UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

EFFETS DES CHANGEMENTS DE LA STRUCTURE TROPHIQUE SUIVANT L'EFFONDREMENT DES STOCKS DE POISSONS DE FOND SUR L'ABONDANCE ET LA DISTRIBUTION DU RORQUAL BLEU, DE SES PROIES ET COMPÉTITEURS DANS LE NORD DU GOLFE DU SAINT-LAURENT

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

Comme exigence partielle

du programme de maîtrise en océanographie

PAR

SOPHIE COMTOIS

Février, 2010

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.

RÉSUMÉ

Le Golfe du Saint-Laurent (GSL) est une aire estivale d'alimentation connue pour le rorqual bleu (Balaenoptera musculus) et d'autres espèces de grands cétacés. Depuis 1979, plus de 400 rorquals bleus ont été photo-identifiés par la Station de Recherche des Îles Mingan (Mingan Island Cetacean Study, MICS). L'analyse de la distribution spatiotemporelle des rorquals bleus ayant fréquenté le GSL entre 1987 et 2008, confirme le caractère généralement nomade de l'espèce, mais révèle aussi l'existence de divers comportements individuels. Elle permet également d'effectuer une distinction entre les diverses zones d'occurrence importante et de détecter certaines tendances temporelles quant à la fréquentation des sites par le rorqual bleu. Ainsi, l'estuaire maritime semble être l'une des régions les plus propices à l'observation de cette espèce. En Minganie, zone d'étude principale du MICS, les observations de baleine bleue ont chuté dès le début des années 1990. Parallèlement, les observations de rorquals à bosse (Megaptera novaeangliae) et de rorquals communs (Balaenoptera physalus) présentent la tendance inverse. Au même moment, le GSL subissait deux perturbations importantes, soit un refroidissement des conditions océanographiques ainsi qu'un changement profond de la structure trophique de son écosystème à la suite d'une réduction substantielle, induite par la surpêche, de l'abondance des stocks de morue franche (Gadus morhua) et d'autres grands poissons piscivores.

Les eaux froides pourraient avoir causé une réduction de la biomasse d'euphausiacés (ou krill) et une modification de la composition spécifique du macrozooplancton (avec l'apparition de l'amphipode carnivore arctique, Themisto libellula) dans l'ensemble du GSL. La surpêche, en prélevant spécifiquement les grands spécimens de poissons de fond, aurait provoqué un relâchement de la pression de prédation sur les espèces fourragères (capelan [Mallotus villosus], hareng [Clupea harengus], crevette nordique [Pandalus borealis]) et une augmentation subséquente de ces stocks. La résultante de tous ces évènements consisterait en une hausse de la proportion de krill entrant dans la composition alimentaire d'un grand nombre d'espèces appartenant à tous les niveaux du réseau trophique. Ainsi, la compétition pour le krill, depuis l'effondrement des stocks de poissons de fond, semble s'être accrue. Le rorqual bleu est une espèce sténophage (qui ne s'alimente que de krill) dont la technique d'alimentation énergivore nécessite une densité optimale de la taille des essaims de krill afin d'être efficace. Conséquemment, une hausse importante de la compétition pourrait induire une réduction locale de la disponibilité de sa ressource alimentaire unique sous le seuil de profitabilité causant, par le fait même, son départ de la Minganie. En conclusion, les changements structuraux observés dans l'écosystème, associés aux conditions anormalement froides des années 1990 sont vraisemblablement à l'origine de la variation de l'abondance et de la distribution des rorquals bleus dans le nord du GSL.

REMERCIEMENTS

Ce projet, comme tant d'autres, est le fruit d'une collaboration entre un nombre impressionnant des gens. Je tiens d'abord à remercier Richard Sears (codirecteur), cet homme bouillonnant d'idées et dont le cerveau n'arrête JAMAIS. Je suis persuadée que, même si la moitié de l'humanité était engagée pour travailler à la réalisation des projets de Richard, il serait encore « short on staff » ! La paternité de l'idée qui a conduit à la réalisation de ce projet lui revient donc de droit. Richard m'a aussi impressionnée par sa perception fine (même à distance, il sait quand est venu le temps pour un petit coup de fil d'encouragement) et sa capacité étonnante à retracer les gens (lors de mes nombreux déménagements, il était souvent le premier à téléphoner, alors que les boîtes jonchaient encore le sol et que même mes parents ne savaient pas comment me joindre...). Merci aussi pour tes enseignements à bord du bateau (ha, les cordages !) et pour avoir partagé ta passion !

Au cours de ces dernières années, j'ai aussi pu m'appuyer sur la solide direction de Claude Savenkoff (directeur). Claude doit travailler sur un minimum de 70 projets en même temps, mais, malgré tout, il fut le directeur le plus disponible qui soit ! J'ai aussi pu bénéficier de ses bons conseils, de son calme, de sa diplomatie, de son esprit de synthèse (combien de fois il m'a fait réaliser que je m'éparpillais ou que je poussais trop loin !), de son efficacité incroyable (à laquelle j'aspire profondément !) et surtout, j'ai pu tester sa patience qui est, ma foi, infinie ! Ce fut agréable de travailler en sa compagnie, mais, pardessus tout, ce fut très formateur. Claude fait définitivement partie intégrante du présent travail ! Merci de m'avoir soutenue, encouragée et poussée comme tu l'as fait !

Jean-Claude Brêthes (codirecteur), l'homme à la pipe et au café Maxwell House, a probablement eu le plus grand rôle modérateur sur mon petit côté un peu trop perfectionniste. À chaque fois que j'ai fait appel à lui, c'était dans des moments de panique (très souvent près de la veille de remises importantes), pour avoir ses corrections, ses commentaires, ses conseils. Son meilleur conseil : faut apprendre à lâcher prise (je n'ai pas encore réussi à l'appliquer, mais ça viendra sûrement...non ?). Autrement, ses apports au projet étaient toujours de plus justes et pertinents. Il m'a souvent fait voir le problème d'un autre angle. J'aurais dû profiter davantage de ton esprit critique et constructif !

Outre mes directeurs, je tiens également à remercier ceux qui ont collaboré, de près ou de loin, à la réalisation de ce projet en ayant partagé avec moi leurs données et expertises : Christian Ramp, Thomas Doniol-Valcroze et Véronique Lesage (baleines); Denis Chabot (contenus stomacaux), Alain Fréchet et Johanne Gauthier (morue), Peter Galbraith (données environnementales), François Grégoire (capelan et le hareng), Michel Harvey (zooplancton), Ian McQuinn (acoustique), Denis Bernier et Sylvain Hurtubise (base de données sur les poissons et invertébrés), Lyne Morissette (examinatrice externe) et Patrick Ouellet (président du jury). Je dois remercier tout particulièrement Marie-Noëlle Bourassa sans qui j'en serais encore à éplucher les logs books du MICS, merci pour toute ton aide, peu importe le moment (fin de semaine!!), je t'en dois plus qu'une ! Merci également pour la participation financière au projet du programme *Species at Risk* Coordination Espèces en Péril (SARCEP) et du programme sur l'Initiative de Recherche Écosystémique dans l'estuaire du Saint-Laurent (IRÉ). Je veux aussi dire un petit mot pour les équipes de terrain, que ce soit au MICS (Fred, Valentiiiiiiiiiiine, Chris, Petra, Brian, Ju, Andrea, Alain, Rivierre et tous les autres) ou avec l'équipe de nuit sur le Téléost (Mel, Pooky, J-F, Marilyn, Denis Chabot, Philippe Schwab). J'ai TELLEMENT adoré les deux expériences, c'est inoubliable.

Je ne peux passer sous silence TOUS mes amis (et il y en a!) qui ont agrémenté ces années. Mel, qui m'a suivi tout le long et sur qui je pouvais toujours compter pour évacuer, physiquement (vive le spin) ou verbalement, les bons et moins bons moments! Marilou, qui, même à distance, était toujours là pour les moments de délire. Mes parents, que j'ai un peu négligés, mais qui eux, étaient toujours disponibles pour moi. Et, finalement, un merci spécial aux meilleurs colocs du monde et à mes trois super années en leur compagnie. J'ai adoré partager mon temps avec vous, les fous rires, les aventures, les mauvais coups, les angoisses et les quelques partys! Vous m'avez aidée tellement plus que vous pensez! Merci Plume, Sharles, Philou et G.T.!!!!!

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	II
REMERCIEMENTS	III
TABLE DES MATIÈRES	VI
LISTE DES TABLEAUX	VIII
LISTE DES FIGURES	IX
LISTE DES ANNEXES	XIII
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Aire d'étude	

CHAPITRE 1

1.1 Introduction	16
1.2 Material and methods	
1.2.1 Study area	18
1.2.2 Sampling protocol	20
1.2.3 Effort analysis	23
1.3 RESULTS	25
1.3.1 Distribution of blue and humpback whales in the Gulf of St. Lawrence	25
1.3.2 Abundance of blue and humpback whales in Minganie	28
1.3.3 Abundance of blue whales in the Estuary	30
1.3.4 Blue whales' site attendance patterns	
1.3.5 Blue whales' site frequentation patterns	37
1.4 DISCUSSION	42
1.4.1 Variation of the abundance and distribution over time	43
1.4.2 Whales' site attendance patterns	46
1.4.3 Interspecific and interregional differences	48
1.5 CONCLUSION	52

CHAPITRE 2

IS THE CHANGE IN DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF BLUE W RELATED TO THE GROUNDFISH COLLAPSE IN THE NORTHERN	HALES
ST. LAWRENCE?	
2.1 Introduction	54
2.2 MATERIAL AND METHODS	
2.2.1 Study area	
2.2.2 Data collection	60
2.2.3 Data analyses	62
2.3 RESULTS	63
2.3.1 Temporal and spatial trends of whales	63
2.3.2 Temporal and spatial trends of fish and invertebrate species	70
2.3.3 Comparisons of high (1990-1992) and low (2003-2005) blue whale	abundance
time periods	77
2.4 DISCUSSION	80
2.5 CONCLUSION	

DISCUSSION GÉNÉRALE	91
DISTRIBUTION ET ABONDANCE DU RORQUAL BLEU DANS LE GSL	
CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX ET ABONDANCE DE KRILL	
AUGMENTATION DE LA COMPETITION DANS LE GSL	
COMPARAISONS AVEC D'AUTRES ECOSYSTEMES	111
CONCLUSION GÉNÉRALE	116
RÉFÉRENCES	118
ANNEXES	132

LISTE DES TABLEAUX

TABLE 1.1. Summary of the distribution of blue whale sightings for the 333 individuals
identified in the GSL from 1987 to 2007 (raw data, no standardization). For each
particular area, the total observation of individuals per year (Total) is distinguished
between animals seen on previous years (Known) and those observed in the area for
the first time (New). Last row: Overall total observations per area. Two last columns:
Overall total observations per year all area together and annual number of different
photo-identified animals (no duplicate; n) in the GSL

TABLE 2.1. Number of pho	to-identified blue whale	es in the lower St. Lawr	ence Estuary
(LSLE) and the northw	estern Gulf of St. Law	vrence (NWGSL) $(n = 2)$	265 different
individuals overall)			64
TABLE 2.2. Comparisons	of high (1990-1992)	and low (2003–2005)	blue whale
abundance time periods.		•••••	

LISTE DES FIGURES

- FIGURE I.3. Le Golfe du Saint-Laurent et ses principales structures bathymétriques......12
- FIGURE 1.1. Gulf of St. Lawrence divided into seven zones related to rorqual sightings. ESTU: lower Estuary, SIPM: from Sept-Îles to Pointe-des-Monts, GASP: Gaspésie Peninsula, MING: Mingan, SANT: southern Anticosti region, NEGSL: north-eastern Gulf, and NFDL: Newfoundland.

- FIGURE 1.7. Annual number of blue whales identified by each different source in the Estuary for the 1987–2006 period. The 2007 data are only preliminary results.31

FIGUR 19 Pe Gi	RE 1.9. Distribution of the 333 blue whales photo-identified in the five zones for the 087–2007 period. MING: Mingan, ESTU: lower Estuary, GASP: Gaspésie eninsula, SIPM: from Sept-Îles to Pointe-des-Monts, NEGSL+NFDL: north-eastern ulf and Newfoundland
FIGUR fo	E 1.10. Blue whale A) total frequentation and B) mean occurence in Mingan region r the whole 1987–2008 period
FIGUR fo	E 1.11. Blue whale A) total frequentation and B) mean occurrence in the Estuary r the 1993–2006 period (1998 not included)
FIGUR A)	E 1.12. Mean occurence of blue whales observed in Mingan region during period of) high frequentation (1987–1990) and B) low frequentation (2000–2003)
FIGUR re	E 1.13. Humpback whale A) total frequentation and B) mean occurrence in Mingan gion for the 1987–2006 period41
FIGUR tw La	E 2.1. Map of the Gulf of St. Lawrence and its principal bathymetric features. The vo study areas (lower St. Lawrence Estuary or LSLE and northwestern Gulf of St. awrence or NWGSL) are also presented
FIGUR an B) Ov	E 2.2. Temporal trend of blue whale sightings (total annual sightings and total inual number of photo-identified individuals) in A) the NWGSL (1987–2008) and the LSLE (1993–2007, 1998 excluded). Effort in number of day is also shown.
FIGUR the	E 2.3. Distribution of blue whales during A) the early 1990s (1990–1992) and B) e recent years (2003–2005) in the northwestern Gulf
FIGUR toi La are	E 2.4. Temporal trend of humpback whales sightings (total annual sightings and tal annual number of photo-identified individuals) in the northwestern Gulf of St awrence (1987–2008). Effort in number of day is also shown. Overall mean and SD e presented in parentheses
FIGUR an	E 2.5. Distribution of humpback whales during A) the early 1990s (1990–1992) d the B) recent years (2003–2005) in the northwestern Gulf
FIGUR St sp	E 2.6. Total annual biomass (t) of the main fish species in the northwestern Gulf of . Lawrence based on research survey data. Overall mean contribution of each ecies to the total fish biomass is shown in parentheses
FIGUR St sp	E 2.7. Total annual biomass (t) of main shrimp species in the northwestern Gulf of . Lawrence based on research survey data. Overall mean contribution of each ecies to the total shrimp biomass is shown in parentheses

- FIGURE D.3. Composition alimentaire du capelan en 2003 pour trois régions différentes du GSL. Euphausiacés : Meganyctiphanes norvergica, Thysanoessa raschii et T. inermis; amphipodes hypéridés : Themisto libellula et T. abyssorum; chétognathes : Sagitta elegans; copépodes : Calanus hyperboreus, C. finmarchicus, C. glacialis, Temora longicornis et Metridia longa. Le nombre de contenus stomacaux analysés est indiqué entre parenthèses dans la légende (D. Chabot, MPO, données non publiées). 104
- FIGURE D.5. Proportions de la biomasse des amphipodes hyperidés (*Themisto libellula*) et d'euphausiacés (*Meganyctiphanes norvegica* et *Thysanoessa raschii*) observées dans A) l'estuaire maritime et B) le nord du Golfe du Saint-Laurent (d'après les données de M. Harvey, MPO).
- FIGURE D.6. Illustration de la conclusion de l'étude sous forme de réseau trophique simplifié présentant l'accroissement de la compétition sur le krill à tous les niveaux trophiques. Les flèches indiquent l'importance relative des relations trophiques.....111

LISTE DES ANNEXES

NNEXE 1. Distribution temporelle des rorquals bleus à Mingan pour trois péric	odes
différentes: A) avant l'effondrement des stocks de poissons de fond: 1987-1993	; B)
période intermédiaire: 1994-2000; C) années récentes: 2001-2007. Les ronds rou	iges
correspondent à la première observation journalière de chaque individu identifié	5 au
cours de la série temporelle concernée. Ainsi, plusieurs points peuvent correspond	re à
un même individu	133

- ANNEXE 2. Distribution temporelle des rorquals bleus dans l'estuaire pour trois périodes différentes: A) avant l'effondrement des stocks de poissons de fond: 1987–1993; B) période intermédiaire: 1994–2000; C) années récentes: 2001–2007. Les ronds rouges correspondent à la première observation journalière de chaque individu identifié au cours de la série temporelle concernée. Ainsi, plusieurs points peuvent correspondre à un même individu.
- ANNEXE 3. Distribution temporelle des rorquals à bosse à Mingan pour trois périodes différentes: A) avant l'effondrement des stocks de poissons de fond: 1987–1993; B) période intermédiaire: 1994–2000; C) années récentes: 2001–2007. Les triangles verts correspondent à la première observation journalière de chaque individu identifié au cours de la série temporelle concernée. Ainsi, plusieurs points peuvent correspondre à un même individu.

ANNEXE 4.1. Rorquals bleus observés occasionnellement à Mingan seulement136
ANNEXE 4.2. Rorquals bleus cosmopolites, principalement observés à Mingan136
ANNEXE 4.3. Rorquals bleus cosmopolites, occasionnellement observés à Mingan (trois ans ou moins)
ANNEXE 4.4. Rorquals bleus régulièrement observés dans l'estuaire uniquement138
ANNEXE 4.5. Rorquals bleus occasionnellement observés dans l'estuaire uniquement. 138
ANNEXE 4.6. Rorquals bleus cosmopolites, particulièrement observés dans l'estuaire139
ANNEXE 4.7. Rorquals bleus cosmopolites, occasionnellement observés dans l'estuaire (trois ans ou moins)
ANNEXE 4.8. Rorquals bleus jamais observés à Mingan ou dans l'estuaire

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les rorquals bleus (Balaenoptera musculus), tout comme les autres espèces de gros cétacés, ont fait l'objet d'une chasse commerciale intensive et non contrôlée qui a pris fin au milieu du XX^e siècle. Dans les eaux de l'est canadien seulement, plus de 1 500 individus ont été tués entre 1898 et 1951, réduisant de 70 % la population locale (Sergeant, 1966; Mitchell, 1974). Malgré la fermeture de la chasse et la protection de l'espèce (depuis 1955 dans l'Atlantique nord), son faible taux de natalité (1 veau aux 2 à 3 ans) combiné aux menaces contemporaines, telles que les perturbations liées aux activités anthropiques (navigation, pêche, tourisme), la dégradation de l'habitat (pollution, exploitation pétrolière et gazière) et les changements climatiques (incertitudes concernant l'abondance des proies) expliquent le rétablissement lent voire inexistant des populations de rorqual bleus. Les dernières évaluations estiment la population mondiale entre 5 000 et 12 000 individus. L'aire de répartition étendue et la faible taille des populations font en sorte qu'aucune estimation fiable n'est présentement disponible. Des études menées dans l'Atlantique nord-ouest ont toutefois permis d'évaluer la population en âge de se reproduire à moins de 250 individus. Toutes ces raisons ont conduit au changement du statut de la population de l'Atlantique, classifiée en voie de disparition depuis 2002 par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada - COSEPAC (Sears et Calambokidis, 2002).

Le rorqual bleu, comme la plupart des baleinoptères, est une espèce cosmopolite présente dans tous les grands océans du monde. Il effectue typiquement des migrations saisonnières et sa distribution spatiale et temporelle, dictée par ses besoins vitaux d'alimentation et de reproduction, est restreinte par les glaces aux pôles. Ainsi, les mers froides et riches des hautes latitudes les attirent chaque été dans le but de rétablir leurs réserves énergétiques, alors que les mers plus chaudes des tropiques sont propices à l'accouplement et à la mise bas (Jonsgård, 1966 ; Yochem et Leatherwood, 1985 ; Reeves et al., 1998). Bien que des aires de concentration estivales dans des zones de forte productivité aient été identifiées, cette espèce nomade et généralement solitaire ne semble pas faire de grands rassemblements lors de la période de reproduction. Sa répartition hivernale est aussi peu connue (Sears et Calambokidis, 2002). De plus, en raison de l'aire de répartition étendue et du faible effectif des stocks, la structure et la taille des différentes populations sont encore mal définies (revues par Sears et Calambokidis, 2002). Trois sousespèces sont reconnues, soit B. m. intermedia, qui se retrouve dans les eaux de l'Antarctique, B. m. brevicauda, qui réside dans le sud de l'océan Indien et le sud-ouest de l'océan Pacifique et finalement, B. m. musculus, qui occupe l'hémisphère nord. Au moins six populations seraient identifiées, dont deux en Atlantique nord. Tous les individus observés dans l'Atlantique nord-ouest appartiendraient à la même population (Sears et Calambokidis, 2002). La figure 1.1 illustre la répartition des aires connues de concentration des rorquals bleus sur les côtes est et ouest du Canada.



Figure I.1. Zones de répartition (zones hachurées) et aires connues de concentration (régions plus foncées) du rorqual bleu sur les côtes est et ouest de l'Amérique du Nord (adaptée de Sears et Calambokidis, 2002).

Le rorqual bleu est sténophage, c'est-à-dire qu'il se nourrit d'une source de nourriture unique, en l'occurrence de petits invertébrés zooplanctoniques de la famille des euphausiacés communément appelés 'krill', bien que les copépodes puissent également constituer une part de leur alimentation (Sears et Calambokidis, 2002). Dans l'Atlantique nord, leurs proies principales sont les euphausiacés Thysanoessa inermis, T. longicaudata, T. raschii et Meganyctiphanes norvegica (Sears and Calambokidis, 2002). La stratégie d'alimentation du rorqual bleu consiste à engouffrer des portions de bancs de crustacés planctoniques (Nemoto, 1970; Yochem et Leatherwood, 1985), un procédé extrêmement énergivore (Acevedo-Gutiérrez et al., 2002). Pour être efficace et aussi parce que leurs besoins énergétiques sont immenses (ingestion de deux à quatre tonnes de krill par jours durant la saison d'alimentation; Yochem et Leatherwood, 1985), ces animaux sont contraints à exploiter des endroits où l'agrégation saisonnière de proies est non seulement prévisible, mais également de densité élevée (Acevedo-Gutiérrez et al., 2002). Il n'est donc pas surprenant que plusieurs travaux aient déjà établi une bonne corrélation entre la distribution des rorquals bleus et les zones de fortes agrégations de proies (Schoenherr, 1991; Fiedler et al., 1998; Doniol-Valcroze, 2001; Croll et al., 2005; Doniol-Valcroze et al., 2007).

Des zones d'upwelling particulièrement productives ont été définies dans le Saint-Laurent (Rose et Leggett, 1988; Koutitonsky et Bugden, 1991). La tête du chenal Laurentien, le détroit de Jacques-Cartier, le pourtour de l'île d'Anticosti et le long de la Côte-Nord au N-O du Golfe sont reconnus comme des zones de concentration et de rétention récurrente de denses essaims de krill (Lavoie *et al.*, 2000 ; Cotté et Simard, 2005 ; Sourisseau *et al.*, 2006). Il existe évidemment une étroite juxtaposition entre ces zones d'agrégation et les régions préférentiellement fréquentées par les cétacés. Outre les lieux précédemment mentionnés, la Gaspésie et la région du détroit de Belle-Isle semblent également représenter des habitats privilégiés pour les rorquals (Lesage et al., 2007). Historiquement, les bancs et les plateaux situés le long de la Côte-Nord et à l'ouest de l'île d'Anticosti constituaient des aires d'alimentation assidument fréquentées par les baleines bleues en période estivale (Sears et Williamson, 1982 ; Kingsley et Reeves, 1998 ; Doniol-Valcroze, 2001). Depuis le début des années 1990 toutefois, les observations de rorquals bleus dans cette même région se sont raréfiées suggérant la disparition de plusieurs cohortes (Ramp et al., 2006 ; R. Sears, *Mingan Island Cetacean Study* [MICS], comm.

