. REDMAN et J.R. SPEAKMAN, 2005. Low energy values of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **294**: 1-8.
- WARE, D.M. et T.C. LAMBERT, 1985. Early life history of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**(3): 577-592.
- WEIMERSKIRCH, H., 2002. Seabird demography and its relationship with the marine environment. Dans E.A. Schreiber et J. Burger (éd.), Biology of marine birds, CRC Press, Boca Raton, p. 115-135.
- WILSON, R.P., J.A. SCOLARO, D. GRÉMILLET, M.A.M. KIERSPEL, S. LAURENTI, J. UPTON, H. GALLELLI, F. QUINTANA, E. FRERE, G. MÜLLER, M.T. STRATEN et I. ZIMMER, 2005. How do magellanic penguins cope with variability in their access to prey ? *Ecol. Monogr.* **75**(3): 379-401.
- WINTERS, G.H., 1970. Meristics and morphometrics of sand lance in the Newfoundland area. *J. Fish. Res. Bd. Canada* **27**: 2104-2108.
- WOODS, S., 2006. Generalized additive models: an introduction with R. Chapman & Hall/CRC, New York, 410 p.