Dans l'Atlantique nord-ouest, le début des années 1990 est marqué par l'effondrement des populations de poissons de fond (principalement la morue franche [*Gadus morhua*] et le sébaste [*Sebastes* spp.]), en grande partie causé par la surpêche (CAFSAC, 1994 ; Hutchings et Myers, 1994 ; Myers et al., 1996 ; Gascon, 2003). Pendant quelques années, la pêche à la morue et pratiquement toutes les autres pêches canadiennes de poissons de fond sur la côte atlantique ont été interdites pour permettre la reconstitution des stocks (période de moratoires). En 1997, une pêche limitée à la morue a repris. En 2000, les stocks d'une grande partie de ces espèces demeuraient peu élevés et, encore aujourd'hui, peu d'entre eux présentent des signes de rétablissement (Rice et Rivard,

2003). La diminution drastique de la biomasse de ces poissons prédateurs (jusqu'à 15 fois moins importante pour la morue franche du nord du GSL) a indubitablement induit des changements majeurs dans la structure de l'écosystème (Savenkoff et al., 2007). D'ailleurs, des résultats provenant de la modélisation de l'écosystème du GSL réalisée par Savenkoff et al. (2004, 2007), montrent qu'au milieu des années 1980, la communauté était dominée par les poissons démersaux piscivores (particulièrement la morue franche et le sébaste) et les petites espèces fourragères (dont le capelan [Mallotus villosus] et le hareng [Clupea *harengus*]). Depuis le milieu des années 1990, par contre, elle est strictement dominée par ces espèces fourragères. De plus, au milieu des années 1980, la morue et le sébaste constituaient les principaux prédateurs du capelan et du hareng dans le nord du Golfe. À partir du milieu des années 1990, les mammifères marins, auxquels se joint le turbot (Reinhardtius hippoglossoides) dès le début des années 2000, les ont progressivement remplacés comme principaux prédateurs (Savenkoff et al., 2007). Ce changement dans la composition spécifique des prédateurs apicaux ne se traduit toutefois pas par un simple transfert de prédation d'un groupe à un autre. En effet, malgré une augmentation notable de la biomasse des mammifères marins et du turbot ainsi que de leur consommation totale depuis le milieu des années 1990, la pression de prédation est moindre que celle exercée auparavant par les poissons démersaux piscivores (Savenkoff et al., 2007). L'impact du relâchement de cette pression de prédation sur les poissons pélagiques et autres espèces fourragères est incertain, mais pourrait avoir provoqué un accroissement de leur abondance (Worm et Myers, 2003).

Le capelan est un élément clé du réseau alimentaire de l'Atlantique nord-ouest, permettant le transfert d'énergie entre les producteurs primaires et secondaires vers les niveaux trophiques plus élevés (Carscadden et al., 2001 ; Savenkoff et al., 2007). Dans un environnement qui présente des variations drastiques de la température ambiante (comme les zones d'upwelling), ce petit poisson pélagique tend à s'agglomérer dans une zone étroite en fonction de ses préférences thermiques (Marchand et al., 1999; Doniol-Valcroze, 2001) et de la disponibilité de la nourriture (Ménard, 1998). Il se nourrit principalement de copépodes et d'euphausiacés (Vesin et al., 1981) et constitue une proie essentielle pour une grande diversité de poissons, d'oiseaux et de mammifères marins (Bailey et al., 1977; Carscadden et al., 2001; Savenkoff et al., 2007). Il représente, tout comme les autres petits poissons pélagiques, un compétiteur direct du rorqual bleu pour son unique source de nourriture, le krill. Au cours des années 1990, les relevés scientifiques annuels du Ministère des Pêche et Océans (MPO) montrent une expansion importante de la distribution du capelan sur l'ensemble du golfe du Saint-Laurent (Grégoire et al., 2005), ce qui pourrait potentiellement exacerber la compétition pour le krill.

La Minganie est également un lieu de rassemblement estival important pour les rorquals à bosse (*Megaptera novaeangliae*) et les rorquals communs (*Balaenoptera physalus*) (Doniol-Valcroze et al., 2007 ; MICS, données non publiées). Ces espèces, plus généralistes, s'alimentent à la fois de zooplancton et de petits poissons pélagiques (Mitchell, 1975 ; Borobia et al., 1995 ; Woodley et Gaskin, 1996 ; Pauly et al., 1998a).

Dans l'Atlantique nord ouest, le capelan constitue la proie principale des rorquals à bosse (Baird, 2003) et une ressource considérable du rorqual commun (Mitchell, 1974). Ainsi, toute augmentation de l'abondance de cette proie serait propice à soutenir des populations locales de rorquals à bosse et de rorquals communs plus importantes. D'ailleurs, une situation similaire s'est produite sur le plateau néo-écossais, alors qu'une hausse de l'abondance de poissons pélagiques s'est traduite par un accroissement de la présence de rorquals à bosse dans cette région au préalable rarement fréquentée par l'espèce (Stevick et al., 2006).

Toutes ces observations appuient l'hypothèse d'un changement profond dans la structure trophique de l'écosystème du nord du Golfe du Saint-Laurent. Cette étude vise donc à mettre en relation les changements constatés dans les principaux maillons du réseau trophique et ceux observés dans l'abondance et la distribution des rorquals bleus et d'autres espèces de rorquals comme le rorqual à bosse. Plus spécifiquement, les objectifs sont : 1) de documenter pour la première fois les variations de la fréquentation du nord du Golfe et de l'estuaire du Saint-Laurent par le rorqual bleu et de cerner les zones de hautes densités ou régulièrement fréquentées par cette espèce ; 2) de comparer la distribution (passée et présente) du rorqual bleu et celle des autres espèces, incluant les espèces compétitrices et d'explorer ainsi les liens entre les changements relatifs de distribution et d'abondance des rorquals bleus, de ses compétiteurs et de leurs proies depuis la fin des années 1980 ; et 3) de comparer les variations de patrons de fréquentation par le rorqual bleu entre les sites à l'intérieur du Golfe du Saint-Laurent (estuaire maritime, nord-ouest du

Golfe du Saint-Laurent) et ailleurs (Antarctique, côte ouest américaine). La prémisse soutenant ce projet stipule que les variations observées de la répartition spatiale et de l'abondance du rorqual bleu dans le nord du Golfe du Saint-Laurent seraient associées à une compétition pour sa ressource alimentaire unique, le krill. L'hypothèse présuppose donc que le déclin des stocks de poissons de fond survenu au début des années 1990 pourrait avoir causé une augmentation des populations de petits poissons pélagiques (capelan et hareng). En contrepartie, ceci pourrait avoir engendré un accroissement de la compétition avec le rorqual bleu pour le krill (ressource commune) et, par le fait même, expliquer la désertion de la région par ce cétacé (Figure I.2).



Figure I.2. Illustration de l'hypothèse de travail sous forme de réseau alimentaire simplifié présentant les principaux liens trophiques en rapport avec le krill dans le nord du GSL pour la période A) avant l'effondrement des stocks de poissons prédateurs et B) pour les années récentes. Les flèches indiquent l'importance relative des relations trophiques.

Étant donné le peu d'information connue sur le rorqual bleu, les nouveaux enjeux (changements climatiques par exemple) auxquels il est confronté et le statut précaire des populations de l'Atlantique, cette étude contribuera sans doute à apporter des connaissances supplémentaires sur les aires fréquentées par les rorquals bleus et sur les facteurs pouvant influencer la disponibilité ou l'accessibilité de sa ressource alimentaire.

Le mémoire est divisé en deux chapitres, chacun constituant un ouvrage à part entière destiné à la publication (rapport technique, document de travail), ce qui explique la répétition de certaines informations ainsi que le choix de l'anglais comme langue de rédaction. Le premier chapitre décrit qualitativement et de façon exhaustive les tendances temporelles et spatiales de distribution, d'abondance et de fréquentation des rorquals bleus dans le Golfe du Saint-Laurent. Des hypothèses sont émises pour expliquer les différences temporelles ou spatiales rapportées. Ce chapitre sera soumis comme rapport technique à l'automne 2009. Le second chapitre se penche sur la variation importante de l'abondance de baleines bleues dans le nord du GSL, en relation avec les changements fondamentaux de la structure et du fonctionnement de l'écosystème engendrés par l'effondrement des stocks de poissons de fond au début des années 1990. Ce chapitre fut présenté comme document de travail complémentaire à une conférence donnée lors des conférences scientifiques annuelles du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM) tenue à Halifax en septembre 2008. Puisque les analyses étaient toujours en cours à ce moment, le chapitre a été mis à jour, ce qui explique les différences par rapport au document original disponible sur le site internet du CIEM (Comtois et al., 2008). Le travail se termine avec une discussion générale en français, englobant les points saillants des deux premiers chapitres, auxquels s'ajoutent quelques résultats supplémentaires faisant état du changement temporel de certains liens trophiques (lien prédateur-proie) afin d'illustrer l'augmentation de compétition pour le krill dans le GSL. Une comparaison entre différents écosystèmes y est également effectuée pour déterminer si les changements observés dans différents milieux se répercutent de façon similaire sur les populations locales de rorquals bleus. La synthèse des informations contenues dans le présent mémoire fera ultérieurement l'objet d'une publication primaire.

AIRE D'ÉTUDE

Le Golfe du Saint-Laurent (GSL) est une mer semi-fermée pourvue de deux ouvertures sur l'océan Atlantique nord, soit le détroit de Cabot au sud-est et le détroit de Belle-Isle, beaucoup plus étroit, au nord-est (Figure I.3). Le chenal Laurentien, caractéristique majeure de ce système, est un profond canyon sous-marin (300 mètres de profondeur en moyenne) qui s'étend du plateau continental en Atlantique, où il peut atteindre une profondeur de près de 500 mètres, jusqu'à l'embouchure de la rivière Saguenay. Dans l'estuaire, le chenal Laurentien longe la côte nord et effectue une remontée abrupte à la hauteur de Tadoussac, formant un seuil d'une profondeur approximative de 50 mètres. Entre Terre-Neuve et Anticosti, il se divise en deux chenaux secondaires, soit le chenal Anticosti, qui s'étend vers le détroit de Jacques-Cartier localisé au nord de l'île d'Anticosti et le chenal Esquiman, qui s'étend vers le détroit de Belle-Isle. Plus au sud, le Golfe présente une bathymétrie totalement différente avec un plateau dépassant rarement les 80 mètres de profondeur, le plateau des îles de la Madeleine (Koutitonsky et Bugden, 1991).



Longitude (°O)



Les patrons de circulation et les propriétés des masses d'eau sont complexes et présentent une variabilité importante tant sur une échelle temporelle, allant de l'heure à l'année, que spatiale, variant du mètre au kilomètre. Ils sont contrôlés par les forçages atmosphériques, océaniques et hydrologiques, combinés à la topographie du milieu (Koutitonsky et Bugden, 1991; Saucier et al., 2003). D'une façon générale, le GSL présente une circulation de type estuarienne stratifiée. Les eaux denses et salées en provenance du plateau continental du Labrador et de l'océan Atlantique entrent dans le GSL en profondeur via les chenaux et sont transportées vers les têtes de ceux-ci, alors que l'eau douce en provenance du fleuve et des différents tributaires se dirige, en surface, vers l'océan Atlantique (Koutitonsky et Bugden, 1991).

Ainsi, le GSL est un système stratifié dont la colonne d'eau présente trois couches distinctes l'été et seulement deux l'hiver. De densité peu élevée en raison de sa faible salinité (27-32) et sa température relativement élevée (pouvant atteindre les 20°C sur le plateau des îles de la Madeleine), la couche de surface occupe les 30 premiers mètres et se superpose à la couche intermédiaire froide (CIF) (Dickie et Trites, 1983 ; Koutitonsky et Bugden, 1991). La CIF, qui s'étend ensuite jusqu'aux 100 à 150 premiers mètres de la colonne d'eau, est formée en grande partie d'une eau froide issue du refroidissement hivernal à l'intérieur même du Golfe à laquelle se combine une fraction de l'eau du plateau continental du Labrador qui entre par le détroit de Belle-Isle. Ceci explique la température très froide (-2°C à +1°C) et la salinité modérée (31,5 à 33) de cette couche (Banks, 1966 ; Saucier et al., 2003 ; Smith et al., 2006). La couche profonde plus chaude (4 à 6°C) et plus

salée (33 à 35) est constituée d'eau riche en sels nutritifs de l'Atlantique qui pénètre dans le GSL via le détroit de Cabot et circule, tout comme la CIF, vers l'amont du chenal (Dickie et Trites, 1983; Koutitonsky et Bugden, 1991; Saucier et al., 2003). Avec l'arrivée de l'automne, la hausse du régime des vents induit un brassage important puis, le refroidissement et la formation des glaces de mer augmentent la densité de la couche de surface qui se combinera à la CIF pour ne former qu'une seule couche supérieure tout l'hiver.

Toutes ces particularités topographiques et physiques se répercutent sur la biologie du GSL en induisant une hétérogénéité spatiale de la productivité (de Lafontaine et al., 1991 ; Savenkoff et al., 2001). Ainsi, certaines zones sont plus propices à l'observation de mammifères marins puisque la nourriture y sera concentrée. Par exemple, la région de la Minganie est caractérisée par des résurgences (upwellings) induites par les vents créant des zones locales de productivité et de concentration de krill et de petits poissons pélagiques (Le Fouest et al., 2005), alors que les courants particuliers de l'estuaire maritime exercent le rôle d'une pompe en entraînant et concentrant une partie du krill présent dans le Golfe (Lavoie et al., 2000 ; Souriseau et al., 2006).

CHAPITRE 1

REGIONAL DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF BLUE AND HUMPBACK WHALES IN THE GULF OF ST. LAWRENCE

1.1 INTRODUCTION

Described as nomadic and solitary, the blue whale (Balaenoptera musculus) is a cosmopolitan cetacean that typically undertakes long seasonal migration (Jonsgård, 1966). As with most other baleen whales, this species exhibits a subtropical winter distribution (Sears and Calambokidis, 2002). In spring, they move pole-ward to reach the rich krill aggregations of the high-latitude seas in order to replenish their energy reserves (Sears and Calambokidis, 2002). In Canada, observations can be made off both the Pacific and Atlantic coasts. Two distinct populations seem to occur in the North Atlantic; one extending from the New England and Canadian waters to the Labrador Sea, and the other with most sightings from western Icelandic waters (Sears and Calambokidis, 2002). In the Gulf of St. Lawrence, the first blue whales usually reach Cabot Strait by the end of March beginning of April, when sea ice breaks up (Lien et al., 1987; Sears et al., 1990). Gradually, animals spread toward the northwestern shore of Quebec and the lower Estuary from June to August. By December, most individuals leave to undertake their southward migration, but in years of light ice cover, some whales may remain in the St. Lawrence for much of the winter (Sears and Calambokidis, 2002).

Global blue whale populations were greatly depleted by the time commercial hunting ended in the North Atlantic in 1955 and worldwide in 1966. The initial stock size for the western North Atlantic was roughly estimated at 1500 individuals (Sergeant, 1966), while post-whaling population numbered in the low hundreds (Mitchell, 1974). With low

calving and recruitment rates, this population still shows little sign of recovery. For all eastern Canadian and New England waters, less than 20 calves and few juvenile animals have been reported since 1979 (R. Sears, Mingan Island Cetacean Study [MICS], unpubl. data). All this leads the Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada (COSEWIC) to designate the blue whale as being "endangered" (any species facing imminent extirpation or extinction) in May 2002.

Since 1955, commercial hunting is banned from Canadian waters, and thus is not a threat to rorqual whale species. However, populations are jeopardized in other ways. Because of the small size of the northwest Atlantic blue whale population, even activities affecting only a limited number of individuals could be detrimental to the health of the population. Although further research is needed to better identify and understand the impacts of human activities on this population, some of the contemporary threats that have been identified (Sears and Calambokidis, 2002), include: 1) reductions in prey abundance, 2) noise, 3) contaminants, 4) disturbances caused by whale-watching vessels, 5) collisions with vessels, and 6) entanglement in fishing gears.

Since 1979, MICS has conducted annual surveys using individual photoidentification of whale species (blue, humpback [*Megaptera novaeangliae*], fin [*Balaenoptera physalus*], and minke whales [*Balaenoptera acutorostrata*]) in the Gulf of St. Lawrence. Based on this long-term opportunistic sighting database, the present study attempts, for the first time, to spatially and temporally describe the distribution and abundance patterns of blue whales in different regions of the GSL. More specifically, the objective is to characterize: 1) the blue whales' site attendance patterns and 2) the relative importance of these regions to the species over time.

1.2 MATERIAL AND METHODS

1.2.1 Study area

The Gulf of St. Lawrence is a stratified semi-enclosed sea connected to the North Atlantic Ocean through the Cabot Strait to the southeast and the Strait of Belle-Isle on the northeast (Figure 1.1). The bathymetry of the Gulf is dominated by the Laurentian Channel, which divides the Gulf into two very distinct systems: the deep northern Gulf, characterized by a number of profound channels with depths greater than 200 m, and the southern Gulf represented by a shallow shelf, the Magdalen Shallows, with depths mostly less than 100 m (Koutitonsky and Bugden, 1991). The estuarine circulation controlled by atmospheric, oceanic and hydrologic forcings, induces an important heterogeneity in the productivity throughout the GSL (de Lafontaine et al., 1991; Koutitonsky and Bugden, 1991).



Longitude (°W)

Figure 1.1. Gulf of St. Lawrence divided into seven zones related to rorqual sightings. ESTU: lower Estuary, SIPM: from Sept-Îles to Pointe-des-Monts, GASP: Gaspésie Peninsula, MING: Mingan, SANT: southern Anticosti region, NEGSL: north-eastern Gulf, and NFDL: Newfoundland.

1.2.2 Sampling protocol

Mingan Island Cetacean Study (MICS) collected blue whale sightings for the western North Atlantic since 1979. At the end of the season 2008, the blue whale photoidentification catalogue included a total of 430 individuals photographed predominantly within the GSL, but also from other areas such as the Scotian Shelf, the Gulf of Maine, and the West Greenland. In this study, only individuals observed within the GSL were considered (i.e., 333 individuals).

Since 1987, MICS sampling protocol and materials are relatively similar. Sampling strategy is neither random nor systematic. Field work is conducted aboard rigid-hulled inflatable boats and is weather dependant. Sea state (\leq 4 on the Beaufort scale), wind speed (\leq 20 knots), precipitation and fog (visibility of at least 3 nautical miles) are the limiting factors for a survey to be conducted. Spatial effort distribution is also weather dependant, mainly constrained by wind direction and strength. Therefore the study area is not homogeneously covered. For each survey day, research vessels attempt to cover the greatest possible area, passing more time where rorqual species (blue, humpback or fin whale) are encountered (Doniol-Valcroze, 2001). Each observation is associated to a picture that allows individual identification based on the animal's pigmentation pattern (Katona and Whitehead, 1981; Agler et al., 1990; Sears et al., 1990). The time and date, footprint coordinates (where the animal dove), behaviour and group composition if any, complete the recorded information.

As the whole GSL cannot be thoroughly studied, MICS conducts surveys in known whale aggregation areas. The principal study area, Mingan (hereafter referred as MING; see Figure 1.1) ranges from the Québec North Shore at the level of the Mingan Islands, including the Jacques Cartier Strait out to Anticosti Island and its western shelf waters. It is sampled every year from June to October inclusively (although few data were opportunistically collected during the rest of the year), and therefore benefits of the greatest coverage. The lower Estuary (ESTU) and the Gaspésie Peninsula (GASP) are only covered during the peak of blue whale abundance, from the end of August to the beginning of September, and from the end of June to the beginning of July, respectively. It is important to mention that, due to logistic reasons, these areas were not systematically studied every year. Sites of second importance were sporadically sampled, when blue whales were known to be there, or opportunistically. These zones include the Québec North Shore, between Sept-Îles and Pointe-des-Monts (SIPM) and the Northeast Gulf (NEGSL).

To increase the amount of information in areas where effort is limited, photoidentification data from non-MICS observers (other research stations, enterprises or private persons) have been included under the term "opportunistic" (OPP). Each sighting provided and accepted typically consisted of the whale's picture with position and date, which enabled MICS staff to confirm the individual's identity. Because these sources did not follow any precise protocol, sightings lacked useful information on spatial or temporal
effort features, which made it difficult to standardize effort. For these sources of information, only the number of sighting days is available. The use of these OPP data adds information for two more regions of the GSL, Newfoundland (NFDL) and the southern Anticosti region (SANT), which have been poorly surveyed (Figure 1.1). For the SANT region, the rare sightings are, unfortunately, impossible to identify on an individual basis. This zone has then been removed from the general analysis. For the Estuary exclusively, a third source of information is available. In 2000 and 2001, a special MICS team (named hereafter according to the leader's initials, CLB) was present in this area to study blue whale acoustics using a slightly diverging protocol than for regular MICS surveys. Consequently the three sighting sources (MICS, OPP and CLB) for the ESTU region cover June through October inclusively, with varying intensity depending on the amount of opportunistic data available each year and the duration of MICS surveys.

This study includes all blue whale species' observations (MICS and non-MICS) for all the above mentioned zones from 1987 to 2007 inclusively (until 2008 for MING only). For the Mingan region only, humpback whale sightings were also included in the analyses. Because several data are not yet incorporated to the database, some analyses lacked specific years or sighting sources (see in the analysis' description and associated figures).

1.2.3 Effort analysis

Because a regular sampling protocol exists for the Mingan study area, an attempt was made to characterize the annual effort (e.g., is the effort constant between years?) even though both geographical and seasonal distributions of blue whales are biased due to the non-uniform observer efforts (see previous section). Temporal effort (1987 to 2006) was represented by 1) the total number of sampling days and 2) the total number of daily sighting hours on an annual basis (Figures 1.2A and B). Based on GPS positions, spatial effort (1987 to 2002) was estimated by 1) the tracks covered (in km) and 2) the area covered (in km²) on an annual basis (Figures 1.2C and D).

All these analyses present different limitations. The temporal daily effort considered each day equally, notwithstanding their duration, the area covered or the number of boats used. The number of boats is taken into account in all other analyses because the total hours, tracks covered and area covered for each boat are pooled on a daily basis. This suggests that the spatial and temporal efforts of each boat are completely independent, which is not exactly true as boats travel jointly for a great part of the day. In order to limit this bias, the total area covered annually was calculated. A two nautical-mile buffer was added on each side of the daily tracks. The buffer length is based on a subjective estimate, but it gives a more accurate picture of the spatial effort. Despite all these adjustments, none of the resulting analyses are rigorous enough to standardize the sampling effort, because numerous other biases are simply impossible to normalize. For example, the amount of



Figure 1.2. Annual sampling effort calculation for Mingan area with mean values and 95% confidence intervals. Temporal effort in A) total annual days and B) total hours per year for the 1987–2006 period, and spatial effort in C) annual tracks (km) and D) annual covered area (km²) for the 1987–2002 period.

time spent surveying versus the time allocated for photo-identification or the weather conditions influencing visibility and effectiveness of field-work, could both lead to possible missing of some individuals. Consequently, graphs in Figure 1.2 can only be regarded as guesstimates for effort representation.

All the curves obtained present some interannual variations. The total number of sighting days varies between 55 and 85 days (mean: 67 ± 4 days) while the total number of daily sighting hours ranges from about 700 to 1 600 hours (mean: 996 ± 103 hours) (Figures 1.2A and B). Spatial effort also fluctuates from year to year, ranging between a recorded annual minimum coverage of 7 000 km (mean: 11 928 ± 1 892 km) or 31 500 km² (mean: 47 756 ± 4 608 km²) and a maximum coverage of 20 500 km or 63 550 km² (Figures 1.2C and D). Overall, there is no general trend of the annual sampling effort (spatial or temporal) over time, and, in the 2000s, only little annual fluctuations are observed.

1.3 RESULTS

1.3.1 Distribution of blue and humpback whales in the Gulf of St. Lawrence

The following maps present the general distribution of two rorqual species (blue and humpback). They show all observations identified, on a specific or individual basis, from the entire MICS database, which covers from the end of the 1970s until 2008 (Figures 1.3 and 1.4). For each individually identified whale, only the first sighting of the day was used. This ensures that the whale's position was not influenced by the approach of the boat. Because all daily sightings are plotted in these maps, a single whale can match several dots (several observations of the same whales on different days). Furthermore, observations identified to the species only were exceptionally used here and plotted on the maps (not used in analyses) in order to give a better idea of the extension of these whales' distribution in the GSL (for more detailed maps of the temporal distribution of blue and humpback whales in the two main areas of research –estuary and Mingan region- referred to Appendices 1 to 3). Even if the two species can be sighted from most regions, some spatial segregations can be highlighted. Most blue whales are found in the western part of the GSL (ESTU, MING, SIPM and GASP), while humpback whales were observed mainly in the MING and NEGSL areas.



Longitude (°W)

Figure 1.3. General distribution of blue whales in the Gulf of St. Lawrence (GSL) based on all identified whales from the whole Mingan Island Cetacean Study (MICS) database.



Longitude (°W)

Figure 1.4. General distribution of humpback whales in the GSL based on all identified whales from the whole MICS database.

1.3.2 Abundance of blue and humpback whales in Minganie

Despite some inter-annual variations (1991 and 2001), there is a sharp drop in the number of blue whale sightings over time in the Minganie area (r = 0.69, n = 22, p < 0.05). In fact, two time periods were distinguished (Figure 1.5A). The 1987–1993 period is

characterized by high values of mean blue whale abundance (15 ± 8) while a mean of only three (± 3) whales have been observed in the 1994–2008 period. In contrast, there is a progressive increase in the humpback whale abundance since the beginning of the study period (from 10 whales in 1987 to about 100 in 2008; r = 0.73, n = 22, p < 0.05) (Figure 1.5B). These trends are not related to bias in the spatio-temporal effort (see effort analysis section).



Figure 1.5. Annual abundance of blue A) and humpback B) whales in Mingan region for the 1987–2008 period (blue: with the mean whale's abundance values for both periods; humpback: n = 22, r = 0.73, p < 0.05).

1.3.3 Abundance of blue whales in the Estuary

The yearly number of sampling days (Figure 1.6) and the annual number of photoidentified blue whales (Figure 1.7) are represented for each of the three available ESTU sources (MICS, OPP, and CLB). The total number of sampling days for these three sources combined varied extremely, with only four sighting days in 1989 to near 46 in 1994 and 2001 (Figure 1.6). A very similar pattern is observed with the overall number of photoidentified individuals, when as few as five individuals were identified in 1989 compared to 72 in 1994 or 73 in 2001 (Figure 1.7). Hence, these two variables are highly correlated (r =0.89, n = 21, p < 0.05) (Figure 1.8A). Note that there was no such relationship in Minganie (r = 0.32, n = 21, p = 0.16) (Figure 1.8B).

Despite a more extensive temporal coverage of the area, the OPP sources lead to a lower identification rate compared to MICS. In 2000 for instance, MICS identified 34 different blue whales in 13 days whereas the OPP sources only reported 16 animals for 15 days out. Overall, and because of the highly heterogeneous effort, no general temporal trend of blue whale abundance can be estimated in the Estuary. However, the highest numbers of blue whales individually identified in Minganie (23 in 1987 and 1992; Figure 1.5) during this study period are amongst the lowest values recorded from the Estuary (Figure 1.7).



Figure 1.6. Annual number of days with sightings (opportunistic sources; OPP) or annual number of days out (MICS and CLB) in the Estuary for the 1987–2006 period. The 2007 data are only preliminary results.



Figure 1.7. Annual number of blue whales identified by each different source in the Estuary for the 1987–2006 period. The 2007 data are only preliminary results.



Figure 1.8. Relationships between the numbers of blue whales identified and the numbers of sampling days in A) the Estuary and B) in Minganie.

1.3.4 Blue whales' site attendance patterns

From 1987 to 2007, 333 different blue whales were photo-identified throughout the Gulf. Table 1.1 summarizes the annual sightings of blue whales for all zones. The Estuary is the region where the highest number of blue whales has been observed (845) and individually photo-identified (220) from 1987 to 2007. Despite a smaller sampling effort, more whales were seen in GASP and SIPM (221 and 153 observations respectively) and individually photo-identified (134 and 114 individuals, respectively), compared to MING (144 observations for 94 different individuals). Maybe due to the weak sampling coverage, only few animals (five) were recorded for NFDL and NEGSL regions. The yearly total of different blue whales identified for the entire GSL varies greatly between years and ranges between 23 and 96 whales. No temporal trend can be depicted, a tendency that is probably

the results of irregular spatial and temporal surveys. However, still recently, an important number of blue whales is still encountered throughout the GSL each year (Table 1.1).

A high proportion of the animals that frequented the GSL appears to be nonexclusive to any specific site, meaning that they have been observed in more than one zone (Figure 1.9). Except for the NEGSL-NFDL area, most individuals were seen at least in two different zones of the GSL. Hence, 70% of the animals observed in MING (66 whales), 64% in ESTU (141 whales), 72% in GASP (97 whales), and 84% in SIPM (96 whales) are non-exclusive animals. Appendix 4 presents a detailed synthesis of the annual distribution of individual blue whales in the GSL. Data are subdivided in order to focus on the two main regions (MING and ESTU), as well as on the individual's site attendance patterns. Globally, whales can be divided between individuals that are recurrently observed (more than three years over the study period; "regular visitors") in the GSL (all areas together), and those rarely encountered (three years or less; "occasional visitors" also referred as transient animals). Also, some animals seem to prefer one specific area ("exclusive animals") while others explore many sectors ("cosmopolitan animals") of the GSL. The following paragraphs describe in details these individual's site attendance patterns of blue whales.

The first 29 individuals (Appendix 4.1) were occasionally seen over the studied period, but exclusively in MING. The following eight animals were regularly seen in MING (before 1993), but not exclusively in that area (Appendix 4.2). Appendix 4.3

presents 29 cosmopolitan whales sporadically observed in MING, but also elsewhere in the GSL. According to these three appendices, several individuals visited the Mingan area every year (regular visitors as well as new transient animals), a phenomenon that has decreased since 1992–1993. Although one whale is known to be dead (B001 was found beached on the shore of Anticosti Island during the summer of 1992), most other animals seem to have vanished from the GSL.

Table 1.1. Summary of the distribution of blue whale sightings for the 333 individuals identified in the GSL from 1987 to 2007 (raw data, no standardization). For each particular area, the total observation of individuals per year (Total) is distinguished between animals seen on previous years (Known) and those observed in the area for the first time (New). Last row: Overall total observations per area. Two last columns: Overall total observations per year all area together and annual number of different photo-identified animals (no duplicate; n) in the GSL.

	ESTU			MING			GASP			SIPM			NEGSL			NFDL			Total annual	Total annual
	New	Known	Total	New	Known	Total	New	Known	Total	New	Knowr	n Total	New	Known	Total	New	Known	Total	in the GSL	in the GSL
1987	10	0	10	23	0	23	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	35	33
1988	10	2	12	5	5	10	0	0	0	37	0	37	I	0	I	0	0	0	60	49
1989	5	1	6	8	9	17	1	0]	5	1	6	0	0	0	0	0	0	30	29
1990	30	6	36	10	11	21	0	0	0	12	1	13	0	0	0	0	0	0	70	60
1991	32	16	48	2	1	3	1	0	1	6	2	8	0	0	0	0	0	0	60	58
1992	8	30	38	17	6	23	7	0	7	0	0	0	0	0	0	2	0	2	70	65
1993	17	54	71	5	2	7	21	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	99	94
1994	20	52	72	2	1	3	2	3	5	16	5	21	0	0	0	0	0	0	101	96
1995	9	32	4	I	2	3	4	I	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	49	48
1996	10	28	38	5	2	7	2	4	6	7	6	13	0	0	0	0	0	0	64	60
1997	8	48	56	0	0	0	10	6	16	3	5	9	0	0	0	0	0	0	81	73
1998	3	12	15	0	2	2	1	2	3	1	2	3	0	0	0	0	0	0	23	23
1999	8	47	55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	55	55
2000	9	50	59	2	1	3	16	6	22	5	8	13	0	0	0	1	0	j.	98	85
2001	16	58	74	10	1	11	ł	0	1	2	1	3	0	0	0	0	0	0	89	87
2002	I	42	43	0	5	5	2	2	4	4	3	7	0	0	0	0	0	0	59	56
2003	3	33	36	0	1	1	6	2	8	3	l	4	0	0	0	0	0	0	49	43
2004	3	42	45	0	0	0	5	5	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	55	50
2005	4	42	46	1	0	1	15	8	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	70	64
2006	3	23	26	3	Ι	4	29	29	58	8	4	12	0	0	0	0	0	0	100	88
2007	0	18	18	0	0	0	12	18	30	2	1	3	0	0	0	0	0	0	51	46
Total observations per area			845			144			221			153			2			3	1368	n

Similar patterns are repeated toward the individuals observed in the lower Estuary. Of the 79 blue whales observed solely in the Estuary (exclusives), 59 have been observed occasionally (Appendix 4.5) and 20 regularly (Appendix 4.4). Subsequent appendices catalogued another 120 individuals observed regularly (Appendix 4.6; 72 animals) or sporadically (Appendix 4.7; 48 animals) in the Estuary, but also in other regions (cosmopolitan individuals). Compared to MING, a bigger proportion of blue whales regularly frequented the Estuary (seen on 4 different years or more). Many individuals observed in the late 1980s – early 1990s were still reported in the 2000s (e.g., B174, B235, and B191; see Appendices 4.4 and 4.6). Also, new individuals were inventoried each year. In 2001 for instance, around 15 blue whales were seen for the first time in the Estuary (Appendices 4.5 and 4.7).

Finally, 68 whales have been exclusively reported in the areas that were surveyed at low coverage (GASP, SIPM, NEGSL and NFDL) (Appendix 4.8). Hence, 20% of all blue whales identified for the whole GSL from 1987 to 2007 were never observed neither in Mingan nor in the Estuary.

Overall, no net pattern on the return rate of blue whales in the GSL could be depicted from these results. Whales don't seem to come back regularly (no specific temporal cycle).



Figure 1.9. Distribution of the 333 blue whales photo-identified in the five zones for the 1987–2007 period. MING: Mingan, ESTU: lower Estuary, GASP: Gaspésie Peninsula, SIPM: from Sept-Îles to Pointe-des-Monts, NEGSL+NFDL: north-eastern Gulf and Newfoundland.

1.3.5 Blue whales' site frequentation patterns

Individual whales visit the GSL on a more or less regular basis, depending on the species and the area. In this section, details on presence at the main studied sites, Mingan and Estuary, are presented. For Mingan, the whole time period is used (i.e., 1987 to 2008). Because MICS did not conduct regular field surveys in the Estuary before 1993 nor in 1998, and since 2007 data are not available yet, these years were not included in the present analysis, which focuses on the 1993–2006 period (1998 excluded).

The total frequentation (number of years an animal visited the GSL over the studied period) and mean occurrence (number of days an animal was seen on a specific year) of blue whales in Mingan (Figures 1.10A and B) or in the Estuary (Figures 1.11A and B) were compared. The total frequentation consists of the percentage of whales seen a definite number of years over the whole study period (e.g., 74% of the blue whales observed in MING were seen a single years). For specific individuals, each sighting year was given equal weight, notwithstanding the individual's site attendance patterns of blue whales (regular or occasional visitor). Hence, the whale coded B200 was observed for at least three different years in MING (1987, 1989 and 1993) (see Appendix 4.2). This individual is included in the 3% of whales observed at three years in this area (Figure 1.10A). Some animals were seen in both sectors, and were thus included in both total frequentation calculations. As an example, B019 was identified four different years in MING (1987 to 1990) and three in the Estuary (1993, 1994 and 2000) (Appendix 4.2). Hence this whale is one of the 4% that visited the MING for four years (Figure 1.10A) and is also part of the 11% observed at three different years in the ESTU (Figure 1.11A).

To determine the mean occurrence (following the definition by Clapham et al. [1993]), each year individuals were classified according to their specific number of sighting days, which was then divided by the annual total of identified whales. For example, in 2000, a total of 59 blue whales was observed in the Estuary. Out of this number, 18 individuals were seen one day and 13 two different days (not always following days). Then, from all identified whales of the Estuary in 2000, 31% were seen one day and

22% two days. Finally, the resulting percentages were averaged for the entire study period. Note that these estimates are only the number of survey days where each whale has been identified (no real occupancy time).



Figure 1.10. Blue whale A) total frequentation and B) mean occurence in Mingan region for the whole 1987–2008 period.



Figure 1.11. Blue whale A) total frequentation and B) mean occurrence in the Estuary for the 1993–2006 period (1998 not included).

Most blue whales don't seem to be regular visitors of the Mingan region (74% only observed one year; Figure 1.10A), and are rarely observed more than a few days (57% only one day; Figure 1.10B). However, there was a change in these patterns over time. In period of higher frequentation (1987–1990), animals showed a prolonged mean occurrence in Mingan (40% of individuals observed three different days or more), while in period of low frequentation (2000–2003), this number dropped to 19% (Figure 1.12A and B). The picture is slightly different in the Estuary, where the percentage of animals observed one year is less important (39% only, Figure 1.11A) compared to Mingan (74%; Figure 1.10A). But, blue whales do not stay much longer there (47% of the individuals are observed only one day compared to 57% in MING) (Figure 1.11B). Their total frequentation was enhanced, however, because 61% were seen at least 2 years in the Estuary contrasting with 26% of the whales in MING. Although comparison between these sites might be biased by the different time series used and the heterogeneous sampling efforts, blue whale frequentation at those two sites seems obviously different.

Site frequentation patterns of humpback whales in MING were also estimated (Figure 1.13). An important number of the encountered humpback whales (56%) was also seen a single year. This species generally stays longer when present in the area (only 31% observed one day; Figure 1.13B).



Figure 1.12. Mean occurrence of blue whales observed in Mingan region during period of A) high frequentation (1987–1990) and B) low frequentation (2000–2003).



Figure 1.13. Humpback whale A) total frequentation and B) mean occurrence in Mingan region for the 1987–2006 period.

۰,

Globally, blue whales have a reduced mean occurrence compared to humpback whales. On the other hand, blue whales seem to have a higher total frequentation in the Estuary (61% observed at least two years) compared to both these species when found in the Mingan area (26% and 44% for blue and humpback whales, respectively).

1.4 DISCUSSION

This work is based on one of the longest photo-identified blue whale data sets collected by the Mingan Island Cetacean Study (MICS). Although it is not perfect and does present some limitations, it contains valuable information on a poorly known endangered species. This work aims to qualitatively describe this database and highlight any trends on the abundance and distribution of blue whales in the Gulf of St. Lawrence during the 1987–2008 time period.

The MICS protocol strategy consists in identifying a maximum number of blue whale individuals rather than doing a stratified random sampling. However, only Mingan was systematically sampled from spring to fall on an annual basis since the beginning of this study period. All other zones were covered opportunistically or during blue whale peak abundance (see material and methods section). Thus, absence of blue whales from a region might be the result of a lack of observers, and this would be one of the major limitations of this database and associated analyses.

1.4.1 Variation of the abundance and distribution over time

The Gulf of St. Lawrence is a known summer feeding ground for blue whales and other rorqual whale species (Sears et al., 1981, 1990; Kingsley and Reeves, 1998; Sears and Calambokidis, 2002). Based on three aerial surveys (1995-1996 [published previously by Kingsley and Reeves, 1998], and 2002), two satellite-telemetry studies, and information from literature, Lesage et al. (2007) reviewed areas of concentration of marine mammals in the Estuary and the Gulf of St. Lawrence. These authors estimated that blue whales are likely to occur at least seasonally in: 1) the Strait of Belle-Isle/Mecatina plateau, 2) Pointedes-Monts to Sept-Îles, 3) west of Anticosti, 4) the entrance of St. Georges Bay Newfoundland, 5) offshore Gaspé, and 6) the western shelf of Newfoundland including the head of the Esquiman Channel. However, areas known to be used regularly by blue whales were not surveyed (St. Lawrence Estuary) or were surveyed at a low coverage. Since 1979, MICS research station has catalogued more than 430 different individual blue whales for the western North Atlantic, with the large majority of the identifications (400 out of 430) carried out from inside the Gulf of St. Lawrence. The present work shows that sightings were mainly reported from the western part of the GSL (ESTU, SIPM, MING and GASP), in agreement with Lesage et al. (2007). Many individual blue whales were still observed in recent years (Table 1.1), and the GSL remains an area of significant blue whale sightings. During the same time period (from 1979 until 2008), 741 humpback whales visited primarily the eastern GSL (MING, GASP and NEGSL) (208 individuals in MING only

from 1987 to 2006). Humpback whales usually arrive in the GSL off Gaspé Peninsula by June and move for the Jacques-Cartier strait and along the Québec north shore later in summer (Ramp, 2008). Other individuals probably pass through the Strait of Belle-Isle to reach NEGSL. Only rare observations come from the Estuary. This is consistent with previous studies that depict the Estuary as being of minor importance for this species (Edds and McFarlane, 1987; Ramp, 2008).

Changes in whale abundance have been observed over time in Mingan area, where an obvious collapse in blue whale frequentation occurred by 1993. Fluctuation in the abundance and distribution of marine mammals on an annual time scale is expected, and usually matches patterns of food availability themselves directly affected by oceanographic conditions (Forney and Barlow, 1998; Benson et al., 2002; Friedlaender et al., 2006). Could the Mingan pattern result from a krill density reduction? Blue whales have highenergy feeding behavior and metabolic demands. Like other rorquals, they exhibit a threshold foraging behavior, meaning that below a specific limit of prey density, foraging by baleen whales becomes unprofitable and aggregation of whales do not occur (Piatt and Methven, 1992; Acevedo-Gutiérrez et al., 2002; Friedlaender et al., 2006). Then blue whales must seek out areas of dense prey aggregation. Several long term studies conducted in the GSL suspected a general decrease in euphausiid biomass (Hanson and Chouinard, 2002; Harvey and Devine, 2008). In the southern Gulf, Hanson and Chouinard (2002) suggested that this decline might be related to unusually cold bottom water temperature (Gilbert and Pettigrew, 1997), a situation also reported from the Barents Sea (Seigel, 2000). If this decline in krill abundance results in a prey density below optimal foraging level, it could account for the departure of blue whales from the Mingan region. A similar phenomenon occurred off western North America where a documented dramatic drop in the overall zooplankton abundance since the 1970s resulted in a 90% decline in Sooty Shearwater abundance, a euphausiid-feeding seabird (Veit et al., 1997).

Recently, Moore (2008) proposed marine mammals as prime sentinels of marine ecosystem changes because they integrate and reflect ecological variations across large spatial and long temporal scales. Deep changes were observed in the trophic structure of the northern Gulf of St. Lawrence ecosystem following the groundfish stock collapse (Savenkoff et al., 2007). This could also explain the observed variations in distribution and abundance of whales from MING. The community structure shifted from one previously dominated by demersal (cod, redfish) and small-bodied forage (capelin, herring, mackerel, shrimp) species in the 1980s to one dominated by small-bodied forage species in the early 2000s (Savenkoff et al., 2007), all of these being important krill eaters (Vesin et al., 1981; Darbyson et al., 2003; Savenkoff et al., 2009). The possible increase in fish-blue whale competition for the same food source might result in the whale's departure from the area. This hypothesis is further supported by the concomitant increasing number of humpback whales visiting the same region; a more generalist species that feed both on zooplankton and small schooling-fish species (Mitchell, 1975; Borobia et al., 1995; Pauly et al., 1998a). This assumption is the focus of chapter 2 and was presented at the ICES annual science conference 2008 in Halifax in September 2008 (Comtois et al., 2008).

1.4.2 Whales' site attendance patterns

Blue whales are high dispersal, nomadic animals, rarely spending much time in any specific area even during feeding season. Mate et al. (1999) studied blue whale movements in southern California during the summer feeding season and fall migration using satellite tracking tags. On the feeding ground, tagged whales presented a mean occupancy time of 4.2 days (\pm 2.9 days) during which they travelled distances from few hundred km to more than 2 000 km. Previous works within the GSL also suggested a nomadic behavior supported by generally low local resident time and re-sighting rate (Sears et al., 1990; Ramp et al., 2006). Results from the present study are consistent with these findings, with low mean occurrence and total frequentation recorded for the animals seen in Mingan or in the Estuary. In addition, most individuals seen in the GSL moved between many different areas during a same year or over the study period (cosmopolitan animals). Acevedo-Guiérrez et al. (2002) estimated that foraging dives are about 2 times more energetically expensive than non-foraging ones. Since blue whales in the St. Lawrence Estuary can feed for extensive periods of time with few interruptions (up to 22 hours per day; Lesage et al. unpublished data), it is possible that travelling between food patches or between different feeding areas also serves as recovery time.

The GSL is probably only a small proportion of a much larger summer feeding ground that might encompass the whole northwest Atlantic. This is suggested by the low total frequentation of most whales over the study period, the high number of animals rarely observed (transient individuals), and the absence of systematic return for the great majority of the observed individuals. Hammond et al. (1990) stated that blue whales frequenting the GSL could be a variable component of a larger population, an assumption further corroborated by Ramp (2001).

Although blue whales are globally nomadic animals, some individuals present different site attendance patterns and can be distinguished between: animals seen only in a single area (exclusive) or cosmopolitan individuals and whales regularly observed in the GSL or occasional visitors (also referred as transient). If around 50% of the encountered blue whales proved to be non-exclusive to a specific site and do travels between the sampled zones, still about 10% (33) of the identified whales seem to prefer one single area, because they have been regularly observed (on three different years or more) in one precise sector (the other 40% are exclusives, but also transient animals). This result is most likely erroneous (false signal or at least overestimated) because of the incomplete monitoring of the GSL. However, many of the cosmopolitan animals also show a clear preference over one particular zone. As an example, a lot of non-exclusive individuals frequented the Estuary for eight years or more while rarely seen in other areas. In addition, several individuals were sighted regularly (between three and four years) in Mingan area during the late 1980s and early 1990s. According to these observations, some individuals (cosmopolitans and exclusives) do present site fidelity characteristics. Furthermore, half of the catalogued whales were regularly observed in the GSL whereas the other half were

seldom identified (one third or 110 animals have been seen only one year). Again, the high percentage of animals rarely observed could result from the incomplete GSL coverage. It would be very surprising, however, to have missed many individuals in all monitored zones for 20 consecutive years. From all these results, it is clear that most blue whales are nomadic because they visit several different regions of the GSL (cosmopolitan). However, some do present site fidelity characteristics and, while some individuals appear to be only transient, others are definitely regular visitors.

1.4.3 Interspecific and interregional differences

Blue whale sightings are clearly more abundant and more regular in the Estuary than in Mingan. This appears obvious from the higher whales abundance and longer frequentation patterns. Of the total 333 individually identified whales, 220 visited the Estuary during the study period, compared to only 94 in MING. From 1987 to 2007, 40 individuals were annually identified on average in this area (all three sources combined), with a maximum of 73 identifications reached in 2001. Moreover, the strong relationship between the number of survey days and the total number of individual identifications found in the Estuary (Figure 1.8A) implies that the abundance of blue whales might be underestimated. By comparison, the maximum in Mingan was 23 blue whales identified in both 1987 and 1992, while the mean annual sighting was of seven individuals per year during the 1987–2008 period. From these results, blue whales appear to make a more extensive use of the lower Estuary area. However, there was a decrease in the mean

occurrence between periods of higher (before 1993) and lower (after 1993) blue whale frequentation in Mingan. Hence, when present in the area, blue whales were observed for a longer period of time before 1993. Furthermore, blue whales abundance in the 1980s was at least as important but most probably higher then what was documented for the end of the 1980 - beginning of the 1990s in this study (R. Sears, MICS, pers. comm.). The Mingan area could have been a much more significant zone for the species than what's foretell from the data time series of this study.

Blue whale distribution patterns have been closely correlated with the location of dense euphausiid patches, particularly adult stages (Reilly and Thayer, 1990; Croll et al., 1998; Fiedler et al., 1998; Croll et al., 2005). The lower Estuary was suggested as being one of the richest persistent krill aggregation site documented in the GSL (Simard and Lavoie, 1999; Sourisseau et al., 2006). A combination between local currents, topography and euphausiid negative phototactism behavior leads to advection, concentration and retention of adult krill species in the lower Estuary, a process known as the "estuarine pumping system" (Lavoie et al., 2000; Cotté and Simard, 2005; Souriseau et al., 2006). This could explain the marked presence of blue whales in the area (higher annual abundance and longer site frequentation patterns). Because blue whales are designated as endangered on the COSEWIC species' list and on the International Union for Conservation of Nature (IUCN) Red List of Threatened Species, data on blue whale abundance in the Estuary should continue to be collected in the future and should be extended to the complete feeding season. If the krill pump remains vital and keeps attracting blue whales

to this area, any downward trend in the abundance of blue whales could be an indication of some significant environmental or biological changes occurring in the system.

Although a small spatial scale is not the most effective manner to determine population trend, it clearly presents some advantages. One can evaluate the importance of different areas for species. For example, probably because the "krill pump" found in the Estuary helps to maintain regular and more abundant prey patches, blue whales sightings from this region are much more important compared to the MING region. Furthermore, it enables to perceive variations in site frequentation that could suggest ecosystem changes. For instance, the departure of the small regular cohort from the Mingan area in 1992–1993 and the subsequent general desertion of blue whales from this region indicate possible ecosystem changes by the early 1990s.

In contrast to blue whales, humpback whales are known to present a strong matrilineal site fidelity behavior (Katona and Beard, 1990). Results obtained show a mean occurrence that exceeds those of blue whales notwithstanding the region (MING or ESTU). However, the total frequentation over the study period is not as high as expected and even inferior to that of blue whales in the Estuary (with 56% of humpback whales seen only one year in MING compared to 39% for the blue whales observed in ESTU). Inclusion, in the calculation, of numerous individuals identified for the first time in recent years (from 2003 to 2008) could have overrate the signal of whales seen only a limited number of years. However, this bias would be marginal for blue whales, because only four

new animals were reported in MING and 13 in the Estuary over the last five years (2003–2007). In comparison, 50 new humpback whales have been recorded from 2003 to 2006 in MING. Removing these animals from the analysis would raise the number of humpback whales seen more than one year in MING from 44% to 52%. Since 2005, sighting rates of humpback whale calves and juveniles rose considerably in MING (R. Sears, MICS, pers. comm.). Ramp (2008) reported that juveniles appeared to emigrate more often than adults from the GSL, which could partly explain the resulting low total frequentation obtained for humpback whales in the present study. This possibility seems improbable for blue whales because to date, less than 20 blue whale calves have been reported for the whole Gulf, compared to more than 100 humpback whale calves since 1980 in the same region.

Many other sectors of the GSL are important foraging areas for rorqual species. A significant number of blue whale identifications (almost 20% or 68 individuals) came from the secondary zones (SIPM, GASP, NEGSL, NFDL). Despite the reduced sampling effort in these areas, two regions (GASP and SIPM) have a higher total individual identification number compared to MING (134, 114 and 94 animals, respectively), suggesting the fundamental significance of these zones to blue whales. Also, during September 2006, 11 additional individuals were identified off the Gaspé area. These findings illustrate the need for further work at both the spatial scale (e.g., at least to the entire GSL) and seasonal scale in several areas (e.g., Estuary, Gaspé) in order to have a better picture of the general distribution and abundance of blue whales in the Gulf of St. Lawrence.

1.5 CONCLUSION

Based on a long-term opportunistic sighting database, the present study describes for the first time the temporal variations of the distribution and the abundance of blue whales in different regions of the GSL. The general nomadic behavior of blue whales is confirmed by the high percentage of whales with low total frequentation and the reduced overall occurrence. This also strengthens the assumption that the GSL makes up only a portion of a much larger feeding ground that might encompass the whole northwest Atlantic (east coast of North America, including the Scotian Shelf, Newfoundland and Labrador shelf waters, the Grand Banks and Flemish Cap and north to western Greenland). A closer look at individual site attendance patterns can highlight differences in the significance of diverse areas to blue whales, showing a clear preference for the Estuary compared to Mingan region. The study also illustrates the striking departure of blue whales from Mingan, a situation that may result from the reduced availability or access to adequate food resources (suggesting changes in the ecosystem). Because blue whales are listed as endangered by COSEWIC and IUCN, investigation on the abundance and distribution as well as sites attendance and frequentation patterns of blue whales in the Gulf of St. Lawrence has to be continued in order to learn more on basic ecology of species which could help adapt management strategies to the current stock situation and to ensure adequate protection under the Species At Risk Act.

CHAPITRE 2

IS THE CHANGE IN DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF BLUE WHALES RELATED TO THE GROUNDFISH COLLAPSE IN THE NORTHERN GULF OF ST. LAWRENCE?

Ce second chapitre a été présenté comme document de travail complémentaire à une conférence donnée lors de l'édition 2008 des conférences scientifiques annuelles du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM) tenue à Halifax en septembre 2008. Le document original fait partie des « *Council Meeting Documents* » publiés, en anglais, par le CIEM et intégralement disponible en ligne (Comtois et al., 2008 ; <u>http://www.ices.dk</u>). Puisque les analyses étaient toujours en cours au moment de la publication du document de référence, une mise à jour du document est présentée ici. Seul le résumé traduit en français a été intégré au résumé de ce mémoire. Pour minimiser les duplications, certaines figures précédemment présentées ont été soustraite du chapitre, le texte référant au graphique approprié. De même, les références et les remerciements ont été retirés et combinés aux références générales du mémoire.

2.1 INTRODUCTION

The blue whale (*Balaenoptera musculus*) is a pelagic cetacean that can be found in every ocean of the world. The population of the Northwest Atlantic may include less than 250 mature whales, whereas it numbered in the thousands at the beginning of the 20^{th} century (Mitchell, 1974; Sears and Calambokidis, 2002). Commercial whaling explains this major decline. Although blue whales have been protected globally since 1966, it appears that low calving and recruitment rates have produced very limited natural population increases (Yochem and Leatherwood, 1985; Sears and Calambokidis, 2002). Blue whales usually undertake long seasonal migration from high latitudinal summer feeding grounds to southern areas in winter. Specialist feeders, they consume mainly krill (Sears and Calambokidis, 2002). In the North Atlantic, their main prey items are euphausiids Thysanoessa inermis, T. longicaudata, T. raschii and Meganyctiphanes norvegica. A blue whale can ingest between two and four tonnes of krill per day and has an extremely energetically demanding method of feeding. These characteristics therefore constrain blue whales to areas of dense prey aggregations, and make them particularly vulnerable to perturbations in prey abundance (Acevedo-Gutiérrez et al., 2002). Many studies have thus found blue whale distribution closely related with dense krill patches (Schoenherr, 1991; Doniol-Valcroze, 2001; Croll et al., 2005; Doniol-Valcroze et al., 2007).

Persistent high-density krill aggregations have been identified in the Lower St. Lawrence Estuary (LSLE) and northwestern Gulf of St. Lawrence (NWGSL). Using a physical circulation model coupled with a diel vertical migration model, Sourisseau et al. (2006) showed that the organisms accumulate in key areas determined by the regional circulation (head of the lower St. Lawrence Estuary, Strait of Jacques-Cartier, around Anticosti Island, and along the north shore in the NW part of the Gulf) (Figure 2.1). In the Lower Estuary, the mechanism responsible is the pumping and retention of the adult krill from a large part of the Gulf of St. Lawrence by the strong two-layer estuarine circulation combined with the organisms' negative phototactism (Simard et al., 1986; Sourisseau et al., 2006). Epipelagic larval stages are flushed downstream with the surface outflow and adult biomasses would return upstream in the deeper waters at the head of the Laurentian Channel in response to this estuarine circulation. Aggregation areas outside the Estuary revealed by simulations appear to be stable over long time scales even though their concentrations are lower than at the head of the Laurentian Channel (Sourisseau et al., 2006). Because krill is an essential food source for large marine mammals or their prey (e.g., capelin), there is a good match between the overall distribution of baleen whales and the simulated krill distribution (Sourisseau et al., 2006). Blue whale photo-identification research from eastern Canada has focused on the whales found in the Gulf of St. Lawrence from spring through fall, where over 430 individual whales have been catalogued since 1979 (Sears et al., 1990, Mingan Island Cetacean Study, MICS, unpublished data). Most sightings were made along the Quebec North Shore from the Mingan Islands/Anticosti Island region, off the Gaspé Peninsula, and west into the St. Lawrence Estuary up to the level of the Saguenay River.

Over the last decades, several important changes in the trophic community have been reported for the Gulf of St. Lawrence. Abundance of many Atlantic cod (Gadus morhua) and other groundfish stocks of the Northwest Atlantic declined to low levels due to overfishing (CAFSAC, 1994). This has led to dramatic changes in the community structure of the northern Gulf ecosystem shifting from one previously dominated by large piscivorous groundfish (mainly Atlantic cod and redfish [Sebastes spp.]) and small pelagic fishes (mainly capelin [Mallotus villosus] and Atlantic herring [Clupea harengus]) to one now only dominated by small-bodied fishes, leaving marine mammals as the primary top predators (Savenkoff et al., 2007). Capelin is a key element of the North Atlantic Ocean food web (Carscadden et al., 2001; Savenkoff et al., 2007). In an environment with sharp thermal variations (upwelling areas), this small pelagic schooling fish tends to aggregate in narrow zones according to its thermal preferences (Marchand et al., 1999; Doniol-Valcroze, 2001) and its food supply (Ménard, 1998). Mainly feeding on copepods and euphausiids (Vesin et al., 1981), capelin is a major prey for a wide range of fishes, seabirds and marine mammals (Bailey et al., 1977; Savenkoff et al., 2007). Following the groundfish stocks collapse, the most important predators of capelin have changed drastically, switching from Atlantic cod to marine mammals (Savenkoff et al., 2004, 2007). However, the ensuing predation pressure was quantitatively lower (Savenkoff et al., 2007). This could have led to an increase in smaller fish abundance and an expansion of their geographical distribution throughout the Gulf of St. Lawrence since then (Grégoire et al, 2005). The more opportunistic humpback whales, also a summer resident of the NWGSL, target both zooplankton and fish (Mitchell, 1975; Borobia et al., 1995), their principal prey in the western North Atlantic being capelin (Baird, 2003). Any increase in its prey abundance might then support an enlarge humpback whale population; a situation reported for the Scotian Shelf, where an increase in pelagic fishes led to an increase in humpback whales in a region previously rarely frequented (Stevick et al., 2006).

For the first time, based on long-term opportunistic sightings of whales, the present study attempts to describe the variations of blue whale abundance in a historically well-frequented area: the northwestern Gulf of St. Lawrence. Also, different assumptions (decrease in krill abundance/availability related to environmental changes or enhanced competition) are discussed to examine what could explain the observed variations in the distribution and abundance of blue whales in this region. It is hypothesized that a possible increase in forage fish abundance following the groundfish stock collapse of the early 1990s could have amplified potential competition with the blue whale for the same food resource, and resulted in blue whale no longer using the area. The Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada (COSEWIC; since May 2002) and the International Union for Conservation of Nature (IUCN) have designated blue whales as "endangered" (any species facing imminent extirpation or extinction). In this context, it is believed that this study could provide new insights on several gaps identified in the knowledge for this species (habitat frequentation, availability or access to adequate food resources,
identification of critical habitats). Such information is useful for decisions concerning management, protection, and conservation issues of the blue whale.

2.2 MATERIAL AND METHODS

2.2.1 Study area

The Gulf of St. Lawrence (GSL) is a semi-enclosed sea open on the North Atlantic Ocean by the Strait of Belle-Isle to the northeast and the larger Cabot Strait to the southeast (Figure 2.1). The Laurentian Channel, a major topographical feature of the GSL, extends from the continental shelf to the Lower St. Laurence Estuary at Tadoussac and branches in two sub-channels (Anticosti Channel and Esquiman Channel) between Newfoundland and Anticosti Island (Koutitonsky and Bugden, 1991). The GSL system receives important fresh water discharged from the St. Lawrence River and tributaries as well as seawater entering from the Atlantic and responds to a semidiurnal tidal forcing (Koutitonsky and Bugden, 1991). The vertically stratified water column (two-layer structure in winter, and 3 in summer) and the oceanographic properties of the GSL create important differences of the biological properties throughout the area (Koutitonsky and Bugden, 1991; de Lafontaine et al., 1991). In the NWGSL, particularly in the Strait of Jacques Cartier and western Anticosti Island, the variable topography (ranging from 1 to 300 m deep), wind and tidal regimes as well as the important freshwater influx from many surrounding rivers, create intense mixing, upwellings and fronts; all these features contribute to explain the high productivity and potential retention of the area (Koutitonsky and Bugden, 1991).



Figure 2.1. Map of the Gulf of St. Lawrence and its principal bathymetric features. The two study areas (lower St. Lawrence Estuary or LSLE and northwestern Gulf of St. Lawrence or NWGSL) are also presented.

2.2.2 Data collection

Data on marine mammals was collected from 1987 to 2007 in the Strait of Jacques Cartier between the Mingan Islands and Anticosti Island. Fieldwork was conducted aboard rigid-hulled inflatable boats from June to October and was weather dependant. Sea state $(\leq 4 \text{ on the Beaufort scale})$, wind speed ($\leq 20 \text{ knots}$), precipitation and fog (visibility of at least 3 nautical miles) were the factors which limited surveys. Spatial effort distribution is also weather dependant, mainly constrained by wind direction and strength. Therefore the study area was not homogeneously covered (Doniol-Valcroze, 2001). For each survey day, research boats attempted to cover the greatest possible area (for a maximum of 220 km), passing more time where whales were encountered, consequently, sampling was neither random nor systematic (Doniol-Valcroze, 2001). The intensity of the coverage for each year surveyed however, created one of the most detailed long-term multi-species databases on baleen whales. Each sighting was accompanied by a picture of the individual observed to ensure that it was counted only once. The location (latitude and longitude where the animal dove), time, date and behavior of each animal sighted were also recorded. The whales were photo-identified following the methods detailed by Sears et al. (1990).

In the present study, the data set used for blue and humpback whales of the NWGSL starts in 1987 and ends in 2008. In the Lower St. Lawrence Estuary (LSLE), the data set begins in 1993, when MICS started carrying out more regular annual surveys in the region. For that specific area, several other organizations were tracking whales (whale-

watching companies, other whale research stations). To increase the database used, photoidentification data from non-MICS observers were included. In 1998, no MICS surveys were undergone and data from 2008 are not available yet, hence these years were excluded from the analysis. Then, for the LSLE, the data set focuses on the 1993–2007 period (1998 excluded).

Fish, invertebrate and physical oceanographic data were collected for the Estuary and the entire Gulf of St. Lawrence as part of the Department of Fisheries and Oceans Canada (DFO) annual surveys. An annual summer trawl survey for groundfish and shrimp was conducted from 1990 to 2008 using a URI 81/114 trawl aboard the CCGS Alfred Needler (1990-2005) and a Campelen trawl aboard the CCGS Teleost (2004-2008). In 2004 and 2005, comparative fishing experiments were conducted to estimate the catchability differences between the two vessel/trawl tandems and to ensure the comparability of the data series (Bourdage et al., 2007). The sampling strategy used consisted of a stratified random sampling following predetermined strata based on depth (Doubleday, 1981). Stratified random means were calculated to estimate the biomass in the area using the PACES (Programme d'Analyse des Campagnes d'Échantillonnage Stratifiées) software (Bourdages, 2001). Fishing was conducted on a 24h basis and stations were sampled each year during August and the beginning of September (see Bourdage et al., [2007] for more details on the protocol). Note that biomass estimates were minimal trawlable biomass values since the nearshore region (depths < 37 m) was not covered and some resources could not be properly sampled (low catchability, e.g., pelagic species).

However, because blue and humpback whales were almost never found in shallow waters (Doniol-Valcroze, 2001), the exclusion of nearshore regions should not cause any more bias when comparing the distributions of different species.

Capelin (*Mallotus villosus*) and herring (*Clupea harengus*) are caught regularly in the bottom trawl surveys. However, no abundance index can be estimated from these surveys because of their low catchability. A dispersion index for capelin and/or herring is therefore calculated by kriging the presence and absence data (Grégoire et al., 2003; DFO, 2006a,b).

Details of the physical oceanographic sampling and data are given in Galbraith et al. (2008).

2.2.3 Data analyses

The intent of the maps illustrated in this document is to highlight outliers or "hot spots" that assist the reader in drawing attention to areas of greater species abundance. Therefore, all the maps presented are based on relative intensity calculations and the data have been analysed and categorized on the basis of quantiles for mapping.

To allow a more direct comparison of the various series of variables and because the series have different units (ind, t km⁻², etc.), the anomaly time series were used. Time series of anomalies for each variable were constructed by removing the mean computed over the specific time period (e.g., for fish and invertebrates: 1990–2008). Annual anomalies were normalized by dividing the anomalies by the standard deviation (SD) of the data over the averaging time period. Values within 0.5 SD of the average are represented by white cells, and values higher than normal by more than 0.5 SD as red cells, with more intense reds corresponding to increasingly higher conditions. Similarly, blue represents lower than normal values.

2.3 RESULTS

2.3.1 Temporal and spatial trends of whales

The Lower St. Lawrence Estuary and northern Gulf of St. Lawrence represent two important foraging areas for blue whales. From 1987 to 2008, 265 different blue whales were photo-identified in the Lower Estuary and northwestern Gulf of St. Lawrence. Out of these 265, 94 have been observed along the Quebec North Shore, from the Mingan Islands/Anticosti Island region, while 220 were found in the Lower Estuary (Table 2.1). Forty-eight individuals visited both areas, but rarely the same year (only 16 individuals happened once to visit both areas in the same year). Consequently, 49% of all the blue whales encountered in Mingan area were not seen in the Estuary and, almost 78% of the blue whales of the Estuary were not sighted in the northwestern Gulf (Table 2.1). Moreover, most blue whales were not regular visitors of the northwestern Gulf (74% were only observed one year vs. 39% in the Lower Estuary) (Figures 1.10A and 1.11A), and were rarely observed more than a few days in both areas (low mean occurrence; Figures 1.10B and 1.11B). Humpback whales that visited the northwestern Gulf presented a longer total frequentation time compared to blue whales, with 44% of the individuals that came more than one year (Figure 1.13A). Also, humpback whales generally stayed longer when present in the area, since only about 30% of the individuals were encountered no more than one single day (Figure 1.13B). Details on individual's attendance and frequentation patterns are given in chapter 1.

Table 2.1. Number of photo-identified blue whales in the lower St. Lawrence Estuary (LSLE) and the northwestern Gulf of St. Lawrence (NWGSL) (n = 265 different individuals overall).

	LS	SLE	NWGSL					
Total photo-identified blue whales	220	100%	94	100%				
Photo-identified blue whales exclusive to one area	172	78%	46	49%				
Photo-identified blue whales seen in both areas	48	22%	48	51%				

In the northwestern Gulf, there has been a general decrease in the number of blue whale sightings (both total annual sightings and total annual number of photo-identified blue whale individuals) since the early 1990s (from 23 whales in 1987 to 0 in 2008; Figures 2.2A and 2.3). In the Lower St. Lawrence Estuary, no general temporal trend in blue whale's abundance can be observed (probably as a result of the non-homogeneous effort). Overall though, this region was visited by a more important number of individuals each year (Figure 2.2B). In contrast, the total annual number of photo-identified humpback whales increased over time in the northwestern Gulf (from 10 whales in 1987 to around 100 in 2008; Figures 2.4 and 2.5).





Figure 2.2. Temporal trend of blue whale sightings (total annual sightings and total annual number of photo-identified individuals) in A) the NWGSL (1987–2008) and B) the LSLE (1993–2007, 1998 excluded). Effort in number of day is also shown. Overall mean and SD are presented in parentheses.



Figure 2.3. Distribution of blue whales during A) the early 1990s (1990–1992) and B) the recent years (2003–2005) in the northwestern Gulf.



Figure 2.4. Temporal trend of humpback whales sightings (total annual sightings and total annual number of photo-identified individuals) in the northwestern Gulf of St Lawrence (1987–2008). Effort in number of day is also shown. Overall mean and SD are presented in parentheses.

To reduce the number of maps, the spatial distributions of both rorqual species are only presented for high (1990–1992) and low (2003–2005) blue whale abundance time periods. The 1990–1992 period was characterized by high values of mean blue whale abundance while only two blue whales were observed in the 2003–2005 period (Figure 2.3). In contrast, the number of humpback whales has increased and there was an increase in their geographical distribution throughout the area (Figures 2.4 and 2.5).



Figure 2.5. Distribution of humpback whales during A) the early 1990s (1990–1992) and the B) recent years (2003–2005) in the northwestern Gulf.

2.3.2 Temporal and spatial trends of fish and invertebrate species

Based on the research survey data, only three to seven species (redfish, Atlantic cod, Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides*, black dogfish *Centroscyllium fabricii*, capelin, American plaice *Hippoglossoides platessoides*, and thorny skate *Amblyraja radiata*) out of 103 accounted for 74% to nearly 90% of the total fish biomass (Figure 2.6). On average, northern shrimp *Pandalus borealis* accounts for 76% of total shrimp biomass, followed by striped pink shrimp *Pandalus montagui* (10%) (Figure 2.7). There was a general decrease in fish biomass from the early 1990s to recent years related to the net decrease in redfish and cod stocks (Figure 2.6). In contrast, biomass values of Greenland halibut and northern shrimp increased over the same time period (Figures 2.6 and 2.7).



Figure 2.6. Total annual biomass (t) of the main fish species in the northwestern Gulf of St. Lawrence based on research survey data. Overall mean contribution of each species to the total fish biomass is shown in parentheses.



Figure 2.7. Total annual biomass (t) of main shrimp species in the northwestern Gulf of St. Lawrence based on research survey data. Overall mean contribution of each species to the total shrimp biomass is shown in parentheses.

There were also changes in the spatial distribution of the main fish species over time. During the early 1990s (1990–1992), higher cod biomass values were found off northwestern and northeastern Anticosti Island, and along the Newfoundland's west coast (Figure 2.8A), where cod was concentrated in recent years (2003–2005) (Figure 2.8B). In addition, there was a downstream change of the location of the high redfish biomass values over time (Figure 2.9). Because the survey gear is considered inefficient for estimating relative pelagic fish (capelin and herring) biomass/abundance, indirect indices were used. To map their distributions, the mean occurrence probability of pelagic fish species modified from previous studies is used (Gregoire et al., 2005; DFO, 2006a, b). For both time periods, the resulting maps show that capelin (Figures 2.10A and B) and herring (Figures 2.11A and B) were distributed over the entire northern Gulf. However, there was an increase of the mean occurrence probabilities and an expansion of the geographical distributions toward the south of the GSL in the recent years (Figures 2.10B and 2.11B).



Figure 2.8. Cod abundance (individuals km^{-2}) showing the important areas identified for this species during A) the early 1990s (1990–1992) and B) the recent years (2003–2005). Data were binned into quantiles for mapping.



Figure 2.9. Redfish abundance (individuals km^{-2}) showing the important areas identified for this species during A) the early 1990s (1990–1992) and B) the recent years (2003–2005). Data were binned into quantiles for mapping.



Figure 2.10. Mean occurrence probability of capelin during A) the early 1990s (1990–1992) and B) the recent years (2003–2005). The values were calculated by kriging using presence and absence data of pelagic fish species gathered during the bottom annual trawl surveys (modified from Gregoire et al., 2005).



Figure 2.11. Mean occurrence probability of herring during A) the early 1990s (1990–1992) and B) the recent years (2003–2005). The values were calculated by kriging using presence and absence data of pelagic fish species gathered during the bottom annual trawl surveys (modified from DFO, 2006a, b).

2.3.3 Comparisons of high (1990–1992) and low (2003–2005) blue whale abundance time periods

Table 2.2 compares the abundance of rorqual, fish and invertebrate species, as well as the environmental conditions between periods of high (1990–1992) and low (2003– 2005) blue whale abundance. Because the various series of variables all have different units (ind., t km⁻², etc.), the use of time series of anomalies allow a more direct and easier comparison (Figure 2.12). The 1990–1992 period was characterized by high values of mean blue whale abundance, cod, redfish and total fish biomasses, but also by low mean values of humpback whale abundance, Greenland halibut biomass, shrimp and total invertebrate biomasses, and overall dispersion index for both capelin and herring. The 2003–2005 period showed the opposite pattern. There was no change for the temperature and salinity values of the 30-100 m layer (the water column depth of the whale survey area) (Table 2.2 and figure 2.12).

	1990-	-1992	2003–2005				
	Mean	±SD	Mean	±SD			
Number of photo-identified blue whales	16	11	1	l			
Number of photo-identified humpback whales	36	4	52	14			
Fish biomass (t)	1.1×10^{6}	3.4×10^5	5.3×10^5	2.1×10^5			
Cod biomass (t)	$1.6 \ge 10^5$	9.9×10^4	9.4×10^4	2.1×10^4			
Redfish biomass (t)	7.8 x 10 ⁵	2.8×10^5	1.4×10^{5}	1.1 x 10 ⁵			
Green. halibut biomass (t)	2.2×10^4	6.3×10^3	1.5×10^5	5.1 x 10 ⁴			
Invertebrate biomass (t)	7.7×10^4	1.7×10^4	2.8×10^5	9.1×10^4			
Northern shrimp biomass (t)	5.9×10^4	1.4×10^4	2.4×10^5	7.2 x 10 ⁴			
Dispersion index for capelin in the whole Gulf	0.51	0.05	0.71	0.04			
Dispersion index for herring in the northern Gulf	0.28	0.09	0.52	0.10			
Environment 30-100 m salinity (August-September)	32.9	0.1	32.5	0.2			
30-100 m temperature (°C; August- September)	0.6	0.6	0.5	0.5			
Mean August-September cold intermediate layer (< -1°C) volume (km ³)	4474	801	3930	376			

Table 2.2. Comparisons of high (1990--1992) and low (2003-2005) blue whale abundance time periods.

Series	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	Mean	± SD
Fish biomass (t km ⁻²)						-0.3	-0.3	-0.5	-0.8	0.0	-0.2	-0.7	-0.8	0.2	-0.8	-0.7	0.7	-0.4	-0.1	-0.1	0.4	3.3	2.2
Cod biomass (t km ^{·2})						0.0	-0.4	-0.2	-0.5	0.1	-0.5	-0.5	-0.4	0.3	-0.6	-0.6	-0.1	-0.5	-0.5	-0.1	-0.4	0.5	0.8
Redfish biomass (t km ⁻²)						-0.2	0.5	-0.3	-0.4	-0.4	0.1	-0.3	-0.4	-0.4	-0.5	-0.5	-0.4	-0.5	-0.4	-0.3	-0.3	0.6	1.0
Green. halibut biomass (t km-2)					-0.7	-0.8		-1.0	-0.9	-0.6	-0.6	-0.6	-0.3		0.3	0.5		0.8	0.8	1.0	÷.,	1.0	0.6
Dispersion index; capelin of the whole Gulf (%)							-0.1	0.2	-0.7	0.8	0.2	-0.2	0.4			0.1		0.8	0.3	-0.5		0.7	0.1
Dispersion index; herring of the northern Gulf (%)						-1.0	-0.5	-0.2	-0.4	-0.4	-0.9	-0.6					-0.1	-0.3	0.9	0.6		0.5	0.2
Invertebrate biomass (t km ⁻²)				-0.7	-0.8	12 1		-0.6	-0.6	-0.4	-0.4	0.1	-0.5	0.4	-1.0	0.1			0.8	0.9		2.2	1.1
Northern shrimp biomass (t km ⁻²)				-0.5	-0.7		-1.0		-0.8	-0.7	-0.2	-0.3	-0.5	0.2	-0.6	0.3			1.0	0.6		1.7	1.1
Total blue whale sightings		0.5	0.6		-0.5	0.9	-0.3	-0.5	-0.6	-0.1	-0.7	-0.6	-0.7	-0.6	0.5	-0.1	-0.7	-0.7	-0.7	-0.2	-0.7	14	19
Number of photo-identified blue whales		0.4			-0.5		0.0	-0.5	-0.5	0.0	-0.9	-0:6	-0.9	-0.5	0.5	-0.2	-0.8	-0.9	-0.8	-0.4	-0.9	7	8
Total humpback whale sightings	-0.6		-0.3	0.7	-1.0	0.5	0.6				-0.4	-0.4	0.8					0.8	0.6	0.8		146	83
Number of photo-identified humpback whales			-0.5	0.0	-0.4	0.1	-0.3	-0.8		-0.4		0.9	0.4	0.4				-0.1				38	17

Figure 2.12. Standardised anomalies (standard deviation SD units) of variables. Missing data are represented by grey cells. Values within 0.5 SD of the average as white cells, and values higher than normal by more than 0.5 SD as red cells, with more intense reds corresponding to increasingly higher conditions. Similarly, blue represents lower than normal values. The numbers on the right are the means and standard deviations over time series.

2.4 DISCUSSION

The northwestern Gulf of St. Lawrence (NWGSL) is a known summer feeding ground for blue whales and other marine mammal species (Sears et al., 1990; Kingsley and Reeves, 1998; Sears and Calambokidis, 2002). Since 1979, MICS research station has conducted annual monitoring surveys of the abundance of rorqual species (blue, humpback and finback) summering in the Jacques Cartier Strait and western Anticosti Island region. This area is characterized by important vertical mixing and high planktonic production (Le Fouest et al., 2005; DFO, 2007). Different physical processes (tidal currents and wind induced upwelling) combined to local bathymetry and euphausiid behavior are key factors of year-round euphausiid aggregations (Mackas et al., 1985; Koutitonsky and Bugden, 1991; Sourisseau et al., 2006).

Even though the database is not perfect and certainly includes sampling biases, whale sightings in the northern part of the Gulf show a decline in the number of blue whales since the early 1990s, while the number of humpback whales has increased since then. The trends show many inter-annual variations. Because the total number of survey day was nearly constant throughout the years (especially in the 2000s), this could hardly explain the fluctuations. Some studies have reported a strong correlation between seasonal and annual pattern in whale abundance and the variation in their prey abundance (Piatt et al., 1989; Fiedler et al., 1998), a phenomenon that could give a better explanation to these annual fluctuations.

Most encountered blue whales seem to have short local residence times (mean occurrence) and were mainly occasional visitors to the Mingan/Anticosti region, in agreement with other studies (Sears et al., 1990; Ramp, 2001; Ramp et al., 2006). One could then suppose that blue whales were only traveling through this region to reach the richer Lower Estuary. However, out of the 265 different blue whales observed in the NWGSL and LSLE, only 48 (18%) have been observed in both regions. This suggests that the Mingan/Anticosti area was not simply a travelling pathway to the LSLE, but probably part of the blue whale's summer feeding grounds. According to Sears et al. (1990), blue whales are highly mobile animals and can travel hundreds of kilometres in few days and many of them don't exhibit strong site fidelity, even during the feeding season (Fiedler et al., 1998; Ramp et al., 2006; chapter 1 of the present study). In contrast, humpback whales from the NWGSL generally presented a longer total frequentation time and mean occurrence, which suggest a stronger level of site fidelity, in agreement with the literature (Katona and Beard, 1990; Calambokidis et al., 2001). However, a high percentage of humpback whales were seen one (56%) or two (13%) years. Because juveniles and calves of the recent years have not been subtracted, this could have led to an overestimation of the percentage of whales seen one or two years. This reason cannot be used to explain the blue whale results, because of the very low calving recruitment reported for the Gulf of St. Lawrence (less than 20 calves were seen in 30 years; MICS, unpublished data). Though spatial and temporal distribution of humpback whales is also prey related, and thus highly variable (Piatt et al., 1989), their movements during feeding seasons are reported to be of a

smaller scale than those of blue whales (Stevick et al., 2006), which explains their longer mean daily presence.

One explanation for the change in rorqual whale abundance could be that, following the decline of large predatory fish stocks of the early 1990s (CAFSAC, 1994; Gascon, 2003) and the ensuing release of the predation pressure (Savenkoff et al., 2007), abundances of small fish populations could have increased (Worm and Myers, 2003). The resulting larger pelagic fish populations could have led to an increase in their competition with the blue whale for krill, and then caused blue whales to no longer use that region, but also sustained a larger population of humpback whales.

Elsewhere, when large predatory fishes declined dramatically, their prey (herring, capelin, shrimp, and snow crab [*Chionoecetes opilio*]) eventually increased in abundance (Lilly, 1991; Berenboim et al., 2000; Garrison and Link, 2000; Koeller, 2000; Lilly et al., 2000; Bundy, 2005). Capelin, herring, and shrimp comprised a large forage base that supported the high level of predation in the Gulf of St. Lawrence, but not all groups responded in the same way to the decline in the large predatory fishes (Savenkoff et al., 2007). In the Gulf of St. Lawrence, capelin and herring are a regular catch of the annual groundfish research surveys, but no abundance/biomass index can be estimated from these surveys, though the most significant capelin catches are generally made around Anticosti Island and along the west coast of Newfoundland (Grégoire et al., 2005). Nevertheless, presence and absence data have shown a major expansion in the geographical distribution

of capelin and herring throughout the entire Gulf of St. Lawrence in the 1990s (DFO, 2001; Grégoire et al., 2005; this study).

These dramatic changes in the trophic structure of the northern Gulf of St. Lawrence ecosystem created competition with blue whales for food availability at all trophic levels (Figure 2.13). At top level, there is an increase in the observations of cetacean species such as humpback and fin whales (Balaenoptera physalus) (this study; MICS, unpubl. data) in the northwestern Gulf of St. Lawrence. With their larger prey spectrum, these opportunist predators targeted both macrozooplankton and small pelagic fish species (Mitchell, 1975; Borobia et al., 1995). At predatory fish level, Savenkoff et al. (2008) showed that the proportion of fish prey in the diets of large cod, Greenland halibut, and redfish decreased from the mid-1980s to early 2000s, while the proportion of invertebrates (including krill) increased accordingly. The proportion of invertebrates in the diet composition of small cod ranged between 62% and 80% over the same time period (Savenkoff et al., 2008). At forage fish level, recent capelin stomach content analysis of the northern Gulf shows that euphausiids, hyperiid amphipods, and copepods accounted for 55%, 27%, and 17% of the diet (Figure 2.14; D. Chabot, DFO, unpubl. data). Furthermore, as estimated by Savenkoff et al. (2007) through their northern Gulf ecosystem model, capelin could account for 38-60% of total mortality on large zooplankton (including euphausiids) since the mid-1980s. At lower trophic level, macrozooplankton data in the Gulf of St. Lawrence are limited before the mid-1990s. Descroix et al. (2005) first described the species composition and distribution of macrozooplankton in spring and fall

1998, 2000, and 2001 in the Lower St. Lawrence Estuary and the northwestern Gulf of St. Lawrence (NWGSL) in relation to the physical environment. Two distinct macrozooplankton groups characterized the LSLE and the NWGSL. The LSLE had a higher abundance of two euphausiid species, *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa raschii* (abundances 6 and 15 times higher in the LSLE than in the NWGSL, respectively). The NWGSL had a greater abundance (two times higher compared to the LSLE) of the large carnivorous macrozooplankton species (chaetognaths *Sagitta elegans*, hyperiid amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula*, and siphonophores *Dimophyes arctica*). Marion et al. (2008) showed that the diet of *T. libellula* was mostly composed of copepods and euphausiids, which made up between 28–96% and 0–71% of its prey biomass, respectively, depending on time of day (diel variation). All these findings showed that euphausiids in the recent years became one of the preferred targets of several main species of the northern Gulf of St. Lawrence ecosystem.



Figure 2.13. Conceptual trophic network showing the potential competition between blue whale and species at all trophic levels for krill.



Figure 2.14. Diet composition of capelin in 2003 in the northern Gulf of St. Lawrence (1033 stomachs sampled) (D. Chabot, MPO, unpubl. data).

Harvey and Devine (2008) found a general decrease in abundance of the euphausiid biomass in the LSLE and the NWGSL during the last 14 years (1994–2007), with the lowest biomass recorded in 2004, 2006, and 2007 (overall 3.9, 2.9, and 4.2 wet weight g m⁻² in 2004, 2006, and 2007, respectively). This decline in krill abundance was not restricted to these two areas, but was widespread over a large part of the Atlantic coast of Canada (Harvey and Devine 2008; southern Gulf of St. Lawrence: Hanson and Chouinard, 2002; Newfoundland and Labrador ecosystem: F. K. Mowbray and P. Lundrigan, Northwest Atlantic Fisheries Centre, capelin stomach content analysis over 20 years, unpublished data; Scotian Shelf: Harrison et al., 2003). Dramatic declines in overall zooplankton abundance and ensuing effects on krill-dependant species have been documented off California since the 1970s. These changes have been associated with a

gradual ocean warming of the surface water temperature (Roemmich and McGowan, 1995) and have apparently resulted in declines of 90% in another euphausiid-feeding marine predator, the seabird Sooty Shearwater, off southern and central California and Washington (Veit et al., 1997). Similarly, the change in the composition and abundance of the macro-zooplankton community (decline in krill abundance and increase in abundance of the carnivorous hyperiid amphipod *T. libellula*) could have profound implications on the distribution and the abundance of blue whales in the GSL.

The reasons for the decline of blue whale sightings in the northwestern Gulf are complex and no single factor can explain all observations. Major changes in the structure and dynamics of the northern Gulf ecosystem accompanied the overfishing-related collapse of the large-bodied demersal fish predators in the late 1980s and early 1990s (Savenkoff et al., 2007). Reductions of food availability (krill) through competition between blue whale and other species (assuming that competitors and prey co-occur, spatially and temporally) and decreased krill abundance following changes in environmental conditions (e.g., water column temperature) could explain this pattern of blue whale abundance. The restrictive diet and the energetically demanding method of feeding on prey patches of blue whales make them particularly vulnerable to any changes in the ecosystem or environmental conditions that could reduce their food availability or abundance. It is then hypothesized that the density of the krill patches in the northwestern Gulf has been decreased to a level insufficient to sustain blue whales, causing their departure from the area. In contrast, the ecosystem changes favoured humpback whales, a more opportunistic species, which targets both zooplankton and fish. Similar assumptions have been reported by Payne et al. (1990) for the southern Gulf of Maine. In this ecosystem, sand lance populations recently increased following a fishery-induced regime shift in the trophic community. This increase seemed to promote a greater number of humpback whales in the region, while right whales became rarer, probably through the increase in competition with sand lance for copepods, their common prey.

Another significant feeding area for blue whales in the GSL is the Lower St. Lawrence Estuary. Though important inter-annual variations, preliminary results show that a slight decrease in the total number of individuals and sightings could have occurred in that region between 1993 and 2007, a trend that could result from the heterogeneous temporal effort. The Lower Estuary supports higher krill patches than those reported for the NWGSL (Simard and Lavoie, 1999; Cotté, 2004; Descroix et al., 2005) and may be the richest krill aggregation area for the northwest Atlantic (Simard and Lavoie, 1999). The persistent high-density krill aggregations most likely account for the larger number of blue whales encountered each year in the Lower Estuary as well as the longer total frequentation patterns of the animals observed in this feeding area compared to the NWGSL. The pumping and retention of krill from a large part of the Gulf of St. Lawrence in the Lower Estuary might be high enough to support predation pressure by both blue whales and other species despite the reported decline in krill abundance over time in the Atlantic coast of Canada. In contrast, the different physical processes occurring in the northwestern Gulf (local current, upwelling, etc.) seem insufficient to maintain adequate food resources for blue whales since the hypothetical rise of competition and concomitant decline in krill abundance of the early 1990s. Unfortunately, information on macrozooplankton abundance and biomass is lacking in this area. However, the enhanced competition for krill between blue whales and species from all trophic levels following the deep changes in the structure and dynamic of the northern Gulf ecosystem appeared to be sufficient to explain the decline in the food availability for blue whales, and finally their departure from the area.

2.5 CONCLUSION

Blue whale sightings in the northern part of the gulf have declined since the early 1990s, while the number of humpback whales has increased since then. Over the same period, abundance of many Atlantic cod and groundfish stocks in the Northwest Atlantic declined to low levels due to overfishing. With this decrease in biomass, the ensuing predation pressure on small pelagic fishes (capelin and Atlantic herring) was quantitatively lower and could have led to an increase in their abundance and geographical distribution throughout the Gulf of St. Lawrence in the 1990s. Blue whales are specialists, feeding only on krill (zooplankton). Consequently, any increase in the capelin population, which mainly feed on zooplankton, would amplify potential competition with the blue whale for the same resource. However, the more opportunistic humpback whales, which target both zooplankton and fish, might be favored by this pattern, thus explaining their increased abundance. Reductions of food availability (krill) through environmental changes or

competition between blue whale and other species at all trophic levels could thus explain the observed variations in distribution and abundance of rorquals in this region.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Distribution et abondance du rorqual bleu dans le GSL

Le Golfe du Saint-Laurent (GSL) constitue une aire d'alimentation estivale connue pour plusieurs espèces de cétacés, dont le rorqual bleu (Sears et al., 1981, 1990 ; Kingsley et Reeves, 1998 ; Sears et Calambokidis, 2002). Des études effectuées par la Station de Recherche des Îles Mingan (MICS) depuis 1979, ont conduit à la photo-identification de plus de 430 individus à l'intérieur du GSL, ce qui constitue une base de données considérable et peu connue à ce jour. Encore récemment, un nombre considérable de rorquals bleus visitaient annuellement le GSL, signe incontestable de l'importance toujours actuelle de l'ensemble de cette région pour l'espèce.

Peu de relevés systématiques ont été consacrés à l'évaluation de la distribution et de l'abondance des cétacés fréquentant le GSL (Sears et Williamson, 1982; Kingsley et Reeves, 1998; Lesage et al., 2007). Ces études s'accordent toutes sur l'importante particulière que représente la Côte-Nord du Québec pour les cétacés. Cependant, des zones plus spécifiques présentant une occurrence marquée pour des espèces de grands rorquals (rorquals bleu, à bosse et commun) ont été déterminées. Elles comprennent l'estuaire maritime, le nord-ouest du GSL (Sept-Îles à Pointe-des-Monts), le détroit de Belle-Isle, la pointe ouest de l'île d'Anticosti et le détroit de Jacques-Cartier, ainsi que le large de la péninsule gaspésienne. Le plateau à l'ouest de Terre-Neuve (Lesage et al., 2007) et la pointe est de l'île d'Anticosti (Kingsley et Reeves, 1998) pourraient également constituer

des aires d'occurrence élevée de cétacés, bien qu'elles n'aient pas été identifiées comme telles lors de chacun des relevés. L'importance relative de ces zones varie également en fonction de la saison ou de l'espèce considérée. Ainsi, la Gaspésie, qui semble représenter une voie d'accès vers l'intérieur du GSL, est davantage fréquentée en début et fin de saison (Sears et Calambokidis, 2002). Le détroit de Belle-Isle est une zone où de nombreux rorquals à bosse sont observés régulièrement, alors que la présence des rorquals bleus n'y est que sporadique. La situation opposée prévaut dans l'estuaire maritime, où les rorquals bleus sont rencontre courante et les rorquals à bosse y sont virtuellement absents (Edds et McFarlane, 1987; Lesage et al., 2007; Ramp, 2008; cette étude). Même si la présente étude n'est pas basée sur des relevés systématiques, l'analyse de 30 ans de recensement d'observations de rorquals bleus et d'autres cétacés en provenance de sources diverses, a permis d'obtenir une couverture substantielle de l'aire d'étude. La plupart des observations proviennent effectivement des aires d'abondance relative importantes précédemment mentionnées, à l'exception du plateau à l'ouest de Terre-Neuve et à l'est de l'île d'Anticosti. Ce dernier résultat pourrait cependant n'être que le reflet d'une faible couverture de ces deux régions.

Ce travail a permis de caractériser la distribution spatio-temporelle des baleines bleues suite à une analyse qualitative exhaustive de la base de données du MICS, qui regroupe les résultats de photo-identifications obtenus pour l'ensemble du GSL entre 1987 et 2008 inclusivement (la région de la Minganie et de l'estuaire maritime ont cependant reçu une attention particulière ; voir chapitre l pour plus de détails). Ainsi, une occurrence moyenne et un patron de fréquentation plutôt faibles ont été établis pour le rorqual bleu du GSL, confirmant les travaux précédents de Sears et al. (1990) et Ramp et al. (2006). La majorité des individus observés se déplaçait entre les différentes zones du GSL au cours d'une même année ou pendant la période d'étude (voir aussi Sears et al., 1990 ; cette étude). Ces informations combinées illustrent le caractère globalement nomade du rorqual bleu qui tend à effectuer de longs déplacements et ce, même en période d'alimentation (Sears et al., 1990 ; Mate et al., 1999). Néanmoins, plusieurs autres patrons de comportement sont révélés suite à l'analyse des données. Ainsi, il est possible de distinguer les visiteurs occasionnels (individus observés trois années ou moins) des animaux qui fréquentent régulièrement le GSL, ou encore les individus spécifiques à un site en particulier (exclusivement observés en un seul et même lieu) des animaux cosmopolites (observés dans plusieurs sites). Il importe toutefois de considérer prudemment ces résultats à cause du monitorage incomplet du GSL (toutes les aires d'importances n'ont pas été échantillonnées régulièrement durant la période d'étude).

La région de la Minganie, qui englobe le détroit de Jacques-Cartier, constitue la zone d'étude principale du MICS. Les baleines bleues y étaient observées couramment entre 1987 et 1993. Selon les observations effectuées par R. Sears (MICS, comm. pers.) au cours des années 1980, cette région était probablement même fréquentée par un nombre plus important de rorquals bleus que l'abondance documentée ici, au début de la période étudiée (soit une moyenne de 15 individus par an avant 1994). Après 1993 toutefois, les rencontres se sont raréfiées au point de devenir pratiquement inexistantes. D'ailleurs,
depuis 2007, aucune baleine bleue n'a été vue dans cette région (0 également en 2009; R. Sears, MICS, comm. pers.). Deux hypothèses semblent pouvoir expliquer un pareil départ, soit 1) une diminution de la population de rorquals bleus de l'Atlantique nord-ouest ou 2) une diminution de la disponibilité de leur proie unique, le krill. Puisqu'il n'existe toujours aucun estimé fiable de l'abondance de cette population ni d'indice sur son taux d'accroissement ou de recrutement, la première hypothèse est difficilement vérifiable. Cependant, d'autres régions, telles que le large de la péninsule gaspésienne ou l'estuaire maritime, étaient toujours fréquentées par de nombreux animaux ces dernières années. Il serait surprenant que l'impact d'une diminution potentielle de cette population soit sévèrement ressenti uniquement dans la région de Mingan. Les besoins énergétiques considérables des rorquals bleus sont bien connus. En période d'alimentation, un individu peut ingérer à lui seul jusqu'à quatre tonnes de krill par jour (Yochem et Leatherwood, 1985). Une réduction de la disponibilité de cette ressource, suite à des changements environnementaux ou à une augmentation de la compétition, pourrait donc apporter une explication alternative au départ des rorquals bleus de la Minganie.

Changements environnementaux et abondance de krill

La baleine bleue est une espèce sténophage qui utilise une stratégie d'alimentation extrêmement énergivore consistant à engouffrer des grandes portions de bancs de krill. Ces caractéristiques lui confèrent une distribution étroitement associée aux aires où les essaims de krill sont denses et récurrents (Acevedo-Gutiérrez et al., 2002). Le départ des rorquals bleus de la région de la Minganie pourrait être le reflet d'une diminution de l'abondance ou de la disponibilité du krill à cet endroit. Malheureusement, les données de zooplancton pour cette région spécifique sont pratiquement inexistantes. La meilleure base de données (abondance, biomasse et composition spécifique du zooplancton) provient des relevés annuels effectués par le ministère des Pêches et Océans Canada (MPO) dans l'estuaire maritime et le nord-ouest du Golfe depuis 1994 (Harvey et al., 2003), mais ne couvre pas spécifiquement la Minganie. Il est donc impossible de déterminer quelle était la densité de krill en Minganie ou ailleurs dans le GSL, à la fin des années 1980, soit au moment où les rorquals bleus y étaient encore abondants.

Habituellement, les euphausiacés répondent de façon rapide aux changements environnementaux par une fluctuation marquée de leur abondance et de leur structure spécifique (Marinovich et al., 2002). Dans le GSL, les années 1990 correspondent aux plus froides des dernières décennies, alors que les températures moyennes de la colonne d'eau enregistrées se situaient nettement sous les normales, notamment entre 1990 et 1995 (Drinkwater et al., 1995 ; Drinkwater et Gilbert, 2004). Les résultats de la série temporelle obtenus suite au monitorage du MPO (1994–2007), montrent une diminution de l'abondance et de la biomasse de krill, particulièrement marquée lors des premières années de l'étude (1994 à 1996) (Harvey et Devine, 2008). Cette tendance, loin d'être restreinte à l'estuaire et au nord-ouest du GSL, semble se répandre sur une vaste portion de la côte Atlantique canadienne (Harvey et Devine [2008] ; sud du GSL : Hanson et Chouinard [2002] ; Terre-Neuve et Labrador : F. K. Mowbray et P. Lundrigan, Northwest Atlantic Fisheries Centre, analyse de contenus stomacaux de capelan sur une période de 20 ans, données non publiées ; Plateau néo-écossais : Harrison et al. [2003]) et pourrait s'expliquer par le refroidissement de la colonne d'eau (Seigel, 2000 ; Hanson et Chouinard, 2002). Suite au réchauffement des conditions océanographiques du GSL au cours des années 2000 (Galbraith et al., 2008), une inversion de la tendance de l'abondance de krill serait attendue. Cependant, la biomasse du krill ne semble pas être influencée par ce retour aux conditions plus normales, puisque la tendance à la diminution se maintient. Les années 2006 et 2007 correspondent d'ailleurs aux plus faibles valeurs de krill enregistrées (Harvey et Devine, 2008).

La distribution du krill dans l'environnement est fonction des conditions hydrographiques, des courants, de la bathymétrie locale et du comportement des euphausiacés (Sourisseau et al., 2006). Des zones d'accumulation et de rétention permanentes de krill ont été identifiées dans le GSL. La principale est située dans l'estuaire maritime, où l'effet combiné de la circulation estuarienne et du phototactisme négatif des stades matures d'euphausiacés entraîne l'importation des organismes présents dans une partie du Golfe, par advection des couches profondes, vers la tête du chenal Laurentien (Lavoie et al., 2000 ; Cotté et Simard, 2005 ; Souriseau et al., 2006). Bien que présentant des densités moins élevées, le détroit de Jacques-Cartier, la tête des chenaux Esquiman et Anticosti, le pourtour de l'île d'Anticosti et le long de la côte dans le nord-ouest du GSL ont également été identifiés comme aires importantes d'agrégations du krill par Sourisseau et al. (2006). Comme ces résultats proviennent de modèles et qu'un échantillonnage

systématique du krill dans le Golfe n'a jamais été effectuée à ce jour (à l'exception de l'estuaire), ces zones d'agrégations demeurent non-validés et donc hypothétiques. La variabilité sectorielle des processus agrégatifs implique que tout changement de la biomasse totale de krill dans le GSL ne sera pas nécessairement ressenti de la même façon dans les diverses zones d'accumulation, ce qui pourrait expliquer les observations encore abondantes de rorqual bleu dans l'estuaire.

Augmentation de la compétition dans le GSL

Parallèlement à la diminution des observations de rorquals bleus constatée en Minganie, les observations de rorquals à bosse (cette étude) et de rorquals communs (R. Sears, MICS, comm. pers.) présentent la tendance inverse. Ces deux espèces de rorquals plus généralistes s'alimentent tant de petits poissons pélagiques que d'euphausiacés (Mitchell, 1975; Borobia et al., 1995). Dans l'Atlantique nord ouest, la ressource alimentaire préférée du rorqual à bosse semble être le capelan (Baird, 2003). La situation est plus ambigüe pour le rorqual commun, mais le krill constitue généralement une part non négligeable de son alimentation (Piatt et al., 1989; Woodley et Gaskin, 1996). Même si la proportion de krill dans l'alimentation de ces deux rorquals n'est pas établie pour le GSL, il est inévitable que toute augmentation du nombre de ces rorquals entraîne une hausse de la prédation sur le krill et donc un accroissement de la compétition avec les rorquals bleus pour les euphausiacés.

Un apercu de la prédation sur le grand zooplancton qui prévalait dans l'écosystème du GSL avant l'effondrement des stocks de poissons de fond (1985-1987) et dans les années récentes (2003-2005), est présenté aux figures D.1 et D.2. Ces résultats proviennent des différents modèles réalisés par Savenkoff et collaborateurs pour le nord du Golfe. Le grand zooplancton inclut ici les organismes de taille supérieure à 5 mm tels que les euphausiacés, les chétognathes, les amphipodes hypéridés, les cnidaires et les cténophores, les mysidacés, les tuniciers de taille supérieure à 5 mm et l'ichtyoplancton. La figure D.1 montre la biomasse de grand zooplancton consommée dans le nord du GSL, alors que la figure D.2 présente la proportion de grand zooplancton qui entre dans l'alimentation des différents prédateurs ou groupes de prédateurs. Le principal prédateur du grand zooplancton, toutes périodes confondues, est le capelan (Figure D.1). Savenkoff et al. (2007) ont estimé que, dans le nord du Golfe, le capelan serait responsable de 38 à 60 % de la mortalité totale du grand zooplancton depuis le milieu des années 1980. Dans la mer de Barents, plusieurs études font aussi état de la forte relation inversement proportionnelle entre l'abondance des stocks de capelan et de krill (Tjelmeland et Bogstad, 1988; Nakken, 1998). Au milieu des années 1980, outre le capelan, les principaux prédateurs du grand zooplancton étaient le sébaste, la morue et les petits poissons pélagiques (surtout hareng, maquereau et lançon) dans le nord du Golfe (Figure D.1). Dans les années récentes, la pression de prédation imposée par la morue et le sébaste a énormément diminué, alors que la consommation de grand zooplancton par les cétacés (les rorquals bleus ne sont pas inclus dans la modélisation), le turbot, les poissons pélagiques et les crevettes a augmenté. La consommation de krill par les divers prédateurs du GSL, en valeur absolue, a diminué d'environ 20 % entre les deux périodes selon les résultats des modèles (Figure D.1). Il se pourrait que la diminution de la consommation totale sur le grand zooplancton présentée à la figure D.1 ne soit que le résultat de la baisse de biomasse de krill dans le GSL (Harvey et Devine, 2008). Malgré cela, il est possible de constater que la proportion de grand zooplancton (et donc de krill) a augmenté dans l'alimentation de la majorité des espèces au cours du temps (Figure D.2), renforçant ainsi l'hypothèse de la compétition accrue avec le rorqual bleu pour le krill.



Figure D.1. Prédation sur le grand zooplancton par les principaux prédateurs du nord du GSL pour deux périodes distinctes : 1985–1987 et 2003–2005. La consommation totale pour chaque période est inscrite entre parenthèses. Turbot : flétan noir ou flétan du Groenland ; Plie can. : plie canadienne ; Démerseaux : poissons démerseaux ; Pélagiques : poissons pélagiques (pour la description des espèces formant les groupes fonctionnels, voir Savenkoff et al., 2009).

Suite à l'effondrement des stocks de grands poissons piscivores observé au début des années 1990 (CAFSAC, 1994), la structure de la communauté trophique du GSL a subi de profonds changements. L'écosystème, auparavant dominé par les grands poissons piscivores (morue, sébaste) et des espèces fourragères (capelan, hareng, crevette nordique *Pandalus borealis*) semble maintenant dominé uniquement par les espèces fourragères (Savenkoff et al. 2007). De telles modifications de la structure du réseau trophique ont été documentées dans l'Atlantique, la mer Baltique et d'autres écosystèmes côtiers (Jackson et al., 2001 ; Link et Garrison, 2002 ; Worm et Myers, 2003 ; Frank et al., 2005). Généralement, quand l'abondance des poissons prédateurs diminue dramatiquement, la population de leurs proies (e.g., capelan, hareng, sprat *Sprattus sprattus*, et crevette nordique) augmente de façon importante (Lilly, 1991 ; Garrison et Link, 2000 ; Carscadden et al., 2001 ; Köster et al., 2001 ; Worm et Myer, 2003).



Figure D.2. Proportion de grand zooplancton dans l'alimentation des différents prédateurs du nord du GSL pour deux périodes distinctes : 1985–1987 et 2003–2005. La proportion moyenne pour chaque période est inscrite entre parenthèses. Turbot : flétan noir ou flétan du Groenland ; Plie can. : plie canadienne ; Démerseaux : poissons démerseaux ; Pélagiques : poissons pélagiques (pour la description des espèces formant les groupes fonctionnels, voir Savenkoff et al., 2009).

L'abondance des espèces fourragères dans le GSL est-elle réellement en augmentation ? Pour l'instant, il n'existe aucun relevé systématique spécifiquement dirigé sur la prise de mesures directes d'abondance et de biomasse des stocks de capelan et d'autres poissons pélagiques (DFO, 2006a et b ; Grégoire et al., 2008). L'évaluation de ces populations est effectuée lors du relevé annuel de poissons de fond et de crevette du MPO, réalisé à l'aide d'un chalut à crevettes *Campelen* 1800, une technique loin d'être optimale pour les espèces pélagiques (Bourdages et al., 2008). Il est donc impossible de se fier aux indices classiques d'abondance pour effectuer le suivi de l'état de ces stocks. Afin de pallier à cette situation, des indices indirects (probabilité et indice de dispersion) ont été élaborés pour le capelan (Grégoire et al., 2008) et le hareng (DFO, 2006a et b). Les deux indices montrent une expansion significative de la distribution géographique du capelan (Grégoire et al., 2008) et du hareng (DFO, 2006a et b) dans le GSL depuis les années 1990 (cette étude). Cette situation pourrait s'expliquer par les conditions océanographiques de températures sous les normales enregistrées dans les années 1990 (Frank et al., 1996; Drinkwater et Gilbert, 2004). Au niveau de la mer de Béring, les années froides sont d'ailleurs associées à une expansion claire de la distribution géographique des populations de capelan (Brodeur et al., 1999). Dans le GSL, toutefois, la tendance à l'expansion se perpétue encore maintenant, alors que les conditions océanographiques se réchauffent (DFO, 2006a et b; Grégoire et al., 2008; cette étude). Serait-ce l'indication d'une population croissante ou d'un changement d'habitat ? Il est connu que les capelans effectuent une utilisation plus large de la colonne d'eau lorsque leur densité est élevée que lorsqu'ils se retrouvent en plus faible abondance, mais leur distribution est aussi dictée par les interactions avec les prédateurs. Ainsi, Mowbray (2002) a suggéré que l'utilisation des couches plus profondes de la colonne d'eau par les capelans de Terre-Neuve depuis 1991, était occasionnée par la réduction massive de leur principal prédateur, la morue, plutôt que par une éventuelle hausse des populations de poissons pélagiques dans cette région. Un tel changement de la distribution verticale (plus près du fond) est également documenté pour les harengs du nord du GSL et du plateau Néo-Écossais depuis le début des années 1990 (Mc Quinn, sous presse). Le signal d'une apparente augmentation de la distribution géographique et de la subséquente hypothétique hausse des stocks, pourrait n'être ainsi que le reflet d'une plus grande disponibilité de l'espèce au chalut de fond. En l'absence de données plus fiables (relevés acoustiques), il est actuellement difficile d'établir si les populations de poissons fourragères augmentent en abondance ou non dans le GSL.

Comme il a été précédemment mentionné, le capelan est l'un des principaux prédateurs du grand zooplancton. Une distinction régionale des proies zooplanctoniques ingérées peut cependant être observée (Figure D.3). L'analyse des contenus stomacaux de capelan capturés en 2003 (D. Chabot, MPO, données non publiées) a montré que les euphausiacés constituaient 100 % de l'alimentation du capelan dans l'estuaire, 63 % dans le nord du Golfe (amphipodes hypéridés et copépodes : 33 % et 4 % respectivement) et seulement 19 % à l'ouest de Terre-Neuve (amphipodes hypéridés et copépodes : 4 % et 76 % respectivement). Selon ces résultats, les régions identifiées comme les plus importantes pour le rorqual bleu, correspondent également aux endroits où la pression de prédation imposée par le capelan sur le krill est la plus grande dans les années récentes.



Figure D.3. Composition alimentaire du capelan en 2003 pour trois régions différentes du GSL. Euphausiacés : *Meganyctiphanes norvergica*, *Thysanoessa raschii* et *T. inermis*; amphipodes hypéridés : *Themisto libellula* et *T. abyssorum* ; chétognathes : *Sagitta elegans* ; copépodes : *Calanus hyperboreus*, *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *Temora longicornis* et *Metridia longa*. Le nombre de contenus stomacaux analysés est indiqué entre parenthèses dans la légende (D. Chabot, MPO, données non publiées).

Une autre espèce fourragère importante dans le GSL est la crevette nordique. Depuis le début des années 1990, une hausse spectaculaire de sa biomasse a été enregistrée (Savard et Bouchard, 2004). L'indice de biomasse le plus important, estimé à partir du relevé de recherche, se situe d'ailleurs dans la région nord-ouest du GSL (région de Sept-Îles ; MPO, 2009). Des résultats récents montrent que la crevette nordique pourrait être un prédateur important du krill dans les zones où la distribution des prédateurs et des proies se chevauchent. Ainsi, le krill compose environ 10 % (en biomasse) des proies ingérées dans l'estuaire (Denis Chabot, MPO, comm. pers.). Si l'abondance de ces deux prédateurs (crevette et capelan) augmente suffisamment, le contrôle exercé sur les populations de krill pourrait en réduire significativement la disponibilité au rorqual bleu.

En sélectionnant préférentiellement les gros spécimens des niveaux trophiques supérieurs, les pêcheries tendent : 1) à augmenter la proportion de plus petits individus qui se nourrissent typiquement sur des niveaux trophiques inférieurs comparativement aux gros individus (Trites et al., 2006) et 2) à réduire le niveau trophique moyen des organismes marins, un phénomène désigné « fishing down the food web » (Pauly et al., 1998b). Ainsi, les tailles moyennes à l'âge des morues dans le GSL ont effectivement décliné comparativement à celles qui étaient mesurées avant l'effondrement des stocks de poissons de fond (Dutil et al., 1999). Cette diminution de taille a affecté leur alimentation par rapport aux gros spécimens d'antan (plus petites bouches donc des proies plus petites). La proportion de poissons consommés par la grande morue est ainsi passée de 77 % au milieu des années 1980 à 46 % dans les années récentes (Savenkoff et al., 2008). Les proies convoitées par la grande morue dans les années récentes sont donc de taille inférieure et correspondent aux petits poissons pélagiques (hareng, capelan), petits poissons démersaux, crevettes nordiques, petits crabes et grand zooplancton incluant les euphausiacés (Savenkoff et al., 2006). Le changement d'alimentation s'observe même chez les stades juvéniles de poissons. Par exemple, les juvéniles du turbot présentent une diminution de la proportion de poissons consommés au cours du temps (74 % au milieu

des années 1980 à 31 % dans les années récentes) (Figure D.4). Le capelan représentait la principale proie consommée par le petit turbot dans le milieu des années 1980, soit 67 % de son alimentation (grand zooplancton et crevette : 14 % et 10 % respectivement). Dans les années récentes (2003–2005), le capelan ne constitue plus que 28 % de l'alimentation alors que la crevette nordique et le grand zooplancton représentent 35 % chacun (Figure D.4). En conclusion, depuis l'effondrement des stocks de poissons de fond, l'alimentation des poissons prédateurs (petits et gros spécimens) actuellement présents dans l'écosystème du nord du GSL, est globalement constituée d'une proportion plus importante d'espèces se situant davantage à de la base du réseau trophique, dont fait partie le krill (Savenkoff et al., 2008).



Figure D.4. Composition alimentaire du stade juvénile du turbot (flétan noir ou flétan du Groenland; < 40 cm) dans le nord du GSL pour deux périodes distinctes : 1985–1987 et 2003–2005. La consommation moyenne totale du turbot et son écart-type (en t km⁻¹ an⁻¹) sont représentés pour chaque période entre parenthèses dans la légende (Adapté de CDEENA [Pêches et Océans Canada. (Page consultée le 14 août 2009). Dynamique comparée des écosystèmes exploités dans l'Atlantique nord-ouest, [en ligne]. Adresse URL : http://www.osl.gc.ca/cdeena/fr/accueil.shtml.]).

Précédemment, il a été montré que la prédation sur le krill (et donc la compétition avec le rorqual bleu) par les niveaux supérieurs du réseau trophique pouvait être importante. Ou'en est-il pour les niveaux inférieurs ? Premièrement, un changement de la composition spécifique du macrozooplancton pourrait avoir un effet substantiel sur la disponibilité du krill pour les baleines bleues. L'amphipode hypéridé Themisto libellula était virtuellement absent du système du GSL avant 1990 (Harvey et al., 2003). L'augmentation de son abondance est associée à une intrusion d'eau froide en provenance du plateau du Labrador (Starr et al., 2002). Depuis, T. libellula est devenu un résident abondant et persistent du système (Marion et al., 2008). À partir des données de biomasse obtenues lors du relevé annuel de zooplancton du MPO, le rapport annuel entre la biomasse des amphipodes hypéridés et celle des euphausiacés (composées essentiellement des espèces Meganyctiphanes norvergica et Thysanoessa raschii ; Harvey et Devine, 2008) dans l'estuaire maritime et le nord du Golfe a été calculé (Figure D.5). Ce rapport est en moyenne de 28 % dans l'estuaire et 73 % dans le nord du Golfe pour la période entre 1994 et 2007 inclusivement, montrant ainsi une plus forte proportion d'amphipodes hypéridés dans cette région.

Marion et al. (2008) ont montré que l'alimentation de *T. libellula* dans le GSL était principalement composée de copépodes et d'euphausiacés, représentant entre 28–96 % et 0-71 % de la biomasse de proies ingérées respectivement, selon la période du jour considérée (variation diurne). Les analyses des contenus stomacaux de ce prédateur suggèrent une étroite relation entre sa composition alimentaire et la structure de la communauté zooplanctonique locale. Considérant la biomasse relativement élevée (Figure D.5) et le taux d'ingestion quotidien de *Themisto libellula* (voir Marion et al., 2008), cet amphipode pourrait avoir exercé un contrôle important sur les espèces méso- et macro-zooplanctoniques du GSL juste avant les années 2005 à 2007, moment où un important retrait de l'espèce est observé, vraisemblablement à la suite du réchauffement des conditions environnementales du GSL (Galbraith et al., 2008 ; Harvey et Devine, 2008). Compte tenu de la biomasse plus importante observée dans le nord du Golfe, cette prédation sur la communauté zooplanctonique (et sur le krill en l'occurrence) devait donc y être renforcée.

Finalement, depuis le début des années 1990, l'écosystème du GSL semble avoir subi des changements structuraux impressionnants. D'abord, une augmentation de la présence de rorquals communs et de rorquals à bosse est observée dans la région de Mingan. De plus, une réduction de la biomasse de krill et une modification de la communauté macrozooplanctonique (avec l'arrivée de l'amphipode hypéridé carnivore, *Themisto libellula*) ont vraisemblablement été induites par l'introduction d'importantes masses d'eau froides en provenance du plateau du Labrador par le détroit de Belle-Isle. Par ailleurs, la surpêche a prélevé la plupart des gros spécimens de poissons prédateurs, laissant une plus grande proportion de petits individus et d'espèces de niveaux trophiques inférieurs dans le milieu. La pression de prédation sur les espèces fourragères s'est donc amoindrie, permettant une hausse établie (crevette nordique) ou supposée (capelan et hareng) de ces populations. Toutes ces espèces (rorquals, petits spécimens de poissons prédateurs, espèces fourragères, amphipodes) s'avèrent être des prédateurs plus ou moins importants du krill. L'augmentation de leur abondance ou de leur proportion dans l'environnement implique alors une hausse de la demande en krill. En outre, des résultats de modélisation écosystémique font également état d'un accroissement généralisé de la proportion de grand zooplancton (dont fait partie le krill) dans l'alimentation de pratiquement toutes les espèces du nord du GSL. En conclusion, l'ensemble de ces observations semble démontrer que, depuis l'effondrement des stocks de poissons piscivores, les euphausiacés sont devenus une proie préférentielle pour un grand nombre d'espèces à tous les niveaux trophiques dans l'écosystème du nord du Golfe du Saint-Laurent. Les rorquals bleus semblent maintenant devoir rivaliser avec un nombre croissant de prédateurs, ce qui pourrait conduire à une limitation de la disponibilité de la ressource et ainsi engendrer un départ des rorquals bleus (Figure D.6).



Figure D.5. Proportions de la biomasse des amphipodes hyperidés (*Themisto libellula*) et d'euphausiacés (*Meganyctiphanes norvegica* et *Thysanoessa raschii*) observées dans A) l'estuaire maritime et B) le nord du Golfe du Saint-Laurent (d'après les données de M. Harvey, MPO).



Figure D.6. Illustration de la conclusion de l'étude sous forme de réseau trophique simplifié présentant l'accroissement de la compétition sur le krill à tous les niveaux trophiques. Les flèches indiquent l'importance relative des relations trophiques.

Comparaisons avec d'autres écosystèmes

Cette section constitue une discussion de la situation des rorquals bleus dans deux autres régions ou écosystèmes d'importance pour cette espèce : Le Pacifique Nord et l'Antarctique. Dans le Pacifique Nord, au moins cinq stocks de rorquals bleus cohabitent (Reeves et al., 1998), la population du nord-est Pacifique étant la plus étudiée de toutes. L'exploitation commerciale intensive qui a pris fin en 1966, a également décimé ce stock qui était alors grossièrement estimé à environ 1 400 individus (Gambell, 1976). Depuis, la taille totale de la population semble s'être accrue et se situe maintenant à plus de 2 800 individus (Carretta et al., 2009). Ainsi, la côte ouest américaine est considérée comme l'une des aires d'alimentation les plus importantes pour l'espèce (Carretta et al., 2009) et supporterait le stock de baleines bleues le plus en santé mondialement (Barlow et Calambokidis, 1995 ; Clapham et al., 1999).

Jusqu'au milieu des années 1990, les observations de rorquals bleus ont été plus nombreuses le long de la côte californienne (Barlow, 1994; Calambokidis et Barlow, 2004). En 2001 et 2005, les relevés font toutefois état d'une diminution abrupte de l'occurrence de baleines blues au large de la Californie combinée à une dispersion plus étendue des animaux au large et vers le nord (Barlow et Forney, 2007), jusqu'à la hauteur de Vancouver et du Golfe d'Alaska (Stafford, 2003; Burtenshaw et al., 2004; Calambokidis et al., 2009). Plutôt que de représenter un réel déclin de la population, cette diminution de l'abondance relative pourrait être causée par une redistribution des animaux à l'extérieur de l'aire d'alimentation californienne (Forney, 2009). Deux hypothèses sont avancées pour expliquer ce phénomène. Le rétablissement du stock, en engendrant une compétition intraspécifique accrue, pourrait avoir provoqué le retour vers une utilisation plus exhaustive de l'aire d'alimentation du Pacifique nord-est, à l'image de ce qui prévalait avant l'exploitation commerciale (Calambokidis et al., 2009). Malgré le rétablissement partiel suggéré de cette population depuis l'arrêt de la chasse, l'état actuel de son taux de croissance reste inconnu, empêchant la vérification de cette hypothèse (Carretta et al., 2009). Une réduction de la disponibilité de leurs proies reliée à des modifications des conditions océanographiques pourrait aussi conduire à une redistribution des rorquals bleus (Calambokidis et al., 2009). Depuis 1999, cependant, un changement de régime place le Pacifique nord dans une phase plus froide et productive caractérisée, entre autres, par un accroissement de la biomasse zooplanctonique (Marinovic et al., 2002; Briton et Townsend, 2003; McClatchie et al., 2008). La prévalence de conditions favorables aux rorquals bleus semble contradictoire avec le changement de distribution observé. Toutefois, l'écosystème marin californien est très complexe et l'implication de modifications dans l'importance des interactions trophiques (prédateurs-proies) n'a pas encore été étudiée. Il n'est donc pas possible de faire un parallèle entre l'augmentation suspectée de la compétition dans le GSL et la situation de la côte californienne.

En Antarctique, le portrait diffère quelque peu. Tout d'abord, les rorquals bleus feraient partie d'une seule et même population (Ljungblad et al., 1998). De plus, la présence d'animaux à l'année laisse présager qu'une partie de la population n'effectue pas de migration saisonnière (Širović et al., 2009). Il s'agirait également de la population qui a été la plus exploitée mondialement, alors que la chasse a conduit le stock près de l'extinction (Chapman, 1964). En 1928, la population était évaluée à environ 239 000 individus et a diminué à 360 individus en 1973 (Branch et al., 2004). Depuis, la population s'améliore et le taux de croissance moyen du stock est évalué à 11 % pour la période 1978–2000 (Rademeyer et al., 2003) ou à 7,3 % par année depuis la fermeture de la chasse (Branch et al., 2004, pour la série temporelle 1968–2001). En 1996, l'estimation de la taille de la population était de 1 700 individus, moins de 1 % de l'abondance originale (Branch et al., 2004). Les observations récentes de rorquals bleus en Antarctique montrent

114

évidemment une distribution plus restreinte que la situation rapportée par les chasseurs au siècle dernier. Branch et al. (2007) proposent que la faible abondance actuelle du stock favorise la concentration des individus aux zones où la densité de krill est particulièrement élevée.

Les liens trophiques dans l'écosystème de l'Antarctique sont relativement simples. Le krill est l'espèce clé de l'écosystème et constitue la proie prédominante pour les baleines à fanons (rorquals bleu, commun, à bosse et petit rorqual) et de plusieurs espèces de poissons, calmars, oiseaux marins et phoques (Øritsland, 1977; Woehler, 1995; Reid et Arnould, 1996; Kawamura, 1994; Mori et Butterworth, 2006). Mori et Butterworth (2006) ont élaboré un modèle afin de déterminer si les tendances inverses entre l'abondance croissante des baleines bleues et autres grands rorquals et la diminution concomitante de petits rorquals, phoques et autres espèces pourraient être expliquées par les relations prédateurs-proies (le retour des grands rorquals viendrait réduire la biomasse de krill disponible aux autres espèces). Cependant, les incertitudes concernant les estimés et les tendances de la biomasse du krill ainsi que le manque d'informations sur l'état des populations de plusieurs espèces de poissons, calmars, oiseaux marins et mammifères marins ou encore sur l'état des pêches conduites en Antarctique rendent cette hypothèse difficilement vérifiable. De plus, le réchauffement climatique a causé une réduction de la couverture de glace en Antarctique, ce qui génère une certaine incertitude quant aux conséquences potentielles qui pourraient affecter la productivité et la dynamique des espèces dans cet écosystème (de la Marre, 1997).

Finalement, les changements observés dans l'abondance relative et la distribution des rorquals bleus du GSL sont difficilement comparables ou explicables par des situations analogues observées dans le reste du monde. Le manque d'informations généralisé sur les interactions trophiques (surtout lorsque les espèces des maillons inférieurs du réseau trophique sont impliquées) et sur les tendances temporelles de l'abondance des espèces fourragères clés, particulièrement du krill, indique que les fondements même du fonctionnement des écosystèmes sont encore bien mal connus. L'élaboration d'hypothèses fondées sur des observations indirectes pour trouver une explication aux changements observés au niveau des baleines, comme tentent de le faire la présente étude et d'autres précédemment (Antarctique et côte californienne), semble demeurer la seule avenue possible actuellement.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les conditions anormalement froides qui caractérisaient les eaux du GSL dans les années 1990, combinées aux changements survenus dans le réseau trophique semblent être les causes les plus probables de la diminution de la fréquentation du rorqual bleu (réduction du nombre et de la durée des observations) en Minganie. Les perturbations majeures observées dans le GSL, auraient provoqué un accroissement considérable de la compétition pour les euphausiacés entre les rorquals bleus et de nombreuses autres espèces à tous les niveaux trophiques. Ainsi, même si les causes exactes du déclin des rorquals bleus dans la région de Mingan n'ont pas pu être déterminées avec certitude, l'hypothèse initiale de ce projet ne semble pas fausse, seulement trop simpliste (Figure 1-2). Par ailleurs, toutes les régions importantes pour l'observation des rorquals bleus ne semblent pas présenter de signal similaire à celui obtenu en Minganie (réduction drastique des observations). L'estuaire bénéficie donc d'un mécanisme physique favorisant une ressource de krill abondante et en quantité apparemment suffisante pour permettre la cohabitation de nombreux cétacés et d'autres organismes.

Bien que le rorqual bleu soit le plus gros animal n'ayant jamais vécu sur la Terre, il est toujours surprenant de voir à quel point la quantité d'informations connues sur l'espèce est minime. Dans ce contexte, la présente étude apporte de nouvelles informations sur la distribution spatiale et temporelle des rorquals bleus du GSL, sur l'importance de différentes régions pour l'espèce et enfin sur les tendances observées quant à l'occurrence de ces observations. Idéalement, une augmentation de l'effort spatial et temporel serait souhaitée afin de couvrir plus efficacement l'habitat des rorquals bleus et des autres grands cétacés et ce pour l'ensemble du GSL et de la durée de la saison d'alimentation. Ces animaux sont le point de mire de nombreuses industries touristiques lucratives tant dans le GSL qu'à travers le monde et ils pourraient également servir d'espèces sentinelles afin de détecter certains changements environnementaux. Il semble donc plus que nécessaire de continuer et d'améliorer les suivis de cétacés pour pouvoir évaluer l'abondance des populations et leur taux de croissance, mieux comprendre l'utilisation qu'ils font du territoire et leurs migrations ainsi que l'importance des liens trophiques qu'ils partagent avec les autres espèces présentes dans le milieu. Cette étude montre aussi l'importance d'un monitorage adéquat des espèces moins charismatiques ou moins importantes économiquement, puisqu'il s'agit souvent des espèces fourragères (comme les petits poissons pélagiques et le zooplancton) qui soutiennent la base même du réseau trophique d'un écosystème. Un meilleur suivi de ces populations bénéficierait à la connaissance générale du fonctionnement de l'écosystème et pourrait éventuellement apporter des explications quant aux changements observés dans les maillons supérieurs de la chaîne trophique, dont fait partie le rorqual bleu.

RÉFÉRENCES

Acevedo-Gutiérrez, A., D. A. Croll et B. R. Tershy. 2002. High feeding costs limit dive time in the largest whales. The Journal of Experimental Biology 205: 1747-1753.

Agler, B. A., J. A. Beard, R. S. Bowman, H. D. Corbett, S. E. Frobock, M. P. Hawvermale, S. K. Katona, S. S. Sadove et I. E. Seipt. 1990. Fin whale (*Balaenoptera physalus*) photographic identification: Methodology and preliminary results from the western North Atlantic. Report of the International Whaling Commission 12 (special issue): 349-356.

Bailey, R. F. J., K. W. Albe et W. C. Leggett. 1977. Seasonal and vertical distribution and growth of juvenile and adult capelin (*Mallotus villosus*) in the St. Lawrence estuary and western Gulf of St. Lawrence. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 34: 2030-2040.

Baird, R. W. 2003. Update COSEWIC status report on the humpback whale *Megaptera novaeangliae* in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. 25 pp.

Banks, R. E. 1966. The cold layer in the Gulf of St. Lawrence. Journal of Geophysical Research 71 (6): 1603-1610.

Barlow, J. 1994. Abundance of large whales in California coastal waters: a comparison of ship surveys in 1979/80 and in 1991. Report of the International Whaling Commission 44: 399-406.

Barlow, J. et J. Calambokidis 1995. Abundance of blue and humpback whales in California - a comparison of mark-recapture and line-transect estimates. *In* Résumés de la onzième conférence biennale sur la biologie des mammifères marins, Orlando (Floride), 14-18 décembre 1995. Society for Marine Mammalogy, Lawrence (Kansas), pp. 8-29.

Barlow, J. et K. A. Forney. 2007. Abundance and population density of cetaceans in the California Current ecosystem. Fishery Bulletin 105: 509-526.

Benson, S. R., D. A. Croll, B. B. Marinovic, F. P. Chavez et J. T. Harvey. 2002. Changes in the cetacean assemblage of a coastal upwelling ecosystem during El Niño 1997-98 and La Niña 1999. Progress in Oceanography 54: 279-291.

Berenboim, B. I., A. V. Dolgov, V. A. Korzhev et N. A. Yaragina. 2000. The impact of cod on the dynamics of Barents Sea shrimp (*Pandalus borealis*) as determined by multispecies models. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 27: 69-75.

Borobia, M., P. J. Gearing, Y. Simard, J. N. Gearing et P. Béland. 1995. Blubber fatty acids of finback and humpback whales from the Gulf of St. Lawrence. Marine Biology 122: 341-353.

Bourdages, H. 2001. Application PACES (Programme d'Analyse des Campagnes d'Échantillonnage Stratifié), Document utilisateur. DFO, Institut Maurice-Lamontagne, Mont-Joli, Québec.

Bourdages, H., D. Archambault, D. Bernier, A. Frechet, J. Gauthier, F. Grégoire, J. Lambert et L. Savard. 2008. Preliminary results from the groundfish and shrimp multidisciplinary survey in August 2008 in the northern Gulf of St. Lawrence. Canadian Data Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 1210, xi+73 pp.

Bourdages, H., L. Savard, D. Archambault et S. Valois. 2007. Results from the August 2004 and 2005 comparative fishing experiments in the northern Gulf of St. Lawrence between the CCGS Alfred Needler and the CCGS Teleost. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 2750, ix+57 pp.

Branch, T. A., K. Matsuoka et T. Miyashita. 2004. Evidence for increases in Antarctic blue whales based on Bayesian modelling. Marine Mammal Science 20: 726-754.

Branch, T. A., K. M. Stafford, D. M. Palacios et 39 autres. 2007. Past and present distribution, densities, and movements of blue whales *Balaenoptera musculus* in the Southern Hemisphere and northern Indian Ocean. Mammal Review 37: 116-175.

Briton, E. et A. Townsend. 2003. Decadal variability in abundances of the dominant euphausiid species in southern sectors of the California Current. Deep-Sea Research II 50: 2449-2472.

Brodeur, R. D., M. T. Wilson, G. E. Walters et I. V. Melnikov. 1999. Forage fishes in the Bering Sea: distribution, species associations, and biomass trends. In Dynamics of the Bering Sea, pp. 509–536. Ed. by T. R. Loughlin, and K. Ohtani. University of Alaska Sea Grant, Report 99–03. 825 pp.

Bundy, A. 2005. Structure and functioning of the eastern Scotian Shelf ecosystem before and after the collapse of groundfish stocks in the early 1990s. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62: 1453-1473.

Burtenshaw, J. C., E. M. Oleson, J. A. Hildebrand, M. A. McDonald, R. K. Andrew, B. M. Howe et J. A. Mercer. 2004. Acoustic and satellite remote sensing of blue whale seasonality and habitat in the northeast Pacific. Deep-Sea Research II 51: 967–986.

CAFSAC, 1994. Report on the status of groundfish stocks in the Canadian Northwest Atlantic. DFO Atlantic Fish Stock Status Report, 94/4.

Calambokidis, J. et J. Barlow. 2004. Abundance of blue and humpback whales in the eastern North Pacific estimated by capture-recapture and line-transect methods. Marine Mammal Science 20: 63–85.

Calambokidis, J., J. Barlow, J. K. B. Ford, T. E. Chandler et A. B. Douglas. 2009. Insights into the population structure of blue whales in the Eastern North Pacific from recent sightings and photographic identification. Marine Mammal Science: sous presse.

Calambokidis, J., G. H. Steiger, J. M. Straley, L. M. Herman, S. Cerchio, D. R. Salden, J. R. Urbán, J. K. Jacobsen, O. von Ziegesar, K. C. Balcomb et C. M. Gabriele. 2001. Movements and population structure of humpback whales in the North Pacific. Marine Mammal Science 17: 769-794.

Carretta, J. V., K. A. Forney, M. S. Lowry, J. Barlow, J. Baker, D. Johnston, B. Hanson, R. L. Brownell Jr., J. Robbins, D. K. Mattila, K. Ralls, M. M. Muto, D. Lynch et L. Carswell. 2009. Draft U.S. Pacific marine mammal stock assessments: 2009. NOAA-TM-NMFS-SWFSC-xxx: sous presse.

Carscadden, J. E., K. T. Frank et W. C. Leggett. 2001. Ecosystem changes and the effects on capelin (*Mallotus villosus*), a major forage species. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 73-85.

Chapman, G. 1964. Special committee of three scientists final report. Report of the International Whaling Commission 14: 39-92.

Clapham P. J., L. S. Baraff, C. A. Carlson, M. A. Christian, D. K. Mattila, C. A. Mayo, M. A. Murphy et S. Pittman. 1993. Seasonal occurrence and annual return of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the southern Gulf of Maine. Canadian Journal of Zoology 71: 440–443.

Clapham, P. J., S. B. Young et R. L. Brownell, Jr. 1999. Baleen whales: Conservation issues and status of the most endangered populations. Mammal Review 29: 35–60.

Comtois, S., C. Savenkoff, M.-N. Bourassa, J.-C. Brêthes et R. Sears. 2008. Is the change in distribution and abundance of blue whales related to the groundfish collapse in the northern Gulf of St. Lawrence? Theme Session J, Comparative dynamics of populations in the Baltic Sea and Gulf of St Lawrence ecosystems, ICES annual science conference 2008, Halifax, Nova Scotia, Canada, September 22-26, 2008. Working document, ICES CM Documents 2008/J:02, 37 pp.

Cotté, C. 2004. Dynamique d'agrégation du krill et des espèces fourragères à un site d'observation des rorquals, à l'extrémité du banc de l'ile Rouge, dans l'estuaire du Saint-Laurent. M.Sc. thesis, Université du Québec à Rimouski, Rimouski. 113 pp.

Cotté, C. et Y. Simard. 2005. Formation of dense krill patches under tidal forcing at whale feeding hot spots in the St. Lawrence Estuary. Marine Ecology Progress Series 288: 199-210.

Croll, D. A., B. Marinovic, S. Benson, F. P. Chavez, N. Black, R. Ternullo et B. R. Tershy. 2005. From wind to whales: trophic links in a coastal upwelling system. Marine Ecology Progress Series 289: 117-130.

Croll, D. A., B. R. Tershy, R. P. Hewitt, D. A. Demer, P. C. Fiedler, S. E. Smith, W. Armstrong, J. M. Popp, T. Kiekhefer, V. R. Lopez, J. Urban et D. Gendron. 1998. An integrated approach to the foraging ecology of marine birds and mammals. Deep-Sea Research II 45: 1353-1371.

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. Journal of Fish Biology 63: 1235-1257.

de la Mare, W. K. 1997. Abrupt mid-twentieth-century decline in Antarctic sea-ice extent from whaling records. Nature 389: 57-60.

de Lafontaine, Y., S. Demers et J. Runge. 1991. Pelagic food web interactions and productivity in the Gulf of St. Lawrence: a perspective. *In* The Gulf of St. Lawrence: Small ocean or big Estuary? *Edited by* J.-C. Therriault. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 113, pp. 99-123.

Department of Fisheries and Oceans, DFO, 2001. Capelin of the Estuary and Gulf of St. Lawrence. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Stock Status Report, B4-03.

Department of Fisheries and Oceans, DFO, 2006a. Assessment of the Quebec North Shore (Division 4S) herring stocks in 2005. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Report, 2006/020.

Department of Fisheries and Oceans, DFO, 2006b. Assessment of the west coast of Newfoundland (Division 4R) herring stocks in 2005. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Report, 2006/021.

Department of Fisheries and Oceans, DFO, 2007. Ecologically and biologically significant areas (EBSA) in the estuary and Gulf of St. Lawrence: identification and characterization. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Report, 2007/016.

Descroix, A., M. Harvey, S. Roy et P. S. Galbraith. 2005. Macrozooplankton community patterns driven by water circulation in the St. Lawrence marine system, Canada. Marine Ecology Progress Series 302: 103-119.

Dickie, L. M. et R. W. Trites 1983. The Gulf of St. Lawrence. *In* Ecosystems of the world. Estuaries and enclosed seas. *Edited by* B. H. Ketchum. Elsevier Scientific Publishing Company. pp. 403-425.

Doniol-Valcroze, T. 2001. Spatial distribution of rorqual whales in the Strait of Jacques Cartier, Gulf of St. Lawrence, Quebec, Canada. M.Sc. thesis. McGill University, Montréal. 69 pp.

Doniol-Valcroze, T., D. Berteaux, P. Larouche et R. Sears. 2007. Influence of thermal fronts on habitat selection by four rorqual whale species in the Gulf of St. Lawrence. Marine Ecology Progress Series 335: 207-216.

Doubleday, W. G. 1981. Manual on groundfish surveys in the NAFO area (Revised). NAFO Scientific Council Studies, 81/VI/7, 78 pp.

Drinkwater, K. F. et D. Gilbert. 2004. Hydrographic variability in the waters of the Gulf of St. Lawrence, the Scotian Shelf and the eastern Gulf of Maine (NAFO subarea 4) during 1991-2000. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 34: 85-101.

Drinkwater, K. F., E. Colbourne et D. Gilbert. 1995. Overview of environmental conditions in the northwest Atlantic in 1994. NAFO SCR Doc., No. 95/43. North Atlantic Fisheries Organization, Dartmouth, N.S.

Dutil, J.-D., M. Castonguay, D. Gilbert et D. Gascon. 1999. Growth, condition, and environmental relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf of St. Lawrence and implications for management strategies in the Northwest Atlantic. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56: 1818-1831.

Edds, P. L. et J. A. F. Macfarlane. 1987. Occurrence and general behaviour of balaenopterid cetaceans summering in the St. Lawrence Estuary, Canada. Canadian Journal of Zoology 65: 1363-1376.

Fiedler, P. C., S. B. Reilly, R. P. Hewitt, D. Demer, V. A. Philbrick, S. Smith, W. Armstrong, D. A. Croll, B. R. Tershy et B. R. Mate. 1998. Blue whale habitat and prey in the California Channel Islands. Deep-Sea Research II 45: 1781-1801.

Forney, K. A. 2009. Environmental models of cetacean abundance: Reducing uncertainty in population trends. Conservation Biology 14: 1261-1286.

Forney, K. A. et J. Barlow. 1998. Seasonnal patterns in the abundance ans distribution of California cetaceans, 1991-1992. Marine Mammal Science 14: 460-489.

Frank, K. T., J. E. Carscadden et J. E. Simon. 1996. Recent excursions of capelin (*Mallotus villosus*) to the Scotian Shelf and Flemish Cap during anomalous hydrographic conditions. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53: 1473-1486.

Frank, K. T., B. Petrie, J. S. Choi et W. C. Leggett. 2005. Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. Science 308: 1621-1623.

Friedlaender, A. S., P. N. Halpin, S. S. Qian, G. L. Lawson, P. H. Wiebe, D. Thiele et A. J. Read. 2006. Whale distribution in relation to prey abundance and oceanographic processes in shelf waters of the Western Antarctic Peninsula. Marine Ecology Progress Series 317: 297-310.

Galbraith, P. S., D. Gilbert, R. G. Pettipas, J. Chassé, C. Lafleur, B. Pettigrew, P. Larouche et L. Devine 2008. Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2007. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document, 2008/001.

Gambell, R. 1976. World whale stocks. Mammal Review 6: 41-53.

Garrison, L. P. et J. Link. 2000. Fishing effects on spatial distribution and trophic guile structure in the Georges Bank fish community. ICES Journal of Marine Science 57: 723-730.

Gascon, D. (Éditeur) 2003. Redfish multidisciplinary research zonal program (1995-1998): Final Report. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2462, 139 pp.

Gilbert, D. et B. Pettigrew. 1997. Interannual variability (1948-1994) of the CIL core temperature in the Gulf of St. Lawrence. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54 (Suppl. 1): 57-67.

Grégoire, F., D. Chabot, C. Savenkoff, C. Lévesque, J. Guérin, J. Hudon et J. Lavers. 2003. Capelin (*Mallotus villosus*) fishery, biology and distribution in NAFO divisions 4RST in 2002. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document, 2003/083: iii+68 pp.

Grégoire, F., J. Gauthier, C. Savenkoff, C. Lévesque, J.-L. Beaulieu et M.-H. Gendron. 2008. Pêche commerciale, prises accessoires et biologie du capelan (*Mallotus villosus*) de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent (divisions 4RST de l'OPANO) pour la période de 1960 à 2007 / Commercial fishery, by-catches and biology of capelin (*Mallotus villosus*) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (NAFO Divisions 4RST) for the 1960-2007 period. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO, Document de recherche, 2008/084, 89 pp.

Grégoire, F., C. Savenkoff et D. Chabot, 2005. Capelin (*Mallotus villosus*) of the Estuary and Gulf of St. Lawrence (NAFO Divisions 4RST) in 2004. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document, 2005/058, iv+55 pp.

Hammond, P. S., R. Sears et M. Bérubé. 1990. A note on problems in estimating the number of blue whales in the Gulf of St. Lawrence from photo-identification data. Report of the International Whaling Commission 12 (special issue): 141-142.

Hanson, J. M. et G. A. Chouinard. 2002. Diet of Atlantic cod in the southern Gulf of St. Lawrence as an index of ecosystem change, 1959-2000. Journal of Fish Biology 60: 902-922.

Harrison, G., D. Sameoto, J. Spry, K. Pauley, H. Maass et V. Soukhovtsev. 2003. Optical, chemical and biological oceanographic conditions in Maritimes/Gulf Regions in 2002. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document, 2003/072.

Harvey, M. et L. Devine. 2008. Oceanographic conditions in the Estuary and the Gulf of St. Lawrence during 2007: zooplankton. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2008/27, 39 pp.

Harvey, M., J.-F. St-Pierre, A. Gagné, M.F. Beaulieu et Y. Gagnon. 2003. Oceanographic conditions in the Estuary and the Gulf of St. Lawrence during 2002: Zooplankton. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2003/077, 22 pp.

Hutchings, J. A. et R. A. Myers. 1994. What can be learned from the collapse of a renewable resource? Atlantic cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 51: 2126-2146.

Jackson, J. B. C., M. X. Kirby, W. H. Berger, K. A. Bjorndal, L. W. Botsford, B. J. Bourque, R. H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, J. A. Estes, T. P. Hughes, S. Kidwell, C. B. Lange, H. S. Lenihan, J. M. Pandolfi, C. H. Peterson, R. S. Steneck, M. J. Tegner et R. R. Warner. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. Science 293: 629-638.

Jonsgård, A. 1966. The distribution of Balaenopteridae in the North Atlantic Ocean. *In* Whales, dolphins, and porpoises. *Edited by* K. S. Norris. Berkeley and Los Angeles, University of California Press. 114-124.

Katona, S. K. et J. A. Beard. 1990. Population size, migrations and feeding aggregations of the humpback (*Megaptera novaeangliae*) in the western North Atlantic Ocean. Report of the International Whaling Commission 12 (special issue): 295-305.

Katona, S. K. et H. P. Whitehead. 1981. Identifying humpback whales using natural markings. Polar Record 20: 439-444.

Kawamura, A. 1994. A review of baleen whale feeding in the Southern Ocean. Report of the International Whaling Commission 44: 261-272.

Kingsley, M. C. S. et R. R. Reeves. 1998. Aerial surveys of cetaceans in the Gulf of St. Lawrence in 1995 and 1996. Canadian Journal of Zoology 76: 1529-1550.

Koeller, P. 2000. Relative importance of abiotic and biotic factors to the management of the Northern shrimp (*Pandalus borealis*) fishery on the Scotian Shelf. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 27: 37-50.

Köster, F. W., H.-H. Hinrichsen, M. A. St. John, D. Schnack, B. R. MacKenzie, J. Tomkiewicz et M. Plikshs. 2001. Developing Baltic cod recruitment models. I. Incorporation of environmental variability and species interactions. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 1534-1556.

Koutitonsky, V. G. et G. L. Bugden. 1991. The physical oceanography of the Gulf of St. Lawrence: A review with emphasis on the synoptic variability of the motion. *In* The Gulf of St. Lawrence: Small ocean or big Estuary? *Edited by* J.-C. Therriault. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 113, pp. 57-90.

Lavoie, D., Y. Simard et F. J. Saucier. 2000. Aggregation and dispersion of krill at channel heads and shelf edges: the dynamics in the Saguenay-St. Lawrence Marine Park. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57: 1853-1869.

Le Fouest, V., B. Zakardjian, F. J. Saucier et M. Starr. 2005. Seasonal versus synoptic variability in planktonic production in a high-latitude marginal sea : the Gulf of St. Lawrence (Canada). Journal of Geophysical Research, 110, C09012, 21 pp.

Lesage, V., J.-F. Gosselin, M. O. Hammill, M. C. S. Kingsley et J. Lawson. 2007. Ecologically and Biologically Significant Areas (EBSAs) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence – A marine mammal perspective. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document, 2007/046.

Lien, J., G. B. Stenson, S. Booth et R. Sears. 1987. Ice entrapments of blue whales (*Balaenoptera musculus*) in Newfoundland and Labrador (1978-1987). In: abstracts from the North Atlantic Marine Mammal Association Conference, March 26-7, 1987, Boston, MA.

Lilly, G. R. 1991. Interannual variability in predation by cod (*Gadus morhua*) on capelin (*Mallotus villosus*) and other prey off southern Labrador and northeastern Newfoundland. ICES Marine Science Symposia 193 : 133-146.

Lilly, G. R., D. G. Parsons et D. W. Kulka. 2000. Was the increase in shrimp biomass on the Northeast Newfoundland Shelf a consequence of a release in predation pressure from cod? Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 27: 45-61.

Link, J. S. et L. P. Garrison. 2002. Changes in piscivory associated with fishing induced changes to the finfish community on Georges Bank. Fishery Ressource 55: 71-86.

Ljungblad, D. C., W. Clark et H. Shimada. 1998. A comparison of sounds attributed to pygmy blue whales (*Balaenoptera musculus brevicauda*) recorded south of the Madagascar Plateau and those attributed to 'true' blue whales (*Balaenoptera musculus*) recorded off Antarctica. Report of the International Whaling Commission 48: 439-442.

Mackas, D. L., K. L. Denman et M. R. Abbott. 1985. Plankton patchiness: biology in the physical vernacular. Bulletin of Marine Sciences 37: 652-674.

Marchand, C., Y. Simard et Y. Gratton. 1999. Concentration of capelin (*Mallotus villosus*) in tidal upwelling fronts at the head of the Laurentian Channel in the St. Lawrence estuary. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56: 1832-1848.

Marinovich, B. B., D. A. Croll, N. Gong, S. R. Benson et F. P. Chavez. 2002. Effects of the 1997-1999 El Niño and La Niña events on zooplankton abundance and euphausiid comunity composition within the Monterey Bay coastal upwelling system. Progress in Oceanography 54: 265-277.

Marion, A., M. Harvey, D. Chabot et J.-C. Brêthes. 2008. Feeding ecology and predation impact of the newly established species *Themisto libellula (Amphipoda, Hyperiidea)* in the St. Lawrence marine system, Canada. Marine Ecology Progress Series 373: 53-70.

Mate, B. R., B. A. Lagerquist et J. Calambokidis. 1999. Movements of North Pacific blue whales during the feeding season off southern California and their southern fall migration. Marine Mammal Science 15: 1246-1257.

McClatchie, S., R. Goericke, J. A. Koslov, F. B. Schwing, S. J. Bograd, R. Charter, W. Watson, N. Lo, K. Hill, J. Gottschalck, M. L'Heureux, Y. Xue, W. T. Petterson, R. T. Emmett, C. Collins, G. Gaxiola-Castro, R. Durazo, M. Kahrue, B. G. Mitchell, K. D. Hyrenbach, W. J. Sydeman, R. W. Bradley, P. Warzybok et E. Bjorkstedt. 2008. The State of the California Current, 2007-2008: La Niña conditions and their effects on the ecosystem. CalCOFI Report, 49. 76pp.

McQuinn, I. (sous presse). Pelagic fish outburst or suprabenthic habitat occupation: legacy of the Atlantic Canada cod collapse. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.

Ménard, N. 1998. Répartition spatiale et structure des bancs de poissons pélagiques dans une aire d'alimentation des cétacés de l'estuaire du Saint-Laurent. M.Sc. thesis, Laval University, Québec. 123 pp.

Mitchell, E. D. 1974. Present status of northwest Atlantic fin andother whale stocks. *In* The whale problem: a status report. *Edited by* W. E. Schevill. Harvard University Press, Cambridge. 108-169.

Mitchell, E. D. 1975. Trophic relationships and competition for food in Northwest Atlantic whales. Proceedings of the Canadian Society of Zoology 1974: 123-133.

Moore, S. E. 2008. Marine mammals as ecosystem sentinels. Journal of Mammalogy 89: 534-540.

Mori, M. et D. S. Butterworth. 2006 A first step towards modelling the krill-predator dynamics of the Antarctic ecosystem. CCAMLR Science 13: 217-277.

Mowbray, F. K. 2002. Changes in the vertical distribution of capelin (*Mallotus villosus*) off Newfoundland. ICES Journal of Marine Science 59: 942-949.

Ministère des Pêches et Océans, MPO. 2009. Évaluation des stocks de crevette de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent en 2008. Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO, Avis scientifique 2009/001.

Myers, R. A., J. A. Hutchings et N. J. Barrowman. 1996. Hypotheses for the decline of cod in the North Atlantic. Marine Ecology Progress Series 138: 293-308.

Nakken, O. 1998. Past, present and future exploitation and management of marine resources in the Barents Sea and adjacent areas. Fisheries Research 37: 23-35.

Nemoto, T. 1970. Feeding pattern of baleen whales in the ocean. *In* Marine food chains. *Edited by* J. H. Steele. Olivier et Boyd, Edinburgh. pp. 241-252.

Øritsland, T. 1977. Food consumption of seals in the Antarctic pack ice. *In* Adaptations within Antarctic Ecosystems. *Edited by* G. A. Llan. Smithsonian Institution, Washington, DC, pp. 749-768.

Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese et F. Torres, Jr. 1998b. Fishing down marine food webs. Science 279, 860-863.

Pauly, D., A. W. Trites, E. Capuli et V. Christensen. 1998a. Diet composition and trophic levels of marine mammals. ICES Journal of Marine Science 55: 467-481.

Payne, P. M., D. N. Wiley, S. B. Young, S. Pittman, P. J. Clapham et J. W. Jossi. 1990. Recent fluctuations in the abundance of baleen whales in the southern Gulf of Maine in relation to changes in selected prey. Fishery Bulletin 88: 687-696.

Piatt, J. F. et D. A. Methven. 1992. Threshold foraging behavior of baleen whales. Marine Ecology Progress Series 84: 205-210.

Piatt, J. F., D. A. Methven et A. E. Berger. 1989. Baleen whales and their prey in coastal environment. Canadian Journal of Zoology 67: 1523-1530.

Rademeyer, R. A., A. Brandão, M. Mori et D. S. Butterworth. 2003. Trends in Antarctic blue whale populations taking account of area effects or: A response to J. Horwood, 1990, RIWS 40: 47, footnote 2. IWC Document *SC/55/SH20*: 17 pp.

Ramp, C. 2001. On the population dynamics and ecology of Canadian and Mexican blue whales. M.Sc. thesis. Bremen University, Germany. 79 pp.

Ramp, C. 2008. Population dynamics and social organization of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) – a long-term study in the Gulf of St. Lawrence, Canada. PhD. Thesis. Bremen University, Germany. 141 pp.

Ramp, C., M. Bérubé, W. Hagen et R. Sears. 2006. Survival of adult blue whales *Balaenoptera musculus* in the Gulf of St. Lawrence, Canada. Marine Ecology Progress Series 319: 287-295.

Reeves, R. R., P. J. Clapham, R. L. Brownell, Jr. et G. K. Silber. 1998. Recovery plan for the blue whale (Balaenoptera musculus). Office of Protected Resources, National Marine Fisheries Service, NOAA, Silver Spring, Maryland.

Reid, K. et J. P. Y. Arnould. 1996. The diet of Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* during the breeding season at South Georgia. Polar Biology 16: 105-114.

Reilly, S. B. et V. G. Thayer. 1990. Blue whale (*Balaenoptera musculus*) distribution in the eastern tropical Pacific. Marine Mammal Science 6: 265-277.

Rice, J. et D., Rivard. 2003. Proceedings of the zonal assessment meeting – Atlantic cod. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Proceedings Series 2003/021, 151 pp.

Roemmich, D. et J. A. McGowan. 1995. Climatic warming and the decline of zooplankton in the California Current. Science 267: 1324-1326.

Rose, G. A. et W. C. Leggett. 1988. Atmosphere-ocean coupling in the northern Gulf of St. Lawrence: Frequency-dependent wind-forced variations in nearshore sea temperatures and currents. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45: 1222-1233.
Saucier, F. J., F. Roy, D. Gilbert, P. Pellerin et H. Ritchie. 2003. Modeling the formation and circulation processes of water masses and sea ice in the Gulf of St. Lawrence. Journal of Geophysical Research 108 (C8): 3269-3289.

Savard, L. et H. Bouchard. 2004. Estuary and Gulf of St. Lawrence shrimp (*Pandalus borealis*) stock status in 2003. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Report, 2004/091.

Savenkoff, C., M. Castonguay, D. Chabot, A. Fréchet, M. O. Hammill et L. Morissette. 2006. Main prey and predators and estimates of mortality of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf of St. Lawrence during the mid-1980s, mid-1990s, and early 2000s. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2666: vi+32 pp.

Savenkoff, C., M. Castonguay, D. Chabot, M. O. Hammill, H. Bourdages et L. Morissette. 2007. Changes in the northern Gulf of St. Lawrence ecosystem estimated by inverse modelling: Evidence of a fishery-induced regime shift? Estuarine, Coastal, and Shelf Science 73: 711-724.

Savenkoff, C., M. Castonguay, A. F. Vézina, S.-P. Despatie, D. Chabot, L. Morissette et M. O. Hammill. 2004. Inverse modelling of trophic flows through an entire ecosystem: the northern Gulf of St. Lawrence in the mid-1980s. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 61: 2194-2214.

Savenkoff, C., L. Morissette, M. Castonguay, D. P. Swain, M. O. Hammill, D. Chabot et J. M. Hanson. 2008. Interactions between marine mammals and fisheries: Implications for cod recovery. *In* Ecosystem Ecology Research Trends. Edited by J. Chen and C. Guô. Nova Science Publishers, Inc., New York. pp. 107-151.

Savenkoff, C., S. Valois, D. Chabot et M. O. Hammill. 2009. Input data and parameter estimates for ecosystem models of the northern Gulf of St. Lawrence (2003-2005). Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2829: vi+117 pp.

Savenkoff, C., A. F. Vézina, P. C. Smith et G. Han. 2001. Summer transports of nutrients in the Gulf of St. Lawrence estimated by inverse modelling. Estuarine, Coastal and Shelf Science 52: 565-587.

Schoenherr, J. R. 1991. Blue whales feeding on high concentrations of euphausiids around Monterey Submarine Canyon. Canadian Journal of Zoology 69: 583-594.

Sears, R., et J. Calambokidis. 2002. Update COSEWIC status report on the Blue Whale *Balaenoptera musculus* in Canada, in COSEWIC assessment and update status report on the Blue Whale *Balaenoptera musculus* in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. 1-32.

Sears, R., F. W. Wenzel et J. M. Williamson. 1981. Behavior and distribution observations of cetacean along the Quebec north shore (Mingan islands). Mingan Islands Cetacean Study (MICS). Annual Report. E. Falmouth, Massachusetts and Sept-Îles, Quebec, 75 pp.

Sears, R., et J. M. Williamson. 1982. A preliminary aerial survey of marine mammals for the Gulf of St. Lawrence to determine their distribution and relative abundance, MICS Project M06. Parks Canada Contract 81-1272. Parks Canada, Ottawa, Ont.

Sears, R., J. M. Williamson, F. W. Wenzel, M. Bérubé, D. Gendron et P. Jones. 1990. Photographic identification of the blue whale (*Balaenoptera musculus*) in the Gulf of the St. Lawrence, Canada. Reports of the International Whaling Commission, Special Issue 12: 335-342.

Seigel, V. 2000. Krill (*Euphausiacea*) demography and variability in abundance and distribution. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57 (suppl. 3): 151-167.

Sergeant, D. E. 1966. Populations of large whale species in the western North Atlantic with special reference to the fin whale. Journal of the Fisheries Research Board of Canada. Arctic Biology Station Circular 9.

Simard, Y., R. de Ladurantaye et J.-C. Therriault. 1986. Aggregation of euphausiids along a coastal shelf in an upwelling environment. Marine Ecology Progress Series 32: 203-215.

Simard, Y. et D. Lavoie. 1999. The rich krill aggregation of the Saguenay - St. Lawrence Marine Park: hydroacoustic and geostatistical biomass estimates, structure, variability, and significance for whales. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56: 1182-1197.

Širović, A., J. A. Hildebrand, S. M. Wiggins et D. Thiele. 2009. Blue and fin whale acoustic presence around Antarctica during 2003 and 2004. Marine Mammal Science 25: 125-136.

Smith, G. C., F. J. Saucier et D. Straub. 2006. Formation and circulation of the cold intermediate layer in the Gulf of Saint Lawrence, Journal of Geophysical. Research., 111, C06011, doi:10.1029/2005JC003017.

Sourisseau, M., Y. Simard et F. J. Saucier. 2006. Krill aggregation in the St. Lawrence system, and supply of krill to the whale feeding grounds in the Estuary from the gulf. Marine Ecology Progress Series 314: 257-270.

Starr, M., M. Harvey, P. S. Galbraith, D. Gilbert, D. Chabot et J.-C. Therriault. 2002. Recent intrusion of Labrador Shelf waters into the Gulf of St. Lawrence and its influence on the plankton community and higher trophic levels. ICES CM Documents 2002/N:16. Stafford, K. M. 2003. Two types of blue whale calls recorded in the Gulf of Alaska. Marine. Mammal Science 19: 682-693.

Stevick, P. T., J. Allen, P. J. Clapham, S. K. Katona, F. Larsen, J. Lien, D. K. Mattila, P. J. Palsbøll, R. Sears, J. Sigurjónsson, T. D. Smith, G. Vikingsson, N. Øien et P. S. Hammond. 2006. Population spatial structuring on the feeding grounds in North Atlantic humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). Journal of Zoology 270: 244-255.

Tjelmeland, S. et B. Bogstad. 1988. MULTSPEC - a review of a multispecies modelling project for the Barents Sea. Fisheries Research 37: 127-142.

Trites, A. W., V. Christensen et D. Pauly. 2006. Effects of fisheries on marine ecosystems: just another top predator? *In* Top predators in marine ecosystems. *Edited by* I. L. Boyd, S. Wanless et C. J. Camphuysen. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 11-27.

Veit, R. R., J. A. McGowan, D. G. Ainley, R. R. Wahl et P. Pyle. 1997. Apex marine predator declines ninety percent in association with changing ocean climate. Global Change Biology 3: 23-28.

Vesin, J. -P., W. C. Leggett et K. W. Able. 1981. Feeding ecology of capelin (*Mallotus villosus*) in the Estuary and western Gulf of St. Lawrence and its multispecies implications. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 38: 257-267.

Woehler, E. J. 1995. Consumption of Southern Ocean marine resources by penguins. *In* The Penguins: Ecology and Management. *Edited by* P. Dann, I. Norman and P. Reilly. Surrey Beatty and Sons, Australia, pp. 266-295.

Woodley, T. H. et D. E. Gaskin. 1996. Environmental characteristics of North Atlantic right and fin whale habitat in the lower Bay of Fundy, Canada. Canadian Journal of Zoology 74: 75-84.

Worm, B. et R. A. Myers. 2003. Meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals topdown control in oceanic food webs. Ecology 84: 162-173.

Yochem, P. K. et S. Leatherwood. 1985. Blue Whale *Balaenoptera musculus* (Linnaeus 1758). *In* Handbook of marine mammals, Volume 3, The sirenians and baleenwhales. *Edited by* S. H Ridgway et Sir R.Harrison. Academic Press Limited, London. 362 pp.

ANNEXES

ANNEXE 1. Distribution temporelle des rorquals bleus à Mingan pour trois périodes différentes: A) avant l'effondrement des stocks de poissons de fond: 1987–1993; B) période intermédiaire: 1994–2000; C) années récentes: 2001–2007. Les ronds rouges correspondent à la première observation journalière de chaque individu identifié au cours de la série temporelle concernée. Ainsi, plusieurs points peuvent correspondre à un même individu.



Longitude (°W)

ANNEXE 2. Distribution temporelle des rorquals bleus dans l'estuaire pour trois périodes différentes: A) avant l'effondrement des stocks de poissons de fond: 1987–1993; B) période intermédiaire: 1994–2000; C) années récentes: 2001–2007. Les ronds rouges correspondent à la première observation journalière de chaque individu identifié au cours de la série temporelle concernée. Ainsi, plusieurs points peuvent correspondre à un même individu.



ANNEXE 3. Distribution temporelle des rorquals à bosse à Mingan pour trois périodes différentes: A) avant l'effondrement des stocks de poissons de fond: 1987–1993; B) période intermédiaire: 1994–2000; C) années récentes: 2001–2007. Les triangles verts correspondent à la première observation journalière de chaque individu identifié au cours de la série temporelle concernée. Ainsi, plusieurs points peuvent correspondre à un même individu.





ANNEXE 4. Détail des observations annuelles de rorquals bleus.

Légende:

-									
1 ESTU 2	MING	3 GASP	4	SIPM	5 NEGSL	6	NFDL	X	Plusieurs zones
Ind : individus	_								

ANNEXE 4.1. Rorquals bleus observés occasionnellement à Mingan seulement.



ANNEXE 4.2. Rorquals bleus cosmopolites, principalement observés à Mingan.

Ind	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
B001	2	2	2,4	2	2	2															
B059	2,4,5	2	2	2																	
B052	2,4	-2,		1,2		2.	1														
B204	2	1,4	2	2		2	1	1			1										
B019	2	2,4	2	1,2			1	1		3,4				1							
B005	2		2	2	1	2	1	1	1	2		2		23							
B200	2		2				2:	1					1					1			1,4
B161		-	2	2	1		1		2	2		2	1	4	v. 2	2	1,3		1	3,4	3



ANNEXE 4.3. Rorquals bleus cosmopolites, occasionnellement observés à Mingan (trois ans ou moins).

Ind.	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
B177	1.1		1	1	1	1	1														
B174			1	1	1	1	1	1			1		1	1		1					
B235				1	1	[1	1		1					1	1	1	1	1	1	
B242				1	1		1	1		1											
B191				1		1	1				1	1	1	1	1				1		
B131				1		1		1	1	1				1	.1		1	- 1			
B233				1												1		1		1	
B046					1	1	1	1			1		1								
B249					1	1	1	1					1	1	1				1		
8178					1		1	1	1				1	1							
B257					1			1					1	1		1					
B231						1		1	1	1											
8053							1							1		1			1		
B285								1	1						1		1				
8216								1					1	1		1		1	1		
B352									1		1		1			1		1	1		
B 324									1	1	1		1		1				1		
B120										1					1	1	1		1		
B362													1	1	1		1	1	1		1
B356														1	1				1	1	

ANNEXE 4.4. Rorquals bleus régulièrement observés dans l'estuaire uniquement.

ANNEXE 4.5. Rorquals bleus occasionnellement observés dans l'estuaire uniquement.

Ind.	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
B003	1					_				1											
B022	1																				
B087			1																		
B213			1																		
B217				1		1	1														
B230				1		1		1													
B101				1			1	1											1		
B232				1										1							
B025				1																	
B070				1																	
B237				1																	
8238				1																	
B039					1	1	1											•			
B099					1		1														
B251					1					1											
B009					1						1										
B121					1																
B140					1		4														
8258							1	-	1												
B040							1				1										
B300							1				•										
B200							1														
B055							•	1	1												
B078								1	•	1	1										
B111								1		·	•				1						
B329								1									1				
B045	1							1									•				
B056								1													
B118								1													
B259								1													
B327									1		1										
B323									1												

ANNEXE 4.5. Suite.



ANNEXE 4.6. Rorquals bleus cosmopolites, particulièrement observés dans l'estuaire.



ANNEXE 4.6. Suite.





ANNEXE 4.7. Rorquals bleus cosmopolites, occasionnellement observés dans l'estuaire (trois ans ou moins).



ANNEXE 4.8. Rorquals bleus jamais observés à Mingan ou dans l'estuaire.

ANNEXE 4.8. Suite.

Ind.	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
B369																	_		3	3	4
B371																			3	3	3
B400																			3		3
B403																			3		
B050																				3	1
B404	ĺ																			3	
B410																				3	1
B411																				3	
B412																				3	L
B413																				3	l.
B414																				3	l.
B415																				3	l.
B416																				3	
B417																				3	
8418																				3	
B419																				3	
B420																				3	
B409 B301																				- 4 - C	7
B422																					3
B423																					2
B428																					3
B430																					